

EL CONTROL GENETICO DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO

A. von der **Rahlen**

INTRODUCCION

El rendimiento es un carácter fácilmente seleccionable cuando una especie no ha sufrido una presión de selección intensa. Este es el caso de muchas especies forrajeras, o especies descubiertas recientemente por los fitomejoradores, como por ejemplo, la nueva estrella agronómica tropical de las leguminosas, **Psophocarpus tetragonolobus** (n. v. poroto alado) y otras. En esta situación se pueden observar fácilmente diferencias de 50 a 100% en rendimiento entre diferentes poblaciones o genotipos.

Mientras existieron grandes diferencias en rendimiento entre los genotipos de las especies del gran cultivo, los fitomejoradores se preocuparon relativamente poco de analizar este carácter, pero una vez, que fue más difícil el progreso, comenzaron a estudiar sus componentes, dado que la herencia del rendimiento se presentaba de una manera muy compleja como lo indicaban los datos de varianzas genéticas (aditivas, dominantes y sus interacciones) y ambientales. La hipótesis lógica es que los componentes del rendimiento tienen que presentar una herencia más simple y,

por lo tanto, el progreso de selección logrado mediante la selección de esos componentes, puede ser mayor que seleccionando directamente para rendimiento.

Ya, Sewal Wright en 1955 comentaba sobre la complejidad de este carácter. En el ganado bovino se pensó primeramente que la herencia de la producción de la leche estaba gobernada por uno o dos genes, luego por una docena y en ese tiempo, por todos los genes del animal.

No podemos decir que el rendimiento de las plantas esté determinado por todos los genes del organismo, pero sí, que intervienen una gran cantidad, aún algunos que aparentemente no lo afectarían, como por ejemplo, podría ser el color de flor en plantas de polinización entomófila, donde algunos colores pueden ser más atractivos que otros a los insectos polinizadores y por consiguiente esas plantas podrían producir más semilla, o, genes que en un determinado ambiente no se manifiestan, pero sí lo hacen en presencia de, por ejemplo, una plaga, condición de suelo o de clima particulares.

*Estación Experimental Agropecuaria Pergamino,
INTA - Pergamino, Buenos Aires.*

CONCEPTOS GENERALES

Para poder trabajar con esos caracteres es necesario conocer bien las relaciones que tienen entre sí los componentes del rendimiento. Si la correlación genética entre los mismos es negativa, es decir, seleccionando para aumento de un carácter, disminuimos otro, no conseguiremos progresar en el objetivo final, o sea el rendimiento.

Ejemplos típicos tenemos en número y tamaño de semillas, número de huevos en gallinas, porcentaje de sólidos solubles y tamaño en el fruto del tomate, etc. Aumentando la magnitud de un carácter disminuimos la del otro. Cuando la correlación genética está dada por un límite fisiológico, podemos pensar en anularla, aumentando el límite fisiológico de la especie mediante la selección de otros caracteres, como por ej. aves más pequeñas que consumen menos pero ponen el mismo número y tamaño de huevos, incorporación de los genes de Norin 10 al trigo que cambian la arquitectura de la planta y aumentan su capacidad de asimilación, etc.

Aunque en el caso de Norin 10, son pocos los genes que intervienen, sin embargo no fue tan fácil incorporarlos a los cultivares comerciales debido justamente a las delicadas interacciones de los genes de la planta entre sí. Son necesarios procesos arduos de recombinación y selección para crear un nuevo conjunto armónico.

Esa armonía se nota también, cuando se incorporan nuevos alelos mediante el proceso de mutación. Bajo esa circunstancia disminuye la aptitud (fitness) del genotipo. Por ejemplo el gen **Hiproly** responsable del aumento del porcentaje de lisina de la proteína en un cultivo de cebada bajo condiciones favorables produce igual que el cultivar original, pero menos que el original bajo condiciones desfavorables. La situación del gen opaco 2 en

maíz la conocemos todos. Hasta que no se modifique la mazorca para adaptarla al nuevo tipo de grano, el rendimiento será inferior. Ocurre también con los mutantes de patogenicidad de las royas. A mayor número de mutantes acumuladas por procesos mutagénicos, menor su aptitud. Esto no es así cuando esos genes se recombinan y forman un nuevo conjunto armónico, (Mac Key, comunicación personal).

