

EL PAPEL DE LA MEJORA GENÉTICA EN LA AGRICULTURA SOSTENIBLE

J. Cuartero, M.L. Gómez-Guillamón

Estación Experimental La Mayora, CSIC
29740 Algarrobo-Costa, Málaga, España

RESUMEN

El compromiso de conservar los recursos naturales que la agricultura sostenible propone lleva a que el objetivo de la mejora genética para una agricultura sostenible sea obtener cultivares eficientes en la utilización de insumos para que puedan cultivarse con el mínimo de agua, fertilizantes y pesticidas, explotando al máximo la interacción genotipo x ambiente. Se revisan las bases fisiológicas para la absorción y utilización eficiente de los nutrientes y se discute cómo aprovechar el conocimiento actual para establecer programas de mejora. El concepto de sostenibilidad lleva a que planta y parásitos convivan en equilibrio, por eso la resistencia a enfermedades y plagas se enfoca para explotar los mecanismos de defensa generales que conducirían a una tolerancia duradera, prestando especial atención a los mecanismos que son activados cuando el parásito entra en contacto con la planta (resistencia adquirida). Se discute la mejor manera de explotar la interacción genotipo-ambiente, en función de la intensidad de selección la heredabilidad y la correlación genética, concluyendo que un equipo pequeño de mejora obtendrá cultivares muy bien adaptados a un ambiente pero con escasa difusión a otros ambientes, mientras que las organizaciones internacionales con medios para probar amplias generaciones en muchos lugares y años obtendrán cultivares con aceptable adaptabilidad a muchos ambientes. Los equipos pequeños pueden jugar un importante papel en la obtención de genotipos con resistencia horizontal a plagas y enfermedades o eficientes en la absorción y utilización de nutrientes.

Palabras clave: Absorción de nutrientes, Utilización de nutrientes, Resistencia adquirida, Plagas, Enfermedades, Interacción genotipo-ambiente.

SUMMARY

THE ROLE OF BREEDING IN SUSTAINABLE AGRICULTURE

Natural resource conservation is a compromise of sustainable agriculture that leads to minimal employ of water, fertilizers and pesticides. Cultivars bred for sustainable agriculture should then use efficiently water and fertilizers taking the maximum advantage from genotype-environment interaction. Physiological bases of efficient nutrient uptake and use are reviewed and the integration of this knowledge into breeding programmes discussed. Sustainability concept also leads to an equilibrium between plant and parasites, so that resistance to diseases and pests is envisaged to exploit general plant tolerance mechanisms activated when parasite contacts the plant (acquired resistance). The exploitation of genotype-environment interaction is discussed in function of selection intensity, heritability, and genetic correlation, concluding that small breeding teams will obtain cultivars very well adapted to an environment but with low adaptation to other environments. International organisations able to test large populations in many environments and years will obtain cultivars with medium-high adaptation to many environments. Small breeding teams would play a significant role breeding new genotypes with enhanced acquired resistance to diseases and pest or with efficient nutrient uptake and use.

Key words: Nutrients uptake, Nutrients use, Acquired resistance, Pests, Diseases, Genotype-environment interaction.

INTRODUCCIÓN

El Diccionario de Ciencias Hortícolas (RALLO *et al.*, 1999) define la agricultura sostenible como la que es agronómicamente viable y económicamente rentable, conservando a corto y largo plazo los recursos naturales empleados, en particular los no renovables.

El que la agricultura en general y la sostenible en particular sea rentable depende en gran medida de decisiones políticas sobre las ayudas al sector en las que no entraremos, pero el compromiso de conservar los recursos naturales sí que es un reto tecnológico a tener en cuenta ya que supone conservar el suelo y emplear el agua y los fertilizantes y pesticidas químicos imprescindibles.

El cambio de dirección que la agricultura sostenible ha supuesto en la agricultura mundial es importante y merece la pena resaltarlo. La agricultura ha intentado tradicionalmente aplicar técnicas para producir mayores cosechas minimizando el efecto de los estreses ambientales en las plantas, de ahí que se haya aplicado riego para evitar sequías, fertilizantes para evitar carencias del suelo, pesticidas para evitar plagas y enfermedades, invernaderos para evitar estreses de temperatura y hasta hidroponía para evitar el suelo, intentando, en el extremo, producir cosechas de modo industrial y con recetas aplicables a cualquier lugar puesto que se minimizan los efectos ambientales. Con la introducción del concepto de sostenibilidad se quiebra esa dirección de la agricultura: se disminuyen los insumos y toma protagonismo el suelo y el clima. A modo de ejemplo, la utilización de fertilizantes nitrogenados se estimó en 65 millones de toneladas de N en 1992 (PEOPLES y CRASSWELL, 1992) con un indudable efecto beneficioso en las cultivos mundiales, pero 2/3 de ese nitrógeno fue a parar al aire y, sobre todo, arrastrado por el agua con el consiguiente perjuicio ambiental (FRINK *et al.*, 1999). Parece claro que no se puede seguir utilizando los fertilizantes como hasta ahora si se quieren preservar los recursos naturales como la agricultura sostenible preconiza.

El objetivo de la mejora genética en una agricultura sostenible debe ser pues obtener cultivares que sean eficientes en la utilización de insumos para que puedan cultivarse con el mínimo de agua, fertilizantes y pesticidas, explotando al máximo la interacción genotipo x ambiente. Pero el intentar sacar el máximo partido de la interacción genotipo x ambiente lleva inexorablemente a obtener muchos cultivares, cada uno de los cuales ocupará un área de cultivo relativamente pequeña, lo que choca frontalmente con las inversiones millonarias que están haciendo las multinacionales de las semillas y que únicamente pueden ser rentables si los cultivares ocupan un área de cultivo significativa. Así la obtención de cultivares adaptados a la agricultura sostenible lleva a considerar dos aspectos bien diferentes, uno el aspecto técnico de cómo realizar esas obtenciones de cultivares y otro el aspecto económico de cómo hacer llegar esas obtenciones a los agricultores.

