E D I T O R I A L

La obtención de germoplasma con características cualitativas y cuantitativas superiores en las especies vegetales cultivadas, hace imprecindible contar con variabilidad genética suficientemente amplia, en el material genético base del fitomejorador

La aparición de nuevos problemas y de nuevas necesidades que cubrir, han vuelto aún más necesario contar con germoplasma de amplia variación genética, que permita el alcance de los nuevos objetivos del fitomejoramiento.

Uno de los métodos que pueden permitir la ampliación de la variabilidad genética es el uso de las especies silvestres. Tema acerca del cual en esta oportunidad brindamos a los lectores de GERMEN el artículo de H.T. Stalker denominado "LA UTILIZACION DE LAS ESPECIES SILVESTRES PARA EL MEJORAMIENTO DE LOS CULTIVOS"; cuya traducción original fue hecha por el M.C. Jorge Acosta G., y su revisión y edición final fue preparada por el M.C. Porfirio Ramírez V.

Dada la naturaleza del artículo y la calidad y cantidad de información contenida en él estamos seguros que será de interes de los lectores de GERMEN.

A T E N T A M E N T E

M.C. PORFIRIO RAMIREZ V.
EDITOR-GERMEN

C O M I T E E D I T O R I A L

DR. AQUILES CARBALLO C. DR. VICTOR A. GONZALEZ H. DR. T. ANGEL KATO Y.

UTILIZACION DE ESPECIES SILVESTRES PARA EL MEJORAMIENTO DE LOS CULTIVOS[1/]

H.T. Stalker

I. INTRODUCCION

II. BIOSISTEMATICA

- A. Colección y Conservación de Germoplasma
- B. Concepto de Especie
- C. Barreras para la Hibridación
- D. Genotipos Amortiguadores y Homologías Cromosómicas

III. LA DISTANCIA ENTRE LA HIBRIDACION Y UTILIZACION

IV. ENFOQUES PARA EL USO DE FUENTES DE GERMOPLASMA SILVESTRE

- A. Hibridación Directa
- B. Cruzas Puente
- C. Manipulaciones Cromosómicas
- D. Manipulaciones Fisiológicas
- E. Otros Métodos

V. EJEMPLOS DE ESPECIES USADAS EN PROGRAMAS DE HIBRIDACION CON ESPECIES SILVESTRES

- A. Gossypium
- B. Nicotiana
- C. Saccharum
- D. Solanum
- E. Triticum
- F. Zea

VI. USOS ESPECIFICOS DE ESPECIES SILVESTRES PARA EL MEJORAMIENTO DE LOS CULTIVOS

- A. Resistencia a Insectos y Enfermedades
- B. Rendimiento
- C. Calidad
- D. Precocidad y Adaptación
- E. Formas de Reproducción
- F. Usos Misceláneos
- G. Nuevos Cultivos

VII. RESUMEN Y CONCLUSIONES

VIII. BIBLIOGRAFIA

[1/] Traducción original por el M.C. Jorge Acosta Gallegos, con la revisión y edición final del M.C. Porfirio Ramírez Vallejo, como colaboración para la SOMEFI. Fuente: Stalker, H.T. 1980. Utilization of wild species for crop improvement. Adv. Agron. 33:111-147. Con la autorización de Academic Press Inc. (Octubre 14, 1982).

I. INTRODUCCION

El mejoramiento de las plantas ha progresado significativamente en los pasados 10 a 15000 años. Los primeros agricultores no sólo explotaron su medio ambiente, aun más domesticaron las ahora modernas plantas cultivadas. El ciclo cosecha-siembra-cosecha asociado con la presión de la selección ha transformado las plantas de bajos rendimientos en los modernos y productivos cultivares de hoy. Durante los siglos de cultivo, el complejo de especie silvestre-maleza-especie domesticada ha involucrado los grandes grupos de especies cultivadas. Las técnicas de mejoramiento han traído como consecuencia incrementos en el rendimiento y han resuelto problemas asociados con calidad, insectos, enfermedades y cosecha. El fitomejorador históricamente ha utilizado la variabilidad de razas criollas para la selección y el mejoramiento de los cultivos. Sin embargo, en la medida en que las variedades modernas son sembradas con mayor amplitud y como los centros de población crecen, muchas razas criollas no son cultivadas más y las especies silvestres asociadas se han extinguido. Adicionalmente los recursos genéticos y la variabilidad disponible para muchas variedades cultivadas son extremadamente limitados (Harlan, 1972).

Así como los recursos genéticos adicionales son requeridos para llenar huecos en el mejoramiento poblacional, procedimientos únicos e imaginativos son necesarios para explotar completamente el potencial de nuestras plantas cultivadas. La utilización de especies silvestres es un método diseñado para introducir germoplasma adicional hacia las variedades cultivadas. El primer híbrido interespecífico que se recuerda fue hecho en 1717 entre el clavel común y el clavel de ramillete por Thomas Fairchild (Allard, 1960). Desde ese tiempo, se han intentado miles de cruzas interespecíficas. Probablemente muchos intentos fueron realizados por investigadores quienes sólo tuvieron curiosidad por las progenies de especies híbridas. Sin embargo, la incorporación de genes deseables a las variedades cultivadas ha adquirido gran importancia. Genotipos híbridos únicos, frecuentemente producen plantas de tipo inesperado que poseen valor económico. Aunque la literatura está llena de informes sobre híbridos interespecíficos, el número de sus descendientes actualmente utilizados por los agricultores es más que limitado (ver Harlan, 1976 a; Hawkes, 1977; Sánchez-Monge y García-Olmedo, 1977). La obtención de híbridos entre especies cultivadas

y silvestres requiere un gran esfuerzo. Las primeras generaciones híbridas con frecuencia son parcialmente estériles y muchos programas son abandonados después de algunos ciclos de selección a causa de esterilidad continua, bajos rendimientos y características de pobre calidad en los híbridos derivados. Barreras mecánicas, cromosómicas, genéticas o citoplásmicas pueden presentar contratiempos para su utilización.

La explotación de especies emparentadas con las plantas cultivadas requiere la integración de muchas disciplinas. Expertos en los campos de botánica, taxonomía, citología, ecología, genética, mejoramiento genético de plantas y bioquímica incrementarán grandemente las probabilidades de eventuales exitos. Un conocimiento de los centros de origen, centros de diversidad y relaciones entre especies también permite progresos en el uso del germoplasma. El esfuerzo requerido para transferir un solo gen de una especie silvestre a una cultivada es frecuentemente muy grande y caracteres cuantitativos son aun más difíciles de transferir.

La integridad del fenotipo de los cultivos debe ser mantenido para asegurar variedades de alto rendimiento dentro de un regimen de producción. Aunque un gran esfuerzo puede requerir, las especies silvestres han aportado germoplasma para algunos cultivos con grandes ganancias económicas.

La siguiente revisión es un intento de presentar un punto de vista de la transferencia exitosa de genes útiles de especies silvestres a sus parientes cultivados. Esta revisión de ejemplos selectos ilustrará diferentes puntos relacionados con el uso de especies silvestres para plantas cultivadas y no intentará revisar el área completa de la hibridación interespecífica. Aunque las especies híbridas han sido extensivamente más empleadas en cultivos ornamentales que en otros cultivos, los cultivos ornamentales no serán incluidos y los cultivos hortícolas y vegetales serán discutidos brevemente. Se hará enfasis sobre problemas asociados con la utilización de híbridos interespecíficos para el mejoramiento de las especies cultivadas, los métodos usados para superar esos obstáculos, una estimación del valor del esfuerzo para producir algo valioso y el potencial de utilización de germoplasma de otras especies silvestres. Los intentos de utilizar germoplasma silvestre para mejorar especies cultivadas dependen de las relaciones entre las especies, del modo de reproducción, de la exten-

sión con la cual el cultivo puede ser cambiado genéticamente sin reducir el valor económico, del número de genes que controlan el caracter en cuestión, de los métodos para romper grupos de ligamiento indeseables, de la facilidad y el poder de los métodos de selección y de la cantidad del esfuerzo que puede ser dedicado al problema. Antes de presentar la revisión del uso de germoplasma silvestre en el mejoramiento de los cultivos, se discutirán consideraciones biosistemáticas (como taxonomía y especies relativas), barreras para la hibridación y los enfoques empleados para la explotación del germoplasma.

II. BIOSISTEMATICA

Mucho se ha escrito sobre los temas de especiación, centros de origen y la necesidad de preservar los recursos genéticos. La discusión de esos temas en este artículo será corta, se darán referencias en el texto en donde se tratan con más profundidad. El primer interés del mejorador que desea utilizar especies silvestres, es la colección de germoplasma y las relaciones del taxon con el cual él o ella están trabajando. Esto es seguido muy de cerca por el número cromosómico, compatibilidad, fertilidad y homología cromosómica de las especies. Esta sección presentará discusiones acerca de colección de germoplasma, conceptos de especie, barreras para la hibridación, genotipos amortiguadores y homologías cromosómicas.

A. Colección y Conservación de Germoplasma

Mientras que la mayoría de los fitomejoradores seleccionan genotipos deseados dentro de las especies cultivadas, la obtención de híbridos interespecíficos depende de la colección de especies para progresar. Así como los centros de población, cercanos a los centros de origen, crecen y demandan más comida, grandes áreas de tierra son sembradas con un pequeño número de variedades nuevas de alto rendimiento. Las variedades nativas no únicamente son reemplazadas por nuevas variedades, sino que también se extinguen especies silvestres (Harlan, 1975a). La pérdida de algunas especies puede ser de poca importancia para el mejoramiento de los cultivos pero el potencial será desconocido hasta que las colecciones sean evaluadas y seleccionadas. Aún entonces, ellas permanecerán desconocidas para las características que no son de interés actual o para enfermedades que no se han

desarrollado. Por ejemplo, sólo una colecta de Oriza nivara Sharma y Shantry resultó resistente al virus enanizante de los pastos, en la evaluación de miles de colecciones de plantas cultivadas y cientos de plantas silvestres (Anónimo, 1974). Los recursos genéticos de todo tipo, incluyendo criollos cultivados, malezas y especies silvestres, necesitan ser colectados, evaluados y conservados antes de perderse para siempre.

Los trabajos pioneros de Candolle (1959) y Vavilov (1949-1950) relacionados con la fitogeografía presentaron guías de trabajo sobre el origen y la diversidad de las plantas cultivadas. Aunque los centros de origen de Vavilov no coinciden estrictamente con los origenes de los cultivos de Harlan (1975b), los centros de origen primarios y secundarios de Vavilov frecuentemente son las mejores fuentes de resistencia a las enfermedades de las plantas (Leppik, 1970). La colección sistemática de las especies silvestres relacionadas con plantas cultivadas es aún necesaria para la mayoría de las especies cultivadas.

B. Concepto de Especie

Antes de que un grupo sea completamente explotado, la disponibilidad de material vegetal y sus relaciones deben ser entendidas. La taxonomía es de importancia central para este fin. Los sistemas de clasificación están basados en juicios individuales y no deben definir fronteras rígidas para las categorías taxonómicas. El sistema clásico de clasificación binomial para nombrar organismos se remonta a la formulación de los fundamentos establecidos por Linneo en 1753 y estaban basados en similitudes y diferencias morfológicas. Herramientas numéricas, citológicas, bioquímicas e hibridación se han usado para delimitar grupos de organismos. Los problemas conceptuales se producen cuando dos o más especies morfológicas son compatibles en sus cruzas y producen híbridos fértiles o cuando especies hermanas no son compatibles en sus cruzas. El cuadro de la determinación de relaciones entre especies se complica aún más con la poliploidía, la reproducción asexual y genes que afectan las relaciones de cruzamiento (incluyendo genes que controlan el apareamiento y factores citoplasmáticos). La selección artificial dentro de especies cultivadas hace la clasificación de ellas aún más difícil, y los sistemas taxonómicos clásicos frecuentemente son inadecuados (Harlan y de Wet, 1971).

Debido a los problemas asociados con la clasificación taxonómica clásica han sido desarrollados los conceptos de especies biológicas. Las especies biológicas consisten de taxa compatibles en sus cruzas (para revisión consultar Scudder, 1974). El nombrar plantas como especies biológicas tiene la ventaja de conocer los progenitores compatibles para programas de hibridación y así ayudar en la selección de especies compatibles para un programa de cruzamientos.

Aunque los nombres asociados con especies biológicas frecuentemente son imprácticos para la clasificación de plantas en los herbarios, los miembros de una misma especie biológica generalmente producirán progenies viables.

Para describir más adecuadamente el germoplasma disponible para la hibridación con plantas cultivadas, mientras no se profundice en nomenclatura, Harlan y de Wet (1963) idearon el concepto de "banco de genes" el cual agrupa taxa compatibles en sus cruzas. Ellos conservan la especie taxonómica clásica, pero crean tres niveles de "banco de genes" (Harlan y de Wet, 1971). El banco de genes primario incluye todas las formas que se cruzan libremente, producen híbridos viables y sus cromosomas se aparean e intercambian genes libremente. Muchos híbridos entre subespecies o el complejo silvestre maleza-cultivo caen en este grupo. El segundo banco de genes incluye aquellas especies que pueden ser usadas como fuentes de germoplasma; pero sus híbridos son difíciles de obtener a causa de diferencias en los niveles de poliploidía, alteraciones cromosómicas o barreras genéticas para la hibridación. Se asocia algún grado de esterilidad con la primera generación híbrida en el banco de genes secundarios. Los miembros del banco de genes terciario son difíciles de utilizar y sus plantas frecuentemente pertenecen a géneros diferentes. Las cruzas generalmente se hacen en hibridaciones complejas sólo en altos niveles de poliploidía y la esterilidad está siempre asociada con la progenie. La fertilidad algunas veces puede ser restaurada, pero generalmente el número de cigotes viables recuperados es extremadamente pequeño.

C. Barreras para la Hibridación

En las revisiones hechas por Stebbins (1958), Levin (1971), Bates y Deyoe (1973), son señalados muchos problemas de la hibridación interespecí-

fica. Aunque esas revisiones no son específicas sobre el uso de especies silvestres, muchos principios son aplicables a los híbridos entre especies silvestres y cultivadas. A la luz de los numerosos ejemplos presentados en esos trabajos, únicamente se presentará en esta sección un resumen de las barreras para la hibridación entre especies.

Las barreras reproductivas para la hibridación pueden dividirse en dos amplios grupos, preapareamiento y postapareamiento. Las barreras de preapareamiento debidas al aislamiento geográfico generalmente no son de importancia en el uso de especies silvestres. Sin embargo, la apomixis o la incompatibilidad polen-pistilo pueden restringir el uso de algunas especies. Mientras que la reproducción asexual frecuentemente puede evitarse por el cruzamiento recíproco, las incompatibilidades polen-pistilo presentan mayores problemas. La selección de progenitores compatibles, la aplicación de inmunosupresores, la manipulación mecánica de estilos y la polinización de botones florales ofrecen salidas para evitar estos problemas.

Las barreras postapareamiento para la hibridación usualmente presentan el mayor obstáculo para la obtención de híbridos interespecíficos. En este grupo son incluídas las barreras debidas a diferencias en ploidía, alteraciones cromosómicas, pérdidas o eliminación de cromosomas, incompatibilidades citoplásmicas, dormancia de la semilla y/o híbridos colapsados (p.e., letales o pérdidas de vigor en generaciones posteriores).

Las barreras citológicas para la hibridación son muchas veces fáciles de identificar. La variación cromosómica entre dos especies causada por inversiones, translocaciones, duplicaciones, deleciones, aneuploidía o poliploidía pueden observarse con el microscopio. La manipulación de las barreras citológicas para la hibridación presenta uno de los mayores desafíos en el uso de especies silvestres para el mejoramiento de especies cultivadas. Proposiