

Mejoramiento genético en plantas forrajeras de reproducción apomíctica*

Genetic improvement of apomictic forage plants

Miles¹, J.W.

Centro Internacional de Agricultura Tropical - CIAT

Resumen

La reproducción asexual reproduce sin modificación cualquier genotipo. Por esta razón, la propagación asexual ofrece un mecanismo para la explotación directa de la heterosis. La apomixis (reproducción asexual a través de semillas) es relativamente común entre las gramíneas C_4 de la subfamilia Panicoideae incluidas varias gramíneas tropicales de importancia económica como forrajeras {e.g., el pasto guinea [*Panicum maximum* Jacq.], el pasto búfel [*Pennisetum ciliare* (L.) Link (syn. *Cenchrus ciliaris* L.)], el pasto bahía [*Paspalum notatum* Flüggé] y tres especies comerciales de pasto braquiaria [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf, *B. decumbens* Stapf, y *B. humidicola* (Rendle) Schweick.]. Desde hace por lo menos seis décadas, ha habido interés en el mejoramiento genético de especies forrajeras apomícticas. Sin embargo, la recombinación genética ha sido frenada por la reproducción apomíctica y por diferencias de ploidía. Casi todos los cultivares existentes en las especies mencionadas son "líneas" apomícticas (clones) seleccionadas sin modificación genética alguna a partir de colecciones de germoplasma natural. Donde existe la reproducción sexual en una especie apomíctica o en una especie cercana, el fitomejoramiento se vuelve más factible. Es común encontrar en una especie o en un grupo de especies cercanas, reproducción sexual en biotipos diploides y reproducción apomíctica en los poliploides. El control genético del tipo de reproducción es monofactorial y en principio fácil de manipular. Los esquemas convencionales de fitomejoramiento, desarrollados para especies de reproducción sexual, tienen que ser modificados para aprovechar las ventajas naturales que ofrece la apomixis. Los esquemas de fitomejoramiento para especies apomícticas tienen que lograr dos objetivos básicos: i) acumular ganancias genéticas a través de generaciones y ii) aumentar, con ciclos de selección, la expresión de heterosis en "líneas" apomícticas mejoradas. En el programa de mejoramiento de braquiarias en el CIAT se usa en la actualidad un esquema de mejoramiento cíclico, con selección en una población sintética y sexual basada en habilidad combinatoria. El esquema es logísticamente factible y cada ciclo de selección genera un grupo de genotipos híbridos y apomícticos que son candidatos para convertirse en cultivares comerciales.

Palabras clave: Apomixis, fitomejoramiento, heterosis, gramíneas forrajeras C_4 , habilidad combinatoria.

*Conferencia presentada, en el Simposio sobre Mejoramiento Genético de Especies Forrajeras Megatérmicas y Herramientas Biotecnológicas, realizado durante el transcurso del 31° Congreso Argentino de Producción Animal, 15 al 17 de octubre de 2008, Potrero de los Funes, San Luis.

1. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apartado Aéreo 6713, Cali, Colombia. j.miles@cgiar.org

Summary

Asexual reproduction reproduces without modification any genotype. Hence, asexual propagation offers a mechanism for the direct exploitation of heterosis. Apomixis (asexual reproduction by seed) is relatively common among species of C_4 grasses in the Panicoideae subfamily including several economically important forage grasses. {e.g., guineagrass [*Panicum maximum* Jacq.], buffelgrass [*Pennisetum ciliare* (L.) Link (syn. *Cenchrus ciliaris* L.)], common bahiagrass [*Paspalum notatum* Flüggé], and three commercial species of brachiariagrasses [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf, *B. decumbens* Stapf, y *B. humidicola* (Rendle) Schweick.]. There has been interest in genetic improvement of apomictic forage grasses for at least six decades. However, genetic recombination has been frustrated by the predominant apomictic reproduction and by ploidy differences. Nearly all existing cultivars in the species mentioned are apomictic "lines" (clones) selected without genetic modification from collections of natural germplasm. Where sexual reproduction exists in a predominantly apomictic species or in a closely related species, plant breeding becomes feasible. A common pattern is to find sexual reproduction in diploid biotypes and apomictic reproduction in biotypes at higher ploidy levels. Genetic control of the different reproductive types is monofactorial and, in principle, easy to manipulate. Conventional plant breeding schemes, developed for sexually reproducing species, need to be modified so as to exploit the natural advantages offered by apomictic reproduction. Breeding schemes for apomicts need to achieve two basic objectives: i) accumulate genetic gain over generations of selection, and ii) increase, over generations, the expression of heterosis in improved apomictic "lines". In the brachiariagrass breeding program at CIAT we are using a cyclic breeding scheme where selection in a synthetic sexual breeding population is based on combining ability. The scheme is logistically feasible and each selection cycle generates a cohort of apomictic hybrid genotypes that are candidates for development to cultivar status.