Un investigador que se destacó por su preocupación por los componentes fue Grafius (1961) quién equiparó el rendimiento al volumen de un cuerpo multidimensional en el cual cada componente era una medida lineal. Supuso que para obtener el máximo rendimiento era conveniente no exagerar ningún componente, dado que el mayor volumen se obtendría en un cuerpo en el cual la magnitud de sus componentes era semejante. Si nos imaginamos tres componentes, el cuerpo de mayor volumen estará representado por un cubo. Cuando más aleje un paralelepípedo de la forma de un cubo, menor será el volumen, aunque la suma de las tres magnitudes sea la misma.

GENETICA DE LOS COMPONENTES

Qué se sabe acerca de la herencia de los genes que determinan los componentes del rendimiento?

A los fines didácticos, podemos dividir la herencia de los caracteres en cuatro grupos.

- 1.- Uno o pocos genes, sin influencia del ambiente en la expresión de los mismos, no hay variancia ambiental. Heredabilidad alta.
- 2.- Uno o pocos genes, influenciados fuertemente por diferentes condiciones ambientales. El efecto de los alelos es enmascarado, necesitamos recurrir a técnicas especiales para poder progresar en la selección. Entre las

- más simples se cuenta la selección masal estratificada. Heredabilidad baja.
- 3.- Muchos genes, sin influencia del ambiente. Heredabilidad alta.
 - 4.- Muchos genes influenciados por el ambiente. Heredabilidad baja. (Fig.1).
- La heredabilidad *sensu stricto* es la proporción de variabilidad posible de seleccionar en ese ambiente y para esa población de genotipos.

Como ejemplo del primer caso tenemos los genes de Norin 10, de insensibilidad a la luz, genes de resistencia a factores desfavorables de suelo, o a patógenos.

Como ejemplo del segundo caso, podemos citar el trabajo de Goldemberg (1979), con precocidad de *Antirrhinum majus*. Cuando se observa el carácter a la época de floración, la influencia ambiente enmascara la acción de los genes. Sin embargo, observándolo en la época del primordio floral, podemos separar el efecto de los alelos. Vemos que el carácter está determinado principalmente por un gen. Este trabajo también nos enseña que se puede diferenciar mejor el efecto de los alelos cuanto más cerca de la iniciación del funcionamiento del gen nos encontramos.