1. ASPECTOS TÉCNICOS DE LA MEJORA PARA OBTENER CULTIVARES ADAPTADOS A LA AGRICULTURA SOSTENIBLE

En los programas de mejora genética se ha intentado desde siempre minimizar el efecto ambiental para distinguir mejor los efectos genéticos y seleccionar los genotipos deseados con las mínimas interferencias. Ya Robert Bakewell (1725-1795) preconizaba criar las ovejas en campos con abundante hierba, con un régimen regular de alimentación altamente nutritivo y

en grupos pequeños, para elegir los parentales de los rebaños, y parece que tenía éxito aplicando esa estrategia antes de que Mendel estableciera sus leyes de la herencia (WOOD y OREL, 2001). El resultado de la mejora poniendo los genotipos en condiciones de cultivo ideales lo tenemos en muchos de los cultivares que se emplean en los países desarrollados que producen las altas cosechas y la calidad que conocemos cuando se cultivan en la agricultura convencional actual, altamente tecnificada para que las plantas padezcan el mínimo de estreses; pero en agricultura sostenible no se puede garantizar que las plantas reciban en todo momento los nutrientes y el agua que necesitan. Los cultivares desarrollados para condiciones de cultivo sin estreses no se han adoptado en condiciones de cultivo con baja o nula fertilización, en suelos pobres o en ambientes marginales porque no se adaptan a esas condiciones de cultivo. Esa mala respuesta de los cultivares desarrollados para ambientes sin estreses cuando se ponen en situaciones de estrés se ha documentado en diversas ocasiones (sirvan de ejemplo las referidas a condiciones de sequía para trigo (UD-DIN *et al.*, 1992) y cebada (CECCARELLI *et al.*, 1992), para fecha de siembra en avena (ATLIN y FREY, 1989) y para bajo nitrógeno en el suelo en maíz (BÄNZINGER *et al.*, 1997)) y conduce a que se deban marcar objetivos específicos de mejora para cultivares que serán empleados en la agricultura sostenible. Entre los diversos objetivos posibles consideramos de especial importancia la adaptación a condiciones de baja fertilidad puesto que los fertilizantes aplicados en agricultura sostenible serán mucho menores que en agricultura convencional para evitar contaminaciones de suelo y acuíferos, la resistencia a enfermedades y plagas puesto que los fitosanitarios químicos se reducirán al mínimo y la lucha biológica cobrará importancia, y la explotación de la interacción genotipo – ambiente (GxE).

1.1 Mejora para adaptación a condiciones de baja fertilidad

Para conseguir cosechas adecuadas en suelos con bajo contenido en nutrientes habrá que buscar cultivares que sean más eficientes para absorber los fertilizantes o que produzcan mayor cantidad de cosecha por unidad de elemento nutritivo absorbido o que tengan ambas características a la vez. El primer requisito de la mejora genética es contar con variabilidad sobre la que actuar. ¿Existe variabilidad genética para eficiencia en la absorción o en la utilización de los nutrientes?

La absorción de nutrientes por las plantas es una conjunción de la capacidad del suelo para retener los nutrientes y la capacidad de la planta para absorberlos, por tanto, si se desea evaluar la capacidad de las plantas para absorber los nutrientes se deben poner las plantas en un sustrato experimental que tenga similar capacidad para retener el nutriente a estudiar que los suelos. Se han demostrado diferencias genéticas en cuanto a la eficiencia en la absorción de N en maíz (RIZZI *et al.*, 1995; SMICKLAS y BELOW, 1999), de K en tomate (CHEN y GABELMAN, 1995), de P en céspedes (CHRISTIE y MOORBY, 1975) y tomate (COLTMAN *et al.*, 1985), etc. Existen pues las diferencias genéticas necesarias para emprender programas de selección para eficiencia en la absorción de nutrientes. Además CHEN y GABELMAN (1995) indican dónde buscar los genotipos más eficientes ya que demuestran que de los 22 genotipos de tomate que calificaron como eficientes en la absorción de K, 18 provenían de América Central y del Sur, de donde es originario el género *Lycopersicon*. Esto sugiere que para buscar genotipos eficientes para absorción de nutrientes se debe ir a entradas procedentes de los centros de origen y domesticación de las especies, porque si han sido mejoradas probablemente hayan perdido esa capacidad.

La absorción de los nutrientes es una característica que se expresa fundamentalmente en la raíz, lo que implica que la raíz debe tenerse muy en cuenta en los estudios de fisiología y mejora tendentes a obtener plantas más eficientes en la absorción de nutrientes. En principio un genotipo puede ser más eficiente para absorber un determinado ion bien porque disponga

de mayor superficie radical para esa absorción bien porque exista mayor entrada para ese ion por unidad de superficie radical. En tomate se ha demostrado la existencia de ambos casos para K (CHEN y GABELMAN, 2000). Existen genotipos que muestran mayor crecimiento radical por unidad de tiempo que, aunque tienen similar flujo de K por unidad de superficie radical que el genotipo medio, absorben mayor cantidad de K/planta. El fenómeno es puramente físico. Pero existen también genotipos que absorben mayor cantidad de K por unidad de superficie radical lo que supone mayor cantidad de K absorbido/planta con similar velocidad de crecimiento radical que el genotipo medio. Como el K entra en las plantas mediante canales y mediante transportadores de alta y baja afinidad, el mayor flujo de absorción de K demostrado en tomate podría explicarse por la distinta proporción de transportadores. Cuando los estudios fisiológicos lleven a una disección completa de los transportadores y a conocer su modo de actuación, un carácter poligénico como es la absorción de K por la planta podría explicarse en función de varios caracteres monogénicos y parte de la secuencia de esos genes podría emplearse para seguir y seleccionar el carácter en generaciones segregantes.