Key words: Apomixis, plant breeding, heterosis, C_4 forage grasses, combining ability.

La reproducción asexual como mecanismo para explotar la heterosis

La heterosis resulta de la interacción positiva interalélica en un organismo híbrido (heterocigoto), dando una productividad del híbrido mayor que la de los padres.

La heterosis es un fenómeno biológico que el ser humano ha explotado deliberadamente para aumentar la productividad de sus actividades agrícolas y pecuarias desde hace más de un siglo (Darwin, 1875; Shull 1909).

Sin embargo, como Darwin mismo observó, los bovinos F_1 , resultado de cruces interraciales, por productivos que fueren, no son de mayor utilidad para el mejoramiento animal, ya que su vigor y aún su uniformidad se extingue en las generaciones siguientes de reproducción sexual. Su vigor es resultado de su heterocigosidad, característica que no se conserva cuando hay reproducción sexual.

La reproducción asexual en cambio, da como resultado la propagación sin modificación de cualquier genotipo, por heterocigoto que sea. Esta propiedad de la propagación asexual sugiere que sería un mecanismo muy apropiado para la explotación directa de la heterosis, resultado de genotipos altamente heterocigotos, sin necesidad del mantenimiento de líneas parentales y la formación cada año de semilla híbrida por polinización cruzada, como ocurre en especies propagadas sexualmente [por ej., el maíz [*Zea mays* L.)].

Las gramíneas forrajeras tropicales de reproducción apomíctica

Varias gramíneas tropicales son propagadas comercialmente con material vegetativo, un tipo de propagación asexual (por ejemplo, algunos cultivares mejorados de *Cynodon* Rich.) Otro tipo de reproducción asexual -- la

apomixis -- tiene la inmensa ventaja de ofrecer propagación por semilla. Aunque la apomixis no existe en la inmensa mayoría de los cultivos, sí es un fenómeno natural relativamente común entre las gramíneas C_4 de la subfamilia Panicoideae, la cual incluye varias gramíneas forrajeras de valor económico en climas cálidos {e.g., el pasto guinea [*Panicum maximum* Jacq.], el pasto búfel [*Pennisetum ciliare* (L.) Link (syn. *Cenchrus ciliaris* L.)], el pasto bahía [*Paspalum notatum* Flüggé], y tres especies comerciales de pasto braquiaria [*Brachiaria brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) Stapf, *B. decumbens* Stapf y *B. humidicola* (Rendle) Schweick.]}

Todos los cultivares comerciales del guinea (Warmke, 1954) y del búfel (Fisher et al., 1954; Snyder et al., 1955) son de reproducción apomíctica. El pasto bahía incluye tanto cultivares de reproducción apomíctica (tetraploides) (Burton 1948) como de reproducción sexual ('Pensacola', biotipo diploide) (Burton 1955). El tipo de reproducción predominante en las tres especies mencionadas del género *Brachiaria* (*B. decumbens*, *B. brizantha* y *B. humidicola*) incluyendo todos los cultivares comerciales, es la reproducción apomíctica asociada con la poliploidía (Valle y Savidan, 1996). Una cuarta especie comercial del género *Brachiaria*, la *B. ruziziensis* R. Germ. & C. M. Evrard, es diploide y de reproducción sexual (Ferguson y Crowder, 1974).

Todas estas especies exhiben un tipo en particular de apomixis -- la aposporia de tipo *Panicum* [descrita originalmente en *Panicum maximum* (Warmke 1954)] -- donde el gametofito se origina de una célula somática, no reducida, que se divide mitóticamente solamente dos veces, para dar origen a un gametofito con cuatro núcleos (en vez de ocho, como en la reproducción sexual típica) (Asker y Jerling 1992). Por esta peculiaridad en la estructura del saco embrionario, la detección de apomixis apospórica de manera citológica se facilita, permitiendo el análisis relativamente eficiente de grandes poblaciones de plantas individuales, por ej., en progenies de cruces, para obtener estimativos confiables de las proporciones de los diferentes tipos de repro-