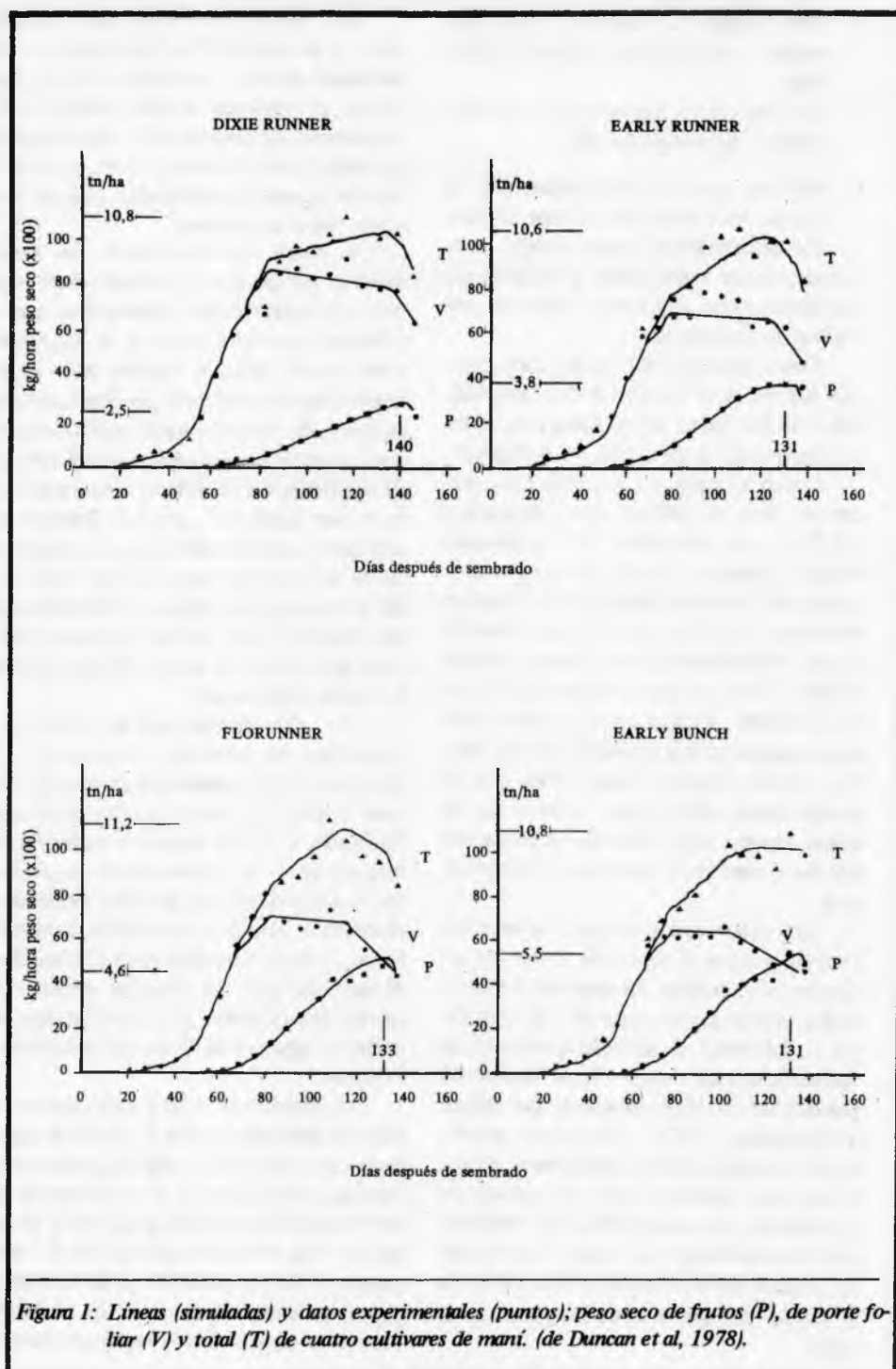
Los casos tres y cuatro, no son tan simples porque el efecto de todos los genes no es el mismo. La relación de la varianza genética con respecto a la ambiental es diferente de acuerdo a algunos estudios efectuados como fuera el caso de precocidad de trigo estudiada por Allard y Wehrhahn (1965). Lo mismo he encontrado en resistencia en pimiento al virus y de la papa. Algunos genes casi no son influenciados por las condiciones cambiantes del ambiente y en otros el ambiente enmascara el efecto de los alelos. Además, el efecto de cada uno de los genes no es igual.

Muy importante fue lograr la separación de la variabilidad fenotípica en variabilidad genética ambiental. Estos conceptos permitieron diseñar métodos de mejoramiento, algunos muy simples como la selección masal estratificada, que significaron nuevas posibilidades para el fitomejoramiento genético.

A veces un componente del rendimiento puede tener heredabilidad baja, como por ejemplo las estimaciones que se hicieron para resistencia a la sequía en maíz en los Estados Unidos, pero la heredabilidad depende del genotipo, del ambiente y del método usado para discriminar los genotipos. Modificando el método de medición del carácter puede aumentarse la heredabilidad. En Gran Bretaña encontramos que la resistencia a la sequía se debía a la conformación de los estomas y de la cutícula de la hoja en *Dactylis marina*. Esperan transferir ese carácter a *Dactylis glomerata* sin tener dificultades con la varianza ambiental.