También se ha demostrado diferencias genéticas para la eficiencia en el uso de los nutrientes, entendida como la producción de cosecha o de materia seca por unidad de nutriente absorbida, en tomate para el Ca (CAINES y SHENNAN, 1999) y para el K (CHEN y GABELMAN, 1999). La eficiencia en el uso del Ca es particularmente interesante desde el punto de vista fisiológico porque el Ca se considera un elemento muy poco móvil dentro de la planta y los genotipos que lo utilizan más eficientemente tendrían mayor capacidad para reutilizarlo y redistribuirlo desde las hojas viejas e inactivas a las hojas jóvenes y activas.

Como se ve, se van haciendo estudios fisiológicos absolutamente necesarios para el entendimiento de cómo se puede lograr un genotipo más eficiente en la captación y utilización de los nutrientes, pero la información genética necesaria para establecer un programa de mejora se desconoce en gran parte. Y lo que se conoce no parece augurar un camino fácil. Recientemente se ha demostrado en *Arabidopsis* que los loci de caracteres cuantitativos (QTLs) para la absorción de nitrato son diferentes a los de absorción de amonio y diferentes a su vez a los de absorción de nitrato amónico, indicando que no se habían encontrado genotipos que compartiesen esos QTLs y que serían óptimos para absorber cualquier fuente de nitrógeno (RAUH *et al.*, 2002). Por supuesto que se puede intentar unir en un mismo genotipo los loci procedentes de varios genotipos, pero es una tarea larga y difícil.

La morfología de la raíz es de importancia crucial en la absorción de los nutrientes. En arroz cultivado sin riego es importante el desarrollo de un sistema radical profundo cuando la planta es joven para que supla posibles deficiencias de agua cuando la planta es adulta (FUKAI y COOPER, 1995). Y ese tipo de sistema radical se desarrolla cuando las plantas jóvenes crecen inundadas en condiciones anaerobias. KAMOSHITA *et al.* (2002) encontraron sólo dos QTLs para morfología de raíz profunda y esos QTLs fueron identificados solamente en poblaciones que habían crecido en condiciones anaerobias cuando jóvenes. Esa interacción GxE pone de manifiesto las dificultades que puede tener el establecimiento de un programa de mejora en el que se quisiesen modificar características radicales para conseguir plantas más eficientes en la absorción de nutrientes ya que, incluso empleando QTLs, habría que cultivar las poblaciones en condiciones similares a las que sean el objetivo de la mejora.

1.2. Mejora para resistencia a enfermedades y plagas

Obtener variedades resistente a enfermedades y a plagas ha sido siempre uno de los principales objetivos de la mejora. En la agricultura convencional el agricultor cuenta para luchar contra las plagas y enfermedades, con los cultivares resistentes, con los fitosanitarios químicos y biológicos y con el manejo adecuado del cultivo. En la agricultura sostenible el

uso de fitosanitarios químicos está muy limitado lo que lleva a que los cultivares resistentes y el manejo del cultivo cobren mayor importancia.

El desarrollo de cultivares resistentes a enfermedades es muy anterior al de resistentes a plagas y comenzó con la consecución de cultivares con resistencia total, también llamada vertical, a hongos y a virus, resistencia que en la mayoría de los casos era monogénica y dominante. Cuando el patógeno es obligado, este tipo de resistencia produce la aparición de nuevas razas que llevan a la búsqueda e incorporación de nuevos genes de resistencia y a nuevas razas en una carrera sin fin. Sin embargo existen casos como *Verticillium*, y *Fusarium* razas 1 y 2, en los que la resistencia introducida en cultivares de tomate hace muchos años ha sido duradera.

La resistencia vertical seguirá teniendo su importancia tanto en agricultura convencional como en agricultura sostenible, pero la filosofía que subyace en el concepto de sostenibilidad es que planta y patógeno convivan en equilibrio admitiendo un cierto daño en las cosechas que puede ser asumido económicamente. En este caso estaríamos hablando de cultivares tolerantes a una enfermedad o plaga y su obtención lleva a la explotación de los mecanismos de defensa generales que las distintas especies exhiben al ser atacadas por un parásito. Estos mecanismos se dividen en barreras constitutivas, que están presentes en la planta independientemente que sea o no atacada por un parásito y en barreras que son activadas cuando el parásito entra en contacto con la planta. Esta última recibe el nombre de resistencia adquirida. Distinguimos a continuación entre tolerancia a enfermedades y a plagas porque los mecanismos de defensa son diferentes.

1.2.1. Tolerancia a enfermedades.

La reacción de una planta al ataque de un patógeno conlleva muchas adaptaciones fisiológicas y bioquímicas denominadas en general resistencias sistémicas adquiridas. Entre ellas cabe citar la lignificación de la pared celular, la síntesis de compuestos antimicrobiales de bajo peso molecular (fitoalexinas), la síntesis de inhibidores de enzimas fúngicos y la síntesis y acumulación de un conjunto de proteínas denominadas proteínas relacionadas con la patogénesis (proteínas PR).

La pared celular es la primera barrera de defensa contra la entrada de patógenos. Para defender la célula la pared contiene enzimas que generan radicales con oxígeno activo y radicales fenólicos (SOUTHERLAND, 1991) y erigen barreras compuestas de celulosa, callosa, lignina y suberina (DELEEUW, 1985). La peroxidasa es una enzima que está en la pared celular y que interviene en muchas de esas reacciones. La peroxidasa TobAnPOD introducida en tomate produjo plantas que tenían mucha más lignina en las hojas y en el fruto, y cuando un fruto se dañaba con una herida también producían mucha más lignina y fenoles que las plantas que no llevaban esa peroxidasa. Sin embargo las plantas con la peroxidasa no fueron más resistentes a *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici*, a *F. o.* f.sp. *lycopersici*, a *Verticillium dahliae* y al virus del mosaico del tabaco, quizá porque las plantas se infectaron muy jóvenes o con mucha cantidad de inóculo, porque la enzima no tenía el sustrato apropiado en tomate o porque en el mecanismo primario para la resistencia a esos patógenos no interviene esa peroxidasa (LAGRIMINI *et al.*, 1993). Aunque en este caso la peroxidasa probada no tuvo éxito, el conocimiento detallado de la formación de barreras que impiden o dificultan la colonización de la planta por el patógeno puede ayudar a conseguir plantas más tolerantes a enfermedades.