ducción (sexual o apomixis). Este hecho hizo factible realizar estudios de herencia del modo reproductivo en este grupo de especies de gramíneas apospóricas, luego del desarrollo de las técnicas citológicas apropiadas (Herr, 1971; Savidan, 1975; Young et al. 1979). Estudios anteriores, que se basaban en "pruebas de progenie" para inferir la reproducción, apomíctica o sexual, de las plantas madres (por la relativa uniformidad morfológica entre los individuos dentro de las progenies), no podían analizar tantos individuos, ni producían resultados del todo confiables. Por ejemplo, distinguir entre una planta apomíctica facultativa con alto grado de sexualidad de una planta totalmente sexual era casi que imposible utilizando el método de la prueba de progenie basada sólo en el grado de uniformidad morfológica de plantas en el campo.

Antecedentes de fitomejoramiento en plantas apomícticas: Obstáculos

Desde hace por lo menos seis décadas, ha habido interés en el mejoramiento genético de especies forrajeras apomícticas (Burton 1948). Pero contemplar un programa de fitomejoramiento frente a una reproducción asexual que no permite la recombinación genética parecía inicialmente un imposible. Y, normalmente donde se encontró sexualidad en especies predominantemente apomícticas, había por lo general una diferencia en ploidía entre las plantas sexuales (normalmente diploides) y las apomícticas (poliploides), lo cual hacía imposible la generación de híbridos fértiles (por ej. Hacker, 1988). De hecho, casi todos los cultivares existentes en las especies mencionadas son "líneas" (clones) apomícticas seleccionadas directamente y sin modificación a partir de colecciones de germoplasma natural.

Antecedentes de fitomejoramiento en plantas apomícticas: Soluciones

En la realidad la apomixis nunca es del todo obligada aún en especies donde predomina (Savidan, 2000). Un patrón muy común es encontrar en un grupo de especies cerca-

nas (el llamado "complejo agámico") la reproducción sexual en las especies diploides y reproducción apomítica en las poliploides. De hecho, en la naturaleza hay fuertes evidencias de recombinación genética entre los diferentes niveles de ploidía (Savidan y Pernès 1982). La apomixis no es, como se creía anteriormente, "un callejón sin salida de la evolución" (Darlington 1939:113). La tarea resultaba ser entonces, el descubrir – o crear – plantas sexuales con el mismo número cromosómico que las plantas apomíticas, en la misma especie o en especies filogenéticamente cercanas.

Para los pastos bahía, guinea y las braquiarias, se crearon plantas sexuales tetraploidizadas artificialmente a partir de germoplasma diploide sexual natural (Bahía: Forbes y Burton 1961; guinea: Savidan, 1975; braquiaria: Swenne et al. 1981). Para el búfel, el germoplasma tetraploide sexual probablemente derivó del clon B-1s, la planta "fuera de tipo" originalmente estudiado por Bashaw y colaboradores (Bashaw, 1962). Mediante inspección citológica se identificaron cinco clones tetraploides y totalmente sexuales (Sherwood et al. 1994).

Estudios modernos de control de la herencia de apomixis

Comenzando con las investigaciones de Savidan en los años '70s, sobre la herencia de apomixis en el pasto guinea se empezaron a aplicar metodologías citológicas al estudio de la genética de la apomixis en las gramíneas forrajeras tropicales, lo que fue fundamental para corregir algunos resultados erróneos publicados anteriormente, basados en la determinación del tipo de reproducción por pruebas de progenie. Hasta la fecha, se puede concluir que la apomixis en todas las gramíneas forrajeras tropicales de mayor importancia económica es controlada por un solo factor mendeliano dominante (bahía: Martínez et al. 2001; búfel: Sherwood et al. 1994; guinea: Savidan 1983; *B. decumbens* y *B. brizantha*: Valle y Savidan, 1996; *B. humidicola*: Valle et al., 2008).

Este resultado es de suma importancia en el planteo de trabajos de mejora genética en estas especies de gramíneas C_4 , ya que permite manipular de manera ordenada y predecible el modo reproductivo, tanto la sexualidad (para lograr la recombinación de caracteres) como la apomixis (para fijarlos) (Miles y Valle, 1996; Savidan, 2000; Miles, 2007).

Una filosofía de fitomejoramiento en apomicticos

Para el fitomejorador de alguna de las gramíneas apomíticas la tarea es superar de manera práctica los obstáculos que impone la apomixis y las diferencias en ploidía para diseñar esquemas eficientes que aprovechen las ventajas de la apomixis. Los esquemas convencionales de fitomejoramiento, desarrollados para especies de reproducción sexual, tendrían que ser modificados para aprovechar las ventajas naturales que ofrece la apomixis. Dado que el fitomejoramiento se entiende como un proceso de ganancias genéticas continuas a través del tiempo y el correr de las generaciones de selección y recombinación genética el esquema escogido debe contemplar un mecanismo para acumular los alelos que afectan positivamente los caracteres de interés económico a ser mejorados. La selección recurrente, más o menos sistemática, logra este objetivo. Sin embargo, la selección recurrente intrapoblacional aprovecha sólo una parte de la variación genética total disponible – la parte aditiva. Dado que el tipo de cultivar en una gramínea apomítica es un clon, se debe buscar un tipo de mejoramiento, o selección, diseñado para aprovechar la totalidad de la variación genética, la no-aditiva tanto como la aditiva. Para especies de reproducción sexual, como el maíz, donde los cultivares comerciales son híbridos, se han propuestos varios métodos de selección cuyo objeto es acumular, a través de ciclos de selección, los alelos que contribuyen a la expresión de heterosis, por ejemplo la selección recurrente con base en la habilidad combinatoria específica (Hull, 1945) y la selección recurrente recíproca (Comstock et al, 1949).

Como señala Savidan (2000), las publicaciones sobre mejoramiento de plantas apomícticas han sido pocas y "sobre simplistas". Inclusive, las primeras propuestas partieron de modelos genéticos erróneos para la herencia de la apomixis. Pero aún después de aclarar el control genético de apomixis, las propuestas fueron, en general, con perspectiva de muy corto plazo y ninguna contempló algún mecanismo para explotar de manera deliberada y sistemática la heterosis.

Objetivos para diseñar un esquema de fitomejoramiento

Las primeras propuestas de esquemas de mejoramiento para especies apomícticas contemplan la generación de variación genética nueva mediante hibridización y la selección de genotipos superiores y de reproducción apomíctica dentro de población(es) híbrida(s). (Pernès et al. 1975; Hanna 1995; Savidan 2000; Burson y Young 2001)). Sin embargo, en general, estos esquemas no ofrecen algún mecanismo para lograr dos objetivos básicos: i) acumular las ganancias genéticas a través de generaciones de selección y ii) explotar intencional y deliberadamente el fenómeno de la heterosis en "líneas" apomícticas mejoradas.

En el programa de mejoramiento genético en especies del género *Brachiaria* que se lleva a cabo en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), se quiso diseñar un esquema de mejoramiento cíclico para una especie apomíctica que lograra estos dos objetivos.

Descripción del programa en braquiaria

Fue en busca de estos dos objetivos que se implementó en el programa de fitomejoramiento de braquiarias un esquema de mejoramiento cíclico, con selección basada en habilidad combinatoria. La propuesta fue hecha originalmente hace más de una década (Miles 1995; 1997), pero no fue implementada sino recién en el 2005.

Igual que en todas las gramíneas forrajeras tropicales de reproducción apomíctica, los primeros cultivares comerciales en el género *Brachiaria* fueron "líneas" (clones) apomícticas seleccionadas de colecciones de germoplasma natural, colectadas en su nativa África oriental (Miles et al. 2004) y liberados, en Australia, Brasil y Colombia desde hace más de cuatro décadas (Oram 1990; Nunes et al. 1984; Cuesta Muñoz y Pérez Bonna 1987; Miles et al. 2004). Sin embargo, desde por lo menos principios de los 1970s, se ha pensado en poder conducir programas de fitomejoramiento en el género *Brachiaria*, dirigidos hacia la combinación de caracteres encontrados en diferentes especies o accesiones apomícticas (Ferguson 1974; Ferguson and Crowder 1974).

Un avance importante en este sentido fue la creación, en 1981, en Bélgica, de un biotipo tetraploide sexual a partir de germoplasma natural, sexual y diploide de *B. ruziziensis* (Swenne et al. 1981). Investigaciones preliminares con este germoplasma en Bélgica mostraron la posibilidad de obtener híbridos interespecíficos utilizando este biotipo tetraploide sexual como madre y polinizándolo con polen de diferentes genotipos tetraploides apomícticos de las especies *B. decumbens* y *B. brizantha* (Ndikumana 1985). Estos mismos estudios demostraron que entre los híbridos obtenidos había tanto plantas de reproducción sexual como de reproducción apomíctica en proporciones aproximadamente iguales (Ndikumana 1985). Estudios más exhaustivos, realizados en Brasil por investigadores de Embrapa, confirmaron una herencia monofactorial de modo reproductivo (resultados resumidos por Valle y Savidan 1996), igual al modelo previamente propuesto para *P. maximum* (Savidan 1975; Savidan 1983).

Según este modelo, la reproducción apomíctica es condicionada por un "factor" mendeliano (un gen, o varios genes ligados) dominante, mientras la sexualidad es condicionada por la condición homocigota recesiva en este "locus". Este modelo ha sido confirmado repetidas veces para el grupo de *B. ruzi-*

ziensis/B. decumbens/B. brizantha en cruces, retrocruces y autopolinizaciones.

El modelo de control genético del tipo de reproducción en las braquiarias sugiere una manera de acceder, en germoplasma de reproducción sexual, a los genes previamente inaccesibles al fitomejoramiento en genotipos apomícticos. En CIAT se formó, a partir de híbridos de reproducción sexual, de origen interespecífico, una población sintética de amplia base genética (Miles y Escandón 1997). Esta población está siendo sometida a mejoramiento genético convencional por selección recurrente intrapoblacional (Miles et al. 2006).

Se formó la población sintética sexual en 1993, y desde entonces ha sido avanzada hasta el ciclo ocho (C_8), inicialmente por selección recurrente intrapoblacional, con fuerte presión en resistencia a salivazos (Hemiptera: Cercopidae) (Miles et al. 2006). El ciclo de selección tomaba dos años, con descarte con base en desempeño agrónomico en ensayos de campo y luego evaluaciones más controladas, principalmente de reacción a salivazo (Miles 2007).

La selección intrapoblacional ha sido muy efectiva para mejorar en general la adaptación de la población y, en especial, lograr muy altos niveles de resistencia a salivazo (Miles et al. 2006). Sin embargo, el intento de capturar esta ganancia genética en clones apomícticos se efectuaba sólo *después* de la selección, con la hibridización de unos pocos clones sexuales con algún (o algunos) genotipo(s) apomíctico(s) y luego el intento de encontrar en la población híbrida resultante algún individuo con características sobresalientes y con reproducción apomíctica. Evidentemente, el sistema no era muy eficiente.

Desde el C_7 , en 2005, se implementó un esquema de selección entre genotipos de la población sintética sexual con base en su habilidad combinatoria. Es decir, el mérito genético de una planta no se determina con base en sus propios atributos, sino con base en el desempeño de las hijas que produce cuando es cruzada con un genotipo "probador" (en inglés: "tester"). Es un esquema de

selección propuesto originalmente para determinar la habilidad combinatoria en maíz: selección recurrente con base en habilidad combinatoria específica ("Recurrent selection for specific combining ability" [RS-SCA]: Hull 1945).

El esquema es análogo a la "prueba de progenie" que se utiliza para medir el mérito o valor genético de un toro. Reconociendo que es imposible obtener una medida confiable de las bondades genéticas de un animal directamente del fenotipo del animal mismo, por la confusión introducida por efectos no-genéticos en el desempeño del individuo además de los efectos no-aditivos de los genes que tiene, se evalúa el desempeño de un número de progenies del toro para juzgar la bondad de los genes que posee.

El ciclo completo en la selección recurrente por habilidad combinatoria aplicada al fitomejoramiento de braquiaria consta de tres años (Miles 2007): un año para formar las familias híbridas; el segundo año para evaluar las familias híbridas en ensayos de campo y seleccionar las mejores familias; y un tercer año para recombinar las mejores plantas sexuales, seleccionadas con base en sus hijas híbridas.

Siendo los pastos braquiaria perennes, y fáciles de propagar vegetativamente, las plántulas sexuales son propagadas vegetativamente, para producir plantas que son llevadas a un lote del "probador". Ahí las plantas sexuales son trasplantadas a suficiente distancia entre sí, y rodeadas de plantas del probador, para asegurar que la gran mayoría de su progenie será resultado de polinización por el "probador". Las plantas sexuales originales se mantienen como plantas vivas, en macetas, hasta cuando se obtengan los resultados de las evaluaciones de las familias híbridas y se identifiquen las mejores familias. Las madres de las mejores familias híbridas, todas plantas sexuales, son propagadas después en un bloque de recombinación para la formación, a través de la polinización libre, del siguiente ciclo de la población sintética sexual.