Por otro camino, están tratando de identificar en Australia, en la colza componentes de la resistencia a sequía, que sean heredables y de herencia más simple. Richards, (1978a) encontró variación genética bajo condiciones de stress hídricos en la acumulación de prolina, estabilidad clorofílica, tasa de germinación, turgor relativo, tasas de crecimiento y eficiencia en el uso del agua en *Brassica napus* y *B. campestris* (Cuadro 1), asociados aparentemente algunos de ellos con la tolerancia a sequía.

La resistencia a la sequía parece deberse a una interacción de muchos caracteres morfológicos y fisiológicos que es necesario estudiar aún, la mayor parte parecen estar bajo control poligénico. *B. napus* es más resistente porque en *B. campestris* la mayor parte del peso seco de la planta se acumula después de la antesis cuando la sequía en esa región de Australia.



CUADRO 1: Diferencias entre cultivares de *Brassica campestris* y *B. napus* con respecto a stress híbrido (de Richards, 1978a).

Cultivar	Porcentaje de germinación con un tratamiento simulado de sequía de -17,5 bars	Turgor relativo en diferentes niveles de humedad	Acumulación de prolina mg/g peso seco	Estabilidad clorofílica en tejido foliar (*)	Índice de rendimiento derivado de rendimientos en grano de nueve ambientes con deficiencia hídrica
B. CAMPESTRIS					
Arlo	82	80,6	11,6	0,89 ± 0,27	0,55
Echo	80	84,6	12,1	1,08 ± 0,17	0,21
Polar	67	83,1	16,7	1,33 ± 0,11	0,58
Span	65	83,2	13,4	1,02 ± 0,11	0,73
B. NAPUS					
Masoweicki	78	86,1	12,7	1,35 ± 0,16	0,30
Oro	69	84,8	14,3	1,08 ± 0,09	0,24
Target	93	82,7	12,4	0,84 ± 0,14	0,20
Turret	94	89,5	22,1	0,78 ± 0,13	0,89
Forto	—	89,0	20,0	0,81 ± 0,26	—
Rechsburg	—	89,7	—	0,84 ± 0,10	—

(*) Coeficiente de regresión por el método de Finley y Wilkinson (1963).

lia es más severa, mientras que en *B. napus* el peso seco se acumula antes de la antesis. Richards (1978b) estudió en esas especies la heredabilidad de la resistencia a la sequía como carácter y tuvo una heredabilidad relativamente alta de 0,48 a 0,44 en *Brassica campestris* y *B. napus*, respectivamente. Fue mayor la estimación del progreso genético esperado de aumento de rendimiento bajo condiciones de sequía, que bajo irrigación.

Un componente del rendimiento que está despertando mucho interés, es la eficiencia fotosintética para la cual se ha encontrado variabilidad genética. En maíz, por ejemplo, existe variabilidad aditiva, dominancia y heterosis (Crosbie *et al.*, 1978).

Sin embargo, los resultados de los es-

tudios sobre la asociación de este carácter con el rendimiento son contradictorios, aunque pareciera que la relación tendría que ser simple (Wilhelm y Nelson, 1978). A mayor posibilidad de acumular hidratos de carbono, mayores tendrían que ser las posibilidades de aumentar el rendimiento. Los autores mencionados concluyen que la eficiencia fotosintética es necesario estudiarla junto con la tasa de crecimiento, índice de área foliar y mejor intercepción de la luz.

Estudios efectuados en Alberywith (Wilson, 1979) indican que en forrajeras existe una correlación genética negativa entre ancho de hoja y eficiencia fotosintética, o sea, presentan mayor eficiencia los genotipos de hojas angostas.

Además, aparentemente, existe varia-

bilidad genética para la eficiencia de translocación de los hidratos de carbono, sin la cual no es útil la eficiencia fotosintética.