Las plantas sintetizan un conjunto de compuestos de bajo peso molecular, con propiedades antibióticas, que se acumulan en las plantas como respuesta a la infección de un patógeno, que fueron llamadas fitoalexinas. Entre ellas cabe citar los sesquiterpenoides sintetizados en patata y tabaco y la rishitina en tomate que aparece en tallos y frutos pero no

en hojas (D'HARLINGUE *et al.*, (1995). Hasta ahora se ha hecho muy poco trabajo para intentar expresar en un mismo genotipo una batería de genes que aumenten las concentraciones de las fitoalexinas.

Las proteínas PR están muy conservadas en el reino vegetal y se inducen por estreses bióticos y abióticos. Se localizan en el lugar de entrada del patógeno pero también en otros puntos de la planta por una reacción sistémica. Muchas de esas proteínas muestran actividad enzimática como las quitinasas, glucanasas y proteasas en el patógeno invasor, pero no se conoce bien su función exacta contra virus, bacterias y hongos. Por ejemplo se han aislado hasta 10 proteínas PR al infectar plantas de tomate con el viroide de la exocortis de los cítricos (CEVd) y al menos una de ellas, la P23, ha sido caracterizada y clonada, se acumula en vacuola e inhibe el crecimiento de *Fusarium oxysporum*, *Tricotecium roseum*, *Phytophthora citrophora* y en menor medida de *Colletotrichum coccodes* (RODRIGO *et al.*, 1993). Otras proteínas PR pertenecientes al grupo PR-1 también han probado su capacidad antifúngica contra *Phytophthora infestans* (NIDERMAN *et al.*, 1995). Estas proteínas, sobreexpresadas en un genotipo, conducirían a aumentar su resistencia horizontal.

La síntesis de inhibidores de enzimas fúngicos es otro mecanismo de defensa de las plantas. Las glicoproteínas, quitinasas y β -1,3-glucanasas parecen ejercer esas funciones. Las glicoproteínas interfieren con la penetración del hongo porque inhiben las poligalacturonasas que el hongo emite para degradar las paredes celulares de la planta. Las glicoproteínas aisladas en tomate, judía y peral son parcialmente similares y han probado su acción fungicida contra *Botrytis cinerea* (STOTZ *et al.*, 1994). Aprovechar las glicoproteínas y en general todos estos compuestos que tienen actividad antifúngica puede ser un proceso largo porque no se sabe bien aún como actúan. Por ejemplo, se ha descrito que la sobreexpresión de quitinasas y β -1,3-glucanasas separadamente no aumenta la tolerancia del tomate a *Fusarium*, pero cuando se expresan conjuntamente sí que provocan un aumento significativo de la tolerancia, paralelo a la disminución de crecimiento del hongo *in vitro* (JONGEDIJK *et al.*, 1995).

Se ha demostrado que el ácido salicílico (SA) es la señal más importante que desencadena la resistencia sistémica adquirida, parece producirse en el lugar de contacto entre parásito y planta y trasladado luego a sitios más lejanos de la planta ejerciendo su efecto de señal tanto por síntesis endógena como por aplicaciones exógenas (STICHER *et al.*, 1997).

1.2.2. Tolerancia a insectos

Cuando un insecto se alimenta en una planta provoca un cúmulo de reacciones de defensa que incluyen tanto respuestas locales en el lugar donde el insecto se alimenta como respuestas sistémicas. Entre las respuestas locales están el incremento de actividad de los enzimas oxidativos lipoxigenasa (LOX) y polifenol oxidasa (PPO). Como respuestas sistémicas se citan PPO e inhibidores de proteinasas del insecto (PIs) que se sintetizan al recibirse una señal de ácido jasmónico (JA).

El JA se puede aprovechar incrementando su expresión en las plantas o pulverizándolo sobre las plantas. En cualquiera de los casos se produce un aumento de PPO y, sobre todo, de PIs. Se ha demostrado que plantas de tomate pulverizadas con JA reducen la población de *Franklinella occidentalis* que se alimenta del jugo celular, de *Spodoptera exigua* que come las hojas, de *Epitrix hirtipennis* que chupa la hoja, y de *Myzus persicae* que se alimenta de la savia del floema (TAHLER, 1999a). Además, las defensas que induce el JA hacen que se incremente el nivel de larvas de *Spodoptera exigua* parasitadas por la avispa *Hyposoter exiguae* (TAHLER, 1999b).

La sobreexpresión o la pulverización de JA se presentan como estrategias muy prometedoras para el control de plagas en agricultura sostenible o ecológica. Sin embargo también se han descrito algunos problemas como que el JA reduce la síntesis del ácido

salicílico que regula la resistencia a hongos, bacterias y virus (NIKI *et al.*, 1998) y que si el JA se utiliza a concentraciones elevadas (10 mM) reduce la producción en tomate (REDMAN *et al.*, 2001). Pero no hace falta llegar a las concentraciones probadas por REDMAN *et al.* (2001) puesto que a 0.5 mM el JA ya ejerce su acción contra las plagas.

Una barrera constitutiva que se puede aprovechar para conseguir plantas más tolerantes a plagas son los compuestos volátiles que las plantas producen y que son repelentes de algunas plagas. Es el caso de algunas entradas de tomate, cuyas hojas producen acilazúcares que parecen ser repelentes de la araña roja (SUAU y FERNÁNDEZ-MUÑOZ, comunicación personal). Las entradas de *Lycopersicon* con esa característica aparecen como una buena fuente de resistencia a araña roja en tomate (FERNÁNDEZ-MUÑOZ *et al.*, 2000).

1.3. Explotación de la interacción GxE

Se dice que existe interacción GxE cuando un genotipo se expresa de diferente manera en distintos ambientes. Esta interacción siempre existirá si los ambientes son muy extremos, pero su importancia práctica aparece cuando se produce entre ambientes relativamente cercanos como pueden ser distintas regiones agrícolas o distintos tipos de suelo. En la práctica de la mejora, lo que ocurre es que si se prueban un conjunto de genotipos en un ambiente y se ordenan con respecto a un carácter, esa ordenación no se mantiene cuando los mismos genotipos se prueban en otro ambiente. El aprovechamiento máximo de la interacción GxE se obtendría cuando la selección se realizase en el ambiente en el que luego se van a cultivar los resultados de la selección, pero eso en la práctica no es posible porque el número de ambientes es infinito. La cuestión para el mejorador se plantea en términos de eficacia: definir el número mínimo de ambientes en los que debe hacerse la selección sabiendo que cuanto menor sea el número de ambientes menor será también la explotación de la interacción GxE.

La interacción GxE puede dividirse en predecible y no predecible. La predecible ocurriría cuando el ambiente cambiase de modo relativamente sistemático. Por ejemplo, si ciertos cultivares se comportan sistemáticamente mejor en suelos con alta fertilidad y otros mejor en suelos con baja fertilidad, se podría en cierto modo predecir el comportamiento de los genotipos en distintos ambientes. En estos casos se podría buscar un conjunto de parcelas en el rango de fertilidad esperado y la selección se realizaría en esas parcelas. Los genotipos seleccionados se adaptarían a los distintos ambientes y se habría aprovechado efectivamente la interacción GxE. Otros ejemplos de cambio relativamente sistemático en el ambiente serían la disminución de la temperatura media cuando se asciende en altitud o el incremento en la salinidad de las aguas de riego aguas abajo de un valle.

En muchas ocasiones el factor ambiental causante de la interacción GxE se puede medir, pero no predecir. Tal sería el caso de una helada o un período de sequía que, coincidiendo o no con la fase más sensible en el desarrollo de las plantas, causaría una influencia y una interacción mayor o menor. Para el mejorador, el efecto de esta interacción no predecible es un aumento del error experimental que se traduce en una reducción de la capacidad para detectar efectos genéticos y, en definitiva, en una reducción de la capacidad de seleccionar. Al contrario que en el caso de la interacción predecible, la no predecible no se puede explotar. Sólo cabe minimizar sus efectos aumentando los ambientes en los que se efectúa la selección.

La explotación de la interacción GxE predecible para un carácter llevaría a seleccionar en muchos ambientes, probablemente lejanos al lugar de trabajo del seleccionador, con lo que se perdería la precisión con la que se podría seleccionar en sólo un ambiente. La teoría de la mejora genética puede ayudar a tomar decisiones. En la descripción que se da a continuación seguimos fundamentalmente a FALCONER (1974), a ATLIN y FREY (1989, 1990) y a ATLIN *et al.* (2001).

La relación de las respuestas de un genotipo o una población para un determinado carácter en el lugar de trabajo del mejorador (estación experimental) y en el ambiente donde se va a cultivar se puede expresar como:

$$R_T = i r_G \sqrt{H_S} \quad (1)$$

donde R_T es la correlación de la respuesta entre el ambiente para el que se selecciona y la estación experimental, i es la intensidad de selección que se aplica en la estación experimental, r_G es la correlación genotípica del genotipo o población cultivado entre el ambiente para el que se selecciona y la estación experimental y H_S es la repetibilidad o heredabilidad en sentido amplio o estricto en la estación experimental.

La *intensidad de selección* puede ser mayor en la estación experimental que cuando se utilizan varios campos de selección porque en la estación se pueden cultivar mayores poblaciones y se pueden cultivar y observar con más cuidado, lo que disminuye los errores en la caracterización del fenotipo de cada planta o línea. Una manera de incrementar en cierto modo la intensidad de selección cuando se manejan varios campos de selección sería cultivar en cada campo un conjunto de líneas diferente y considerar cada campo como un bloque incompleto. Así se podría seleccionar la mejor línea de cada campo y luego probar sólo las líneas seleccionadas. De este se aumentaría la intensidad de selección pero se necesitaría más tiempo (dos periodos de cultivo) para la evaluación.

La *correlación del comportamiento entre la estación y el ambiente para el que se selecciona* es una medida de los efectos genotípicos de la estación que se expresan en el ambiente para el que se selecciona, es decir, de la exactitud con que se puede predecir el comportamiento en el ambiente en el que se cultivará conociendo el comportamiento en la estación. La correlación genética entre el comportamiento de los genotipos en el ambiente para el que se selecciona y el comportamiento cuando se utilizan varios campos de selección con características cercanas al ambiente objetivo es muy alta y puede llegar a ser incluso 1.

Cuando la selección se efectúa en la estación experimental los cultivos se suelen llevar con un manejo óptimo y los estreses que padecen suelen ser reducidos. Pero para muchos caracteres de importancia económica capital como la producción de grano, la correlación genética entre ambientes con alta y con baja producción suele ser pequeña y parece decrecer conforme aumenta el grado de estrés en el ambiente de baja productividad. Así ha sido demostrado por BÄZINGER *et al.* (1997) para maíz en ambiente tropical, por COOPER *et al.* (1997) para trigo y por FUKAI *et al.* (1999) para arroz de secano. En tomate la interacción GxE al cultivar dentro y fuera de invernadero también fue muy importante para los caracteres de precocidad y de número de frutos/racimo, en cambio no lo fue para producción de fruto (CUARTERO y CUBERO, 1982).

Si las características ambientales entre la estación y el ambiente para el que se selecciona no son muy diferentes la correlación genética suele ser alta. Por ejemplo, HALLAUER y COLVIN (1985) no encontraron interacciones GxE entre líneas de maíz y sistema de laboreo, lo que indica que para obtener cultivares adaptados a la agricultura sostenible quizá bastaría con seleccionar en un modo de cultivo similar al que luego se empleará.

El tipo de material genético a obtener como fruto de la selección también tiene su importancia. CUARTERO y CUBERO (1982) demuestran en tomate que los híbridos presentan menor interacción ambiental que las líneas para caracteres tan importantes como producción total, peso del fruto, frutos/racimo y precocidad. Los híbridos se comportan más regularmente que las líneas quizá porque el desarrollo en los híbridos esté mejor canalizado que en las líneas lo que sugiere que los híbridos pueden dar un resultado medio mejor que las líneas en condiciones ambientales cambiantes, como serán las resultantes de cultivar con la metodología de la agricultura sostenible.

La correlación genética entre la estación y el ambiente en el que se va a cultivar el resultado de la selección se puede aumentar aplicando el método de cultivo o los estreses que

se crea van a tener lugar en el ambiente objetivo. En el caso de que el objetivo sea obtener cultivares para agricultura sostenible se deberían aplicar en la estación no sólo las prácticas de cultivo de la agricultura sostenible sino también los estreses que más frecuentemente ocurran en el ambiente objetivo. En esos estreses se incluyen los abióticos pero también se deben tener muy en cuenta los bióticos, provocando infecciones artificiales de aquellas enfermedades o plagas que con mayor frecuencia se presenten. A su vez, si la especie lo permite, el objetivo debería ser obtener híbridos en vez de variedades para aprovechar la mejor canalización del desarrollo de los híbridos.

La *heredabilidad* mide la precisión con que se pueden detectar las diferencias genéticas entre individuos. La heredabilidad en sentido amplio viene determinada por:

$$H_s = \sigma^2_G / (\sigma^2_G + (\sigma^2_{GS}/S) + (\sigma^2_{GY}/Y) + (\sigma^2_{GSY}/SY) + (\sigma^2_E/SYR)) \tag{2}$$

donde σ^2_G , σ^2_{GS} , σ^2_{GY} , σ^2_{GSY} y σ^2_E son las varianzas genotípica, genotipo x lugar, genotipo x año, genotipo x lugar y año, y varianza residual respectivamente, siendo S, Y, y R el número de lugares, años y repeticiones dentro de año y lugar.

Una de las maneras de aumentar la heredabilidad es aumentar la varianza genética mediante, por ejemplo, cruces entre parentales muy distantes genéticamente. Pero ese tipo de cruzamientos lleva a cultivar poblaciones muy grandes que difícilmente se pueden manejar cuando se llevan varios campos de selección en lugares más o menos distantes de la estación experimental.

También queda claro que aumentando el número de lugares, años y repeticiones se aumenta la heredabilidad, pero para saber qué es más conveniente, si aumentar los lugares, los años o las repeticiones, es necesario tener una idea de la cuantía comparativa de las distintas varianzas. ATLIN *et al.* (2001) han hecho una recopilación de valores de las distintas varianzas muy ilustrativa que aquí se da en forma de porcentajes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Componentes de la varianza para cultivares (σ^2_G), cultivar x lugar (σ^2_{GS}), cultivar x año (σ^2_{GY}), cultivar x lugar x año (σ^2_{GSY}) y varianza residual dentro de lugar y año (σ^2_E) para producción expresadas como % de la varianza total. Atlin *et al.* (2001).

Table 1. Cultivar (σ^2_G), cultivar x site, (σ^2_{GS}). Cultivar x year (σ^2_{GY}), cultivar x site x year (σ^2_{GSY}) and within-site-year (σ^2_E) variance components for yield, expressed as % of total variance. Atlin *et al.* (2001).

Especie	σ^2_G	σ^2_{GS}	σ^2_{GY}	σ^2_{GSY}	σ^2_E
Cebada ⁽¹⁾	18	8	5	18	50
Avena ⁽¹⁾	28	13	5	72	41
Trigo (Australia) ⁽²⁾	13	4	5	29	48
Trigo (UK) ⁽³⁾	27	2	6	31	35
Patata ⁽³⁾	20	6	5	30	38
Arroz líneas al azar ⁽⁵⁾	7	1	6	32	54
Arroz líneas seleccionadas ⁽⁴⁾	29	12	3	29	26

(1) ATLIN y MCRAE (1994), (2) CULLIS *et al.* (1996), (3) TALBOT (1984), (4) COOPER *et al.* (1999), (5) COOPER y SOMRITH (1997).

La varianza residual es muy alta en todos los casos (Cuadro 1) lo que indica que se debe poner atención en reducir la variabilidad dentro de la parcela de selección, evitando diferencias en tipo de suelo, fertilidad, acumulación de agua etc. Esta variabilidad se podrá reducir más en el caso de que se utilice la estación experimental para seleccionar que cuando se empleen varias parcelas fuera de la estación. La varianza de la interacción entre lugares y años es mucho mayor que la de lugares y años por separado en la mayoría de los casos, lo que

indica que los genotipos se deben probar en varios lugares y varios años y que se ganaría muy poco probando los genotipos en muchos lugares un único año o durante muchos años en un solo lugar. La varianza genética es la tercera en importancia numérica pero es el único parámetro en el numerador de la fracción de estima de la heredabilidad y tiene por tanto un gran peso. Se ha de ir a buscar cruzamientos o poblaciones que maximicen la varianza genética.

La composición genética de la población tiene también una gran importancia. Más arriba se apuntó que los híbridos eran, en general, más estables que las líneas (CUARTERO y CUBERO, 1982), pero también en el Cuadro 1 hay una indicación muy clara de la importancia de la composición genética de la población. Cuando las líneas que se prueban se eligen al azar la heredabilidad es bajísima, en cambio cuando las líneas son un conjunto procedente de un programa de mejora el comportamiento cambia totalmente y la importancia de las interacciones disminuye drásticamente.

Volviendo a la ecuación inicial (1) queda claro que para maximizar r_G se debe elegir cuidadosamente el ambiente en el que se van a probar y a seleccionar los genotipos. Ello llevará a la obtención de cultivares muy bien adaptados a ese microambiente pero con pocas posibilidades de adaptarse a otras condiciones ambientales. Los cultivares obtenidos podrán ser muy populares en el ambiente para el que fueron seleccionados pero su difusión a otros ambientes será limitada. Hacer máxima H_S lleva consigo actuar sobre poblaciones de amplia variabilidad genética y probar y seleccionar esas poblaciones en varios años y localidades. Este tipo de programas requiere unos recursos que sólo están en manos de empresas multinacionales o en organizaciones internacionales. Los resultados de estos programas se adaptarán a condiciones de cultivo con poco estrés (r_G alta y positiva) y un poco peor a condiciones de cultivo con estrés medio (r_G media-baja pero positiva) que puede ser el caso de la agricultura sostenible.

1.4. Las posibilidades de la selección indirecta

La selección indirecta por marcadores muy poco influidos por el ambiente, como son los marcadores moleculares, parece tener su máxima aplicación en el tipo de situaciones en que el ambiente enmascara gran parte de la variabilidad genética. Así sucede en general para marcadores ligados a caracteres monogénicos como resistencias a enfermedades o para caracteres fisiológicos monogénicos relacionados con la absorción y eficiencia en la utilización de los nutrientes. En el caso de los caracteres poligénicos sin embargo, antes de aplicar técnicas moleculares para ayudar a seleccionar, hay que asegurarse de que los QTLs que rigen el carácter no tienen interacción con el ambiente y se expresan en distintas condiciones ambientales. Los casos descritos por RUSH *et al.* (2002) en *Arabidopsis* para absorción de nitrógeno proveniente de distintas fuentes y por KAMOSHITA *et al.* (2002) para morfología de sistema radical profundo en arroz indican una clara interacción entre los QTLs encontrados y el ambiente.

2. DIFUSIÓN DE LOS CULTIVARES OBTENIDOS PARA AGRICULTURA SOSTENIBLE

Las mayores posibilidades de éxito en la obtención de cultivares adaptados a una agricultura de bajos insumos, en la que los estreses ambientales juegan un importante papel, parecen tenerla las organizaciones internacionales con grandes programas mundiales de mejora y los pequeños programas dirigidos a un ambiente concreto. Los cultivares procedentes de los pequeños programas tendrán pocas posibilidades de competir en otros ambientes que no sean el restringido para el que fueron obtenidos, porque en él es donde

explotan el máximo la interacción GxE. En cambio, los procedentes de grandes programas se adaptarán a un conjunto muy amplio de ambientes que no padezcan excesivas situaciones de estrés. Con estas perspectivas cabe pensar que pocas empresas de semillas entrarán a intentar conseguir cultivares adaptados a unas condiciones ambientales reducidas y que serán las obtenciones procedentes de las organizaciones internacionales las que se impongan como base de la agricultura sostenible.

Otras investigaciones, como las necesarias para sacar el máximo provecho de la resistencia horizontal a plagas y a enfermedades o las conducentes a conseguir plantas más eficientes en la absorción y en la utilización de nutrientes, pueden ser abordadas por equipos relativamente reducidos de investigadores. Sus obtenciones podrían pasar a los programas de mejora de las empresas de semillas o de las organizaciones internacionales.

BIBLIOGRAFÍA

- ATLIN, G.N., COOPER, M., BJORNSTAD, A. 2001. A comparison of formal and participatory breeding approaches using selection theory. *Euphytica* 122: 463-475.
- ATLIN, G.N., FREY, K.J. 1989. Breeding crop varieties for low-input agriculture. *Am. J. Alt. Agric.* 4: 53-57.
- ATLIN, G.N., FREY, K.J. 1990. Selecting oat lines for yield in low productivity environments. *Crop Sci.* 30: 556-561.
- ATLIN, G.N., MC RAE, K.B. 1994. Resource allocation in Maritime cereal cultivar trials. *Can. J. Plant Sci.* 74: 501-505.
- BÄNZIGER, M., BETRÁN, F.J., LAFITTE, H.R. 1997. Efficiency of high-nitrogen selection environments for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Sci.* 37: 1103-1109.
- CAJNES, A.M., SHENNAN, C. 1999. Growth and nutrient composition of Ca^{+2} use efficient and Ca^{+2} use efficient genotypes of tomato. *Plant Physiol. Biochem.* 37: 559-567.
- CECCARELLI, S., GRANDO, S., HAMBLIN, J. 1992. Relationship between barley grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica* 94: 49-58.
- CHEN, J., GABELMAN, W.H. 1995. Isolation of tomato strains varying in potassium acquisition using a sand-zeolite culture system. *Plant Soil*, 176: 65-70.
- CHEN J., GABELMAN, W.H. 1999. Potassium-transport rate from root to shoot unrelated to potassium-use efficiency in tomato grown under low-potassium stress. *J. Plant Nut.* 22: 621-631.
- CHEN, J., GABELMAN, W.H. 2000. Morphological and physiological characteristics of tomato roots associated with potassium-acquisition efficiency. *Scien. Hort.* 83: 213-225.
- CHRISTIE, E.K., MOORBY, J. 1975. Physiological responses of semi-arid grasses. I. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. *Aust. J. Agric. Res.* 26: 423-436.
- COLTMAN, R.R., GERLOFF, G.C., GABELMAN, W.H. 1985. Differential tolerance of tomato strains to maintained and deficient levels of phosphorus. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 110: 140-144.
- COOPER, M., RAJATASEREKUL, S., IMMARK, S., FUKAI, S., BASNAYAKE, J. 1999. Rainfed lowland rice breeding strategies for northeast Thailand. I. Genotypic variation and genotype x environment interaction for grain yield. *Field Crops Res.* 64: 131-151.
- COOPER, M., SOMRITH, B. 1997. Implications of genotype-by-environment interactions for yield adaptation of rainfed lowland rice: Influence of flowering date on yield variation. En: S. Fukai, M. Cooper, J. Salisbury (Eds.), *Breeding strategies for rainfed lowland rice in drought-prone environments*. ACIAR Proceedings N°. 77: 104-114.

- COOPER, M., STUCKER, R.E., DELACY, I.H., HARCH, B.D. 1997. Wheat breeding nurseries, target environments, and indirect selection for grain yield. *Crop Sci.* 37: 1168-1176.
- CUARTERO, J., CUBERO, J.I. 1982. Genotype-environment interaction in tomato. *Theor. Appl. Genet.* 61: 273-277.
- CULLIS, B.R., THOMPSON F.M., FISHER, J.A., GILMOUR, A.R., THOMPSON, R. 1996. The analysis of the NSW wheat variety data-base. II. Variance component estimation. *Theor. Appl. Genet.* 92: 28-39.
- DELEEuw, G.T.N. 1985. Deposition of lignin, suberin and callose in relation to the restriction of infection by *Botrytis cinerea* in ghost spots of tomato fruits. *Phytopatholog. Z.* 112: 143-152.
- D'HARLINGUE, A., MAMDOUTH, A.M., Malfatti, P., SOULIE, M.C., BOMPEIX, G. 1995. Evidence for rishitin biosynthesis in tomato cultures. *Phytochem.* 39: 69-70.
- FALCONER, D.S. 1974. Introducción a la genética cuantitativa. 4ª edición, Compañía Editorial Continental, México, 430pp.
- FERNÁNDEZ-MUÑOZ, R., DOMÍNGUEZ, E., CUARTERO, J. 2000. A novel source of resistance to the two-spotted spider mite in *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.: its genetics as affected by interplot interference. *Euphytica* 111: 169-173.
- FRINK, C.R., WAGGONER, P.E., AUSUBEL, J.H. 1999. Nitrogen fertilizer: retrospect and prospect. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 1175-1180.
- FUKAI, S., COOPER, M. 1995. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice. *Field Crops Res.* 40: 67-86.
- FUKAI, S., PANTUWAN, G., JONGDEE, B., COOPER, M. 1999. Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. *Field Crops Res.* 64: 61-74.
- HALLAUER, A.R., COLVIN, T.S. 1985. Corn hybrids response to four methods of tillage. *Agron. J.* 77: 547-550.
- JONGEDIJK, E., TIGELAAR, H., VAN ROEKEL, J.S.C., BRES-VLOEMANS, S.A., DEKKER, I., VAN DEN ELZEN, P.J.M., CORNELISSEN, B.J.C., MELCHERS, L.S. 1995. Synergistic activity of chitinases and β -1,3-glucanases enhances fungal resistance in transgenic tomato plants. *Euphytica* 85: 173-180.
- KAMOSHITA, A., WADE, L.J., ALI, M.L., PATHAN, M.S., ZHANG, J., SARKARUNG, S., NGUYEN, H.T. 2002. Mapping QTLs for root morphology of a rice population adapted to rainfed lowland conditions. *Theor. Appl. Genet.* 104: 880-893.
- LAGRIMINI, L.M., VAUGHN, J., ERB, W.A., MILLER, S.A. 1993. Peroxidase overproduction in tomato: Wound-induced polyphenol deposition and disease resistance. *HortScience* 28: 218-221.
- NIDERMAN, T., GENETET, I., BRUYÈRE, T., GEES, R., STINTZI, A., LEGRAND, M., FRITIG, B., MÖSINGER, E. 1995. pathogenesis-related pr-1 proteins are antifungal. *Plant Physiol.* 108: 17-27.
- PEOPLES, M.B., CRASSWELL, E.T. 1992. Biological nitrogen fixation: investment, expectations, and actual contributions to agriculture. *Plant Soil*, 141: 13-39.
- RALLO, L., FERNÁNDEZ, R., CALDENTEY, P., CAMBRA, M., CUARTERO, J., GARCÍA, A., GRACIA, C., GUARDIOLA, J. L., MARTÍNEZ, P. F., PARRA, M. A., PLIEGO, F., RECASENS, I. 1999. Diccionario de Ciencias Hortícolas. Editorial Mundi-Prensa, Madrid, 605 pp.
- RAUH, B.L., BASTEN, C., BUCKLER IV, E.S. 2002. Quantitative trait loci analysis of growth response to varying nitrogen sources in *Arabidopsis thaliana*. *Theor. Appl. Genet.* 104: 743-750.
- REDMAN, A.M., CIPOLLINI JR. D.F., SCHULTZ, J.C. 2001. Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia* 126: 380-385.
- RIZZI, E., BALCONI, C., MORSELLI, A., MOTTO, M. 1995. Genotypic variation and relationships among N-related traits in maize hybrid progenies. *Maydica* 40: 253-258.

- RODRIGO, I., VERA, P., TORNERO, P., HERNÁNDEZ-YAGO, J., CONEJERO, V. 1993. cDNA cloning of viroid-induced tomato pathogenesis-related protein P23. *Plant Physiol.* 102: 939-945.
- SMICKLAS, K.D., BELOW, F.E. 1990. Influence of heterotic pattern on nitrogen use and yield of maize. *Maydica* 35: 209-213.
- SOUTHERLAND, M.W. 1991. The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 39: 79-93.
- STICHER, L., MAUCH-MANI, B., MÉTRAUX, J.P. 1997. Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 235-270.
- STOTZ, H.U., CONTOS, J.J.A., POWELL, A.L.T., BENNETT, A.B., LABAVITCH, J.M. 1994. Structure and expression of an inhibitor of fungal polygalacturonases from tomato. *Plant Mol. Biol.* 25: 607-617.
- TAHLER, J.S. 1999a. Jasmonic acid mediated interactions between plants, herbivores, parasitoids, and pathogens: A review of field experiments in tomato. En A.A. Agrawal, S. Tuzun, E. Bent (Eds). *Inducible plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, ecology, and agriculture*. APS Press, USA, 319-334.
- TAHLER, J.S. 1999b. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399: 686-688.
- TALBOT, M. 1984. Yield variability of crop varieties in the UK. *J. Agri. Sci. (Camb.)*. 102: 315-321.
- UD-DIN, N., CARVER, B.F., CLUTTER, A.C. 1992. Genetic analysis and selection for wheat yield in drought-stressed and irrigated environments. *Euphytica* 62: 89-96.
- WOOD, R., OREL, V. 2001. *Genetic prehistory in selective breeding. A prelude to Mendel*. Oxford University Press, Oxford, UK. 342 pp.