Además de seleccionar en la población sexual por habilidad combinatoria, el esquema ofrece otra gran ventaja en una especie de propagación asexual como son las gramíneas tropicales apomícticas. Como parte integral del esquema de mejora, cada ciclo de selección arroja un conjunto de híbridos que son candidatos para liberación comercial. O sea, las actividades de mejora genética por selección y el proceso de desarrollo de cultivares están íntimamente ligados (Baudouin et al. 1997). Luego de la identificación de las mejores familias híbridas, el mejorador identifica las mejores plantas individuales dentro de estas familias sobresalientes. Una vez determinados sus modos reproductivos (apomíctico o sexual, por inspección microscópica de sacos embrionarios o por prueba de progenies), los individuos apomícticos dan origen a clones uniformes que son evaluados para determinar su mérito para una eventual liberación como cultivares comerciales. Podría lograrse una eficiencia aún mayor si se pudiera identificar, por ejemplo con un marcador molecular, el modo reproductivo de las plántulas híbridas aún antes de llevarlas al ensayo de evaluación en campo. Aún si el marcador utilizado no fuera completamente ligado al "factor" de apomixis, cualquier grado de ligamiento resultaría en un aumento en la proporción de genotipos apomícticos entre las familias híbridas, y luego entre las plantas seleccionadas, desde un 50% (esperado para híbridos sexual-x-apomíctico no seleccionados) hacia un mayor proporción de apomícticos, y llegando, en el caso ideal de ligamiento completo, a 100%. Así se mejoraría la probabilidad de encontrar plantas apomícticas entre las "pre-selecciones".

Resumen

La reproducción asexual propaga intacto, a través de generaciones, cualquier genotipo heterocigoto y luego, el vigor híbrido. Es de suponer entonces que en especies de propagación asexual, la superioridad de los cultivares existentes, cualquiera que sea su origen, debe ser, por lo menos en parte, una expre-

sión de heterosis, propagada por la reproducción asexual. La selección, bien sea artificial o natural, actúa sobre el fenotipo y en el caso de una especie de propagación asexual, el genotipo heterocigoto y heterótico que produce un fenotipo superior será propagado intacto y será seleccionado. Esto no ocurre en una especie de propagación sexual, donde, en cada generación los genotipos heteróticos se recombinan y el componente de su superioridad que es debido a acción génica no-aditiva se pierde.

Es de suponer que los cultivares existentes en un cultivo de propagación asexual probablemente sean altamente heterocigotos y heteróticos. La explotación deliberada de la heterosis en cultivares híbridos F_1 en una especie de reproducción sexual, por ej. el maíz, da un salto en productividad respecto a cultivares convencionales, debido a la heterosis. Este salto en productividad posiblemente no se dé en una especie de propagación asexual debido a que los cultivares existentes probablemente ya están expresando algún grado de heterosis. Esto debe ser mayor motivo para desarrollar esquemas de fitomejoramiento que sean diseñados con el fin explícito de explotar deliberadamente la heterosis.

En algunos cultivos de propagación vegetativa (por ej. la papa [*Solanum tuberosum* L.] o la yuca [*Manihot esculentum* Crantz]), podría fácilmente implementarse un programa de selección recurrente recíproca (Comstock et al. 1949) sin la complicación de la segregación de la apomixis en una población alógama. Para las especies apomícticas donde el modo reproductivo segrega, sería complicado manejar dos poblaciones en un programa de selección recíproca, por lo menos hasta cuando haya la posibilidad de identificar de manera eficiente, confiable y oportuna, el modo reproductivo de un gran número de plantas, por ejemplo con algún marcador genético. Actualmente, parece que el esquema logísticamente más viable de seleccionar por genes de acción no-aditiva que contribuyan a la heterosis es la selección con base en el desempeño de progenies resultantes de cruces con un

"probador" ("*tester*") como en el esquema propuesto por Hull (1945): la selección con base en habilidad combinatoria específica. El esquema identifica los individuos en una población sexual alógama que contiene genes que contribuyen a la heterosis con el probador y, a través de generaciones de selección, tiende a acumular estos genes en la población sexual. Como ventaja adicional, el esquema arroja en cada ciclo de selección, un grupo de individuos apomíticos, candidatos para ser desarrollados al nivel de cultivar comercial.

La apomixis es un tipo de propagación asexual, relativamente común entre las gramíneas forrajeras de clima cálido ("megatérmicas"). Cuando los fitomejoradores empezaron a considerar el trabajar con especies apomíticas, hace seis décadas o más, la apomixis parecía imponer un obstáculo a la recombinación genética y luego un freno al éxito del intento de mejora genética. Con la acumulación de los conocimientos de la biología reproductiva de las plantas apomíticas a través de varias décadas, y en especial el descubrimiento de que la apomixis está bajo un control genético muy sencillo, se han ido despejando los obstáculos a la organización de programas realmente efectivos y eficientes de fitomejoramiento. La apomixis, anteriormente considerada un obstáculo, puede ahora considerarse una valiosa herramienta para el fitomejoramiento y el desarrollo de cultivares comerciales productivos y con caracteres cada vez superiores.

Bibliografía

- Asker, S.E. and Jerling, L. 1992. Apomixis in plants. Published by CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Bashaw, E.C. 1962. Apomixis and sexuality in buffelgrass. *Crop Sci.* 2:412-415.
- Baudouin, L., Baril, C., Clément-Demange, A., Leroy, T. and Paulin, D. 1997. Recurrent selection of tropical tree crops. *Euphytica* 96:101-114.
- Burson, B.L. and Young, B.A. 2001. Breeding and improvement of tropical grasses. p. 59-79. *In*: A. Sotomayor-Ríos and W.D. Pitman (eds.) Tropical forage plants: development and use. CRC Press: Boca Raton, FL, USA.
- Burton, G.W. 1948. The method of reproduction in common Bahiagrass, *Paspalum notatum*. *J. Am. Soc. Agron.* 40:443-452.
- Burton, G.W. 1955. Breeding of Pensacola Bahia-grass, *Paspalum notatum*: I. Method of reproduction. *Agron. J.* 47:311-314.
- Burton, G.W. and Forbes, Jr., I. 1960. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common bahiagrass *Paspalum notatum* Fluggé. 8th Int. Grassl. Congr. Session 2A: 7-12.
- Comstock, R.E., Robinson, H.F. and Harvey, P.H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.
- Cuesta Muñoz, P.A., and Pérez Bonna, R.A. 1987. Pasto La Libertad. Boletín Técnico No. 150. Instituto Colombiano Agropecuario, Villavicencio, Colombia.
- Darlington, C.D. 1939. The evolution of genetic systems. University Press, Cambridge, UK. 149 p.
- Darwin, C. 1875. The variation of animals and plants under domestication. Second edition, revised. Vol. II. (London: John Murray). p. 97.
- Ferguson, J.E. 1974. Method of reproduction in *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evard. Ph.D. thesis, Cornell University, Ithaca, NY, USA.
- Ferguson, J.E. and Crowder, L.V. 1974. Cytology and breeding behavior of *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evard. *Crop Sci.* 14:893-895.
- Fisher, W.D., Bashaw, E.C. and Holt, E.C. 1954. Evidence for apomixis in *Pennisetum ciliare* and *Cenchrus setigerus*. *Agron. J.* 46:401-404.
- Forbes, Jr., I. and Burton, G.W. 1961. Induction of tetraploidy and a rapid field method of detecting induced tetraploidy in Pensacola Bahia-grass. *Crop Sci.* 1:383-384.
- Hacker, J.B. 1988. Sexuality and hybridization in signal grass, *Brachiaria deumbens*. *Trop. Grassl.* 22(3):139-144.
- Hanna, W.W. 1995. Use of apomixis in cultivar development. *Adv. Agron.* 54:333-350.
- Herr, J.M. 1971. A new clearing – squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 58:785-790.
- Hull, F.H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 37:134-145.
- Martínez, E.J., Urbani, M.H., Quarín, C.L. and Ortiz, J.P.A. 2001. Inheritance of apospory in