Estos estudios indican que probablemente dentro de algunos años, los mejoradores tendrán herramientas para seguir adelantando con mayor eficiencia en la selección de caracteres. Cuanto mejor los comprendamos, tanto mayores serán las herabilidades de los caracteres con los cuales nos manejaremos y mayores los progresos logrados durante el proceso selectivo.

Estudio de componentes a través de los progresos realizados por la selección para rendimiento.

Un método para analizar qué componentes están asociados al rendimiento consiste en estudiar cultivares viejos y actuales para estudiar los componentes que cambiaron en magnitud.

Comparando la remolacha silvestre y la actual, se observa una eficiencia mucho mayor en la intercepción de la luz solar. En la forma silvestre las hojas se superponen, en la moderna el tallo es más largo.

En maní (Duncan *et al.*, 1978) analizaron que los cultivares nuevos presentaban una tasa de crecimiento mejor, pero el resultado indicó un mejor índice de cosecha. Es decir, aumentó proporción de peso seco en los frutos en relación a la parte vegetativa.

En la figura 1 observamos el peso seco de frutos, parte aérea y peso total de un cultivar antiguo Dixie Runner y cultivares posteriores, Early Runner de 1952, Florunner de 1964 y Early Bunch de 1977.

A medida que nuevas selecciones son difundidas, aumenta la proporción del peso seco de los frutos en relación a la parte vegetativa.

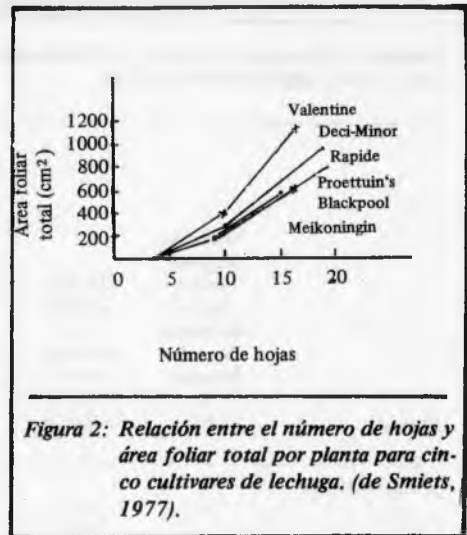


Figura 2: Relación entre el número de hojas y área foliar total por planta para cinco cultivares de lechuga. (de Smiets, 1977).

Smiets (1977) comparó cultivares de lechuga difundidos en diferentes épocas. Pudo observar que el mejoramiento genético en la lechuga se debió primero a una mayor producción de hojas y luego un aumento del tamaño de las hojas (Fig. 2). Simultáneamente los requerimientos de calor para crecimiento óptimo aumentaron (Fig. 3).

En el cultivar antiguo Meikoningin, el crecimiento a 17° y 14°C es el mismo. En cambio, a medida que los cultivares son más recientes aumenta la tasa de crecimiento a mayores temperaturas.

Un caso interesante presenta la avena en el medio oeste de Estados Unidos. En las últimas cuatro décadas el rendimiento sólo aumentó entre 9 o 14% de acuerdo a diferentes estimaciones (Langer *et al.* 1978). De la comparación de 66 cultivares surge que se progresó para estabilidad, vale decir para ambientes más marginales. La herabilidad de esa estabilidad o seguridad de cosecha es variable de acuerdo al material genético empleado. Pero la estabilidad es un carácter que no tiene mucho significado si no se analiza la causa (Favret, 1979). El análisis de la estabilidad de mez-

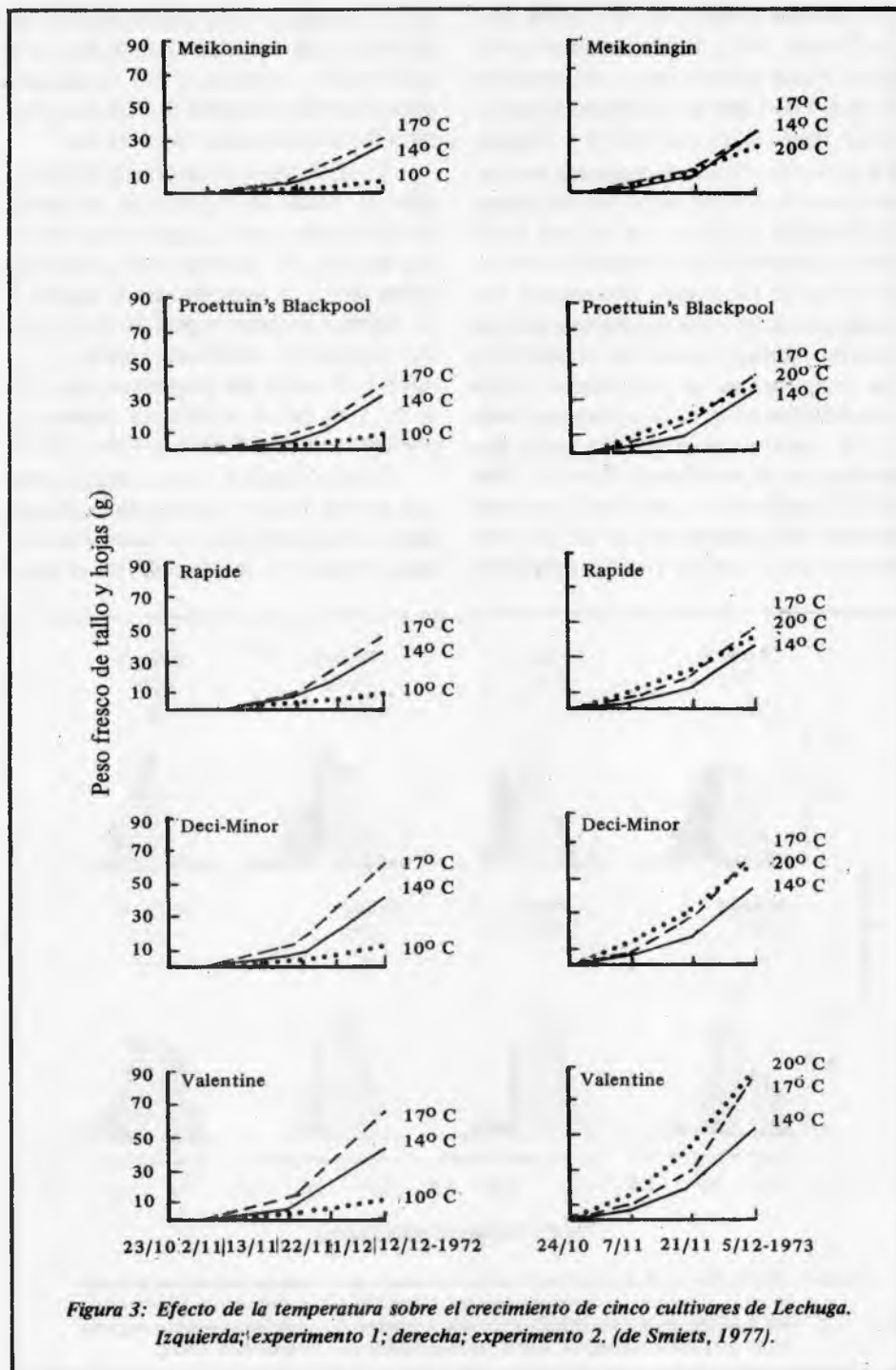


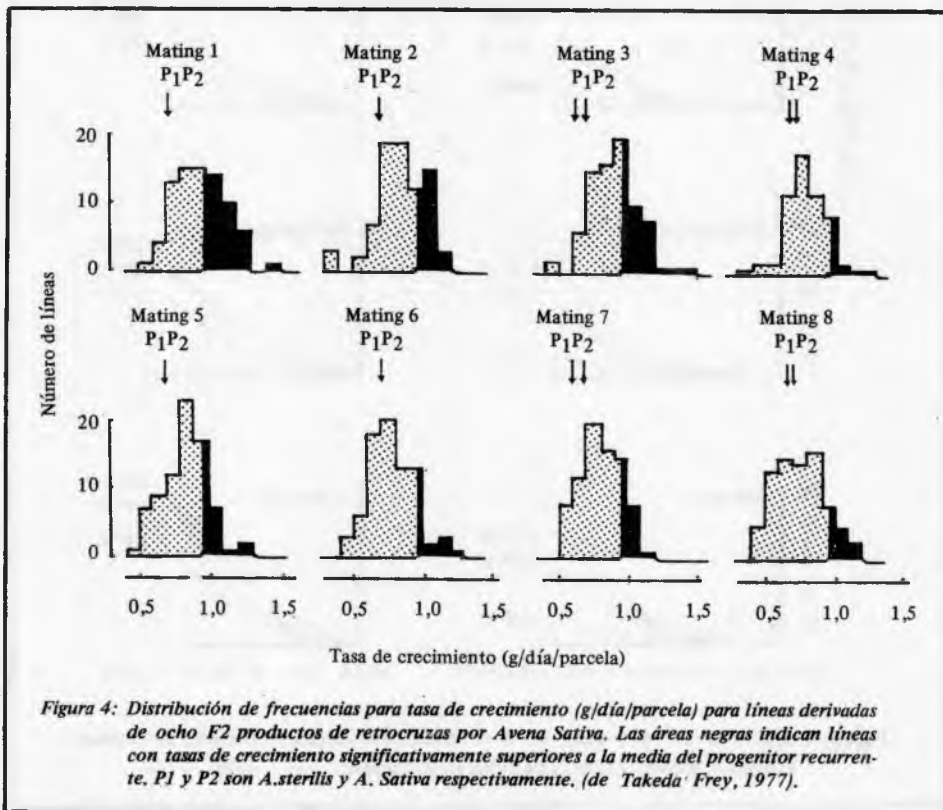
Figura 3: Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de cinco cultivares de Lechuga. Izquierda; experimento 1; derecha; experimento 2. (de Smiets, 1977).

clas de líneas isogénicas de cebada (von der Pahlen, 1972, 1975) demostró que la causa residía en una mejor tolerancia a la sequía. En el caso de cultivares de avena, entre otros factores se mejoró la resistencia a la roya (*Puccinia coronata avenae*) mediante la introducción de multilíneas. El material genético que mejoró todos estos cultivares es muy restringido. Por esta razón, no fue posible aumentar el rendimiento en los nuevos cultivares mediante el mejoramiento genético. El análisis de los componentes de rendimiento indicó que difícilmente podría mejorarse el índice de cosecha (relación de la parte productiva con la vegetativa). Takeda y Frey (1977) analizaron la genética de un componente del rendimiento, la tasa de crecimiento, en cruzamiento entre *Avena sati-*

va y *A. sterilis* y obtuvieron estimaciones de herabilidad bastante altas, de 0,4 para este carácter, controlado por un número aparentemente pequeño de factores efectivos hereditarios, entre tres a nueve.

En la figura 4 se observa la distribución de frecuencias para tasa de crecimiento (g/día/parcela) para líneas derivadas de la F_2 de una retrocruza por *Avena sativa* de un cruzamiento de *A. sterilis* x *A. sativa*. Las áreas negras denotan tasas de crecimiento significativamente superiores a la media del progenitor recurrente. P_1 y P_2 son *A. sterilis* y *A. sativa*, respectivamente (de Takeda y Frey, 1977).

Existen muchos otros componentes que pueden ilustrar los esfuerzos exitosos que se están realizando en muchos países para conocer la genética de los compo-



nentes del rendimiento, como puede ser dormición de la semilla, tolerancia a suelos salinos (Crougham *et al.* 1978), o a suelo con alto contenido de aluminio (Deanrhue *et al.* 1978), interacciones favorables entre el *Rhizobium* sp. y la leguminosa hospedante que aumentan la tasa de fijación de nitrógeno. El-Sherbeeney *et al.* 1977), variabilidad genética para movilización del nitrógeno en la planta (Jeprson *et al.* 1978), etc. imposibles de incorporar en una presentación que sólo pretende ilustrar con algunos ejemplos los progresos en marcha.

El panorama que se desprende es optimista, permite abrigar la esperanza que todavía estamos lejos de haber logrado los máximos rendimientos posibles y que una mejor comprensión de los componentes permitirá obtener en el futuro a los fitomejoradores importantes aumentos de rendimiento.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- 1) Crosbie, T. M., J. J. Mock and R. B. Pearce. 1978. Inheritance of photosynthesis in a diallel among maize inbred lines from Iowa Stiff Stalk Synthetic. *Euphytica*. 27: 657-664.
- 2) Deanrhue, R., C. O. Crogan, E. W. Stockmeyer and H. L. Everett. 1978. Genetic control of Aluminum tolerance in corn. *Crop Sci.* 18: 1063-1067.
- 3) Duncan W. G., D. E. Mc Cloud, R. L. Mc Graw and K. J. Botte. 1978. Physiological aspects of peanut yield improvement. *Crop Sci.* 18: 1015-1020.
- 4) El-Sherbeeney, M. H., D. A. Lawes and R. L. Mytton. 1977. Symbiotic variability in *Vicia faba*. 2. Genetic variation in *Vicia faba*. *Euphytica* 26: 377-383.
- 5) Favret, E. A. Jornadas de la Academia de Agronomía y Veterinaria, 6 de setiembre de 1979. 125 Aniversario de la Bolsa de Cereales. El mejoramiento genético y la resistencia a las condiciones de stress. (En prensa).
- 6) Goldemberg, J. B. *Genetical Research* (En prensa).
- 7) Grafius, J. E. 1961. The complex trait as geometric constraint. *Heredity* 16: 225-228.
- 8) Jeprson, R. G., R. R. Johnson and H. H. Hadley. 1977. Variation in mobilization of plant nitrogen to the grain in nodulating and non nodulating soybean genotypes. *Crop Sci.* 18: 1058-1062.
- 9) Langer, I. K. J. Frey and T. B. Bailey. 1978. Production response and stability characteristics of oat cultivars development in different ears. *Crop Sci.* 18: 938-942.
- 10) Richards, R. A. 1978a. Variation between and within species of rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*) in response to drought stress. III. Physiological and physico-chemical characters. *Aust. J. Agric. Sci.* 29: 491-501.
- 11) Richards, R. A. 1978b. Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Bassica campestris* and *B. napus*) I. Assessment of environments for maximum selection response in grain yield. *Euphytica* 27: 609-615.
- 12) Smiets, L. 1977. Analysis of the differences in growth between five lettuce cultivars marking the development in lettuce breeding for winter production. *Euphytica*. 26: 655-659.
- 13) Takeda, K. and K. J. Frey. 1977. Growth rate inheritance and associations with other trait in backcross populations of *Avena sativa* x *A. strealis*. *Euphytica* 26: 309-317.
- 14) von der Pahlen, A. 1972. Rendimien-

to y estabilidad en mezclas de mutantes de cebada. *Ind. Mut. in Plant Improv.*: 369-385. I. A. E. A.

- 15) von der Pahlen, A. 1975. Yield and stability of mixtures of isogenic lines in barley. II. Tolerance to *Helminthosporium teres* and drought. *Barley Genetics III. Proc. Internatl. Barley Genetic Symp.* 1975: 805-813.
- 16) Wehrhahn, C. and R. W. Allard. 1965.

The detection and measurement of the effects of individual genes involved in the inheritance of a quantitative character in wheat. *Genetics* 51: 109-119.

- 17) Wilhelm, W. W. and C. J. Nelson. 1978. Growth analysis of tall fescue genotypes differing in yield and leaf photosynthesis. *Crop. Sci.* 18: 951-954.