- bahiagrass, *Paspalum notatum*. Hereditas 135:19-25.
- Miles, J.W. 1995. Application of recurrent selection for specific combining ability to the improvement of apomictic *Brachiaria*. In: "Harnessing Apomixis, An International Conference". 25-27 September 1995. College Station, TX, USA. p.64. [Abstract].
- Miles, J.W. 1997. A breeding scheme to exploit heterosis in apomicts. (Abstract). In: CIMMYT. 'Book of abstracts. The genetics and exploitation of heterosis in crops; an international symposium'. Mexico, DF, Mexico. p. 182-183.
- Miles, J.W. 2007. Apomixis for cultivar development in tropical forage grasses. Crop Sci. 47(S3):S238-S249.
- Miles, J.W., Cardona, C. and Sotelo, G. 2006. Recurrent selection in a synthetic brachiariagrass population improves resistance to three spittlebug species. Crop Sci. 46:1088-1093.
- Miles, J.W. and Escandón, M.L. 1997. Further evidence on the inheritance of reproductive mode in *Brachiaria*. Can. J. Plant Sci. 77:105-107.
- Miles, J.W., and do Valle, C.B. 1996. Manipulation of apomixis in *Brachiaria* breeding. p. 164-177. In J.W. Miles et al. (ed.) *Brachiaria: Biology, agronomy, and improvement*. CIAT, Cali, Colombia, and CNPGC/EMBRAPA, Campo Grande, MS, Brazil.
- Miles, J.W., do Valle, C.B., Rao, I.M. and Euclides, V.P.B. 2004. Brachiariagrasses. p. 745-783. In: L.E. Moser, B.L. Burson, and L. E. Sollenberger (eds.) Warm-season (C4) grasses. Agron. Monogr. 45. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, USA.
- Ndikumana, J. 1985. Etude de l'hybridation entre espèce apomictiques et sexuées dans le genre *Brachiaria*. Ph.D. Dissertation. Université Catholique de Louvain, Louvain-La-Neuve, Belgium.
- Nunes, S.G., Boock, A., de O. Penteado, M.I. and Gomes, D.T. 1984. *Brachiaria brizantha* cv. Marandu. Documentos EMBRAPA, 21. EMBRAPA/CNPGC, Campo Grande, MS, Brazil.
- Oram, R.N. (comp.) 1990. *Brachiaria*. p. 89-92. In Register of Australian herbage plant cultivars. 3rd ed. Australian Herbage Plant Registration Authority, Div. Plant Industry, CSIRO, East Melbourne, Vic., Australia.
- Pernès, J., René-Chaume, R., René, J. and Savidan, Y. 1975. Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. Cahiers O.R.S.T.O.M., Ser. Biol. 10(2):67-75.
- Savidan, Y. 1975. Hérité de l'apomixie. Contribution à l'étude de l'hérédité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires). Cahiers O.R.S.T.O.M., Ser. Biol. 10(2):91-95.
- Savidan, Y.H. 1983. Genetics and utilization of apomixis for the improvement of guineagrass (*Panicum maximum* Jacq.). p. 182-184. In: J.A. Smith and V.W. Hays (ed.) Proc. Intl. Grassl. Congr., 14th, Lexington, KY. 15-24 June 1981. Westview Press, Boulder, CO.
- Savidan, Y.H. 2000. Apomixis: Genetics and breeding. Plant Breed. Rev. 18:10-86.
- Savidan, Y. y Pernès, J. 1982. Diploid-tetraploid-dihaploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. Evolution 36(3):596-600.
- Shull, G.H. 1909. A pure line method of corn breeding. Amer. Breeders Assoc. Rep. 5:51-59.
- Sherwood, R.T., Berg, C.C. and Young, B.A. 1994. Inheritance of apospory in buffelgrass. Crop Science 34:1490-1494.
- Snyder, I.A., Hernandez, A.R. and Warmke, H.E. 1955. The mechanisms of apomixis in *Pennisetum ciliare*. Bot. Gaz. 116:209-221.
- Swenne, A., B.-P. Louant, and M. Dujardin. 1981. Induction par la colchicine de formes autotétraploïdes chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard (Graminée). Agron. Trop. 36:134-141.
- Valle, C.B. do, and Savidan, Y.H. 1996. Genetics, cytogenetics and reproductive biology of *Brachiaria*. p. 147-163. In J.W. Miles et al. (ed.) *Brachiaria: Biology, agronomy, and improvement*. CIAT, Cali, Colombia, and CNPGC/EMBRAPA, Campo Grande, MS, Brazil.
- Valle, C.B., Bitencourt, G.A., Arce, A.Q., Chiari, L., Jank, L., Resende, R.M.S. and Calixto, S. 2008. Preliminary evaluation of *Brachiaria humidicola* hybrids. [Abstract]. p. 418. In: (Organizing Committee of IGC/IRC Congress, eds.) Multifunctional grasslands in a changing world, Vol II. [Proceedings of the 21st International Grassland Congress. Hohhot, Inner Mongolia, China. 29 Jun. – 05 Jul., 2008. (Guandong People's Publishing House)].
- Warmke, H.E. 1954. Apomixis in *Panicum maximum*. Am. J. Bot. 41:5-11.
- Young, B.A., Sherwood, R.T. and Bashaw, E.C. 1979. Cleared-pistil and thick-sectioning techniques for detecting aposporous apomixis in grasses. Can. J. Bot. 57:1668-1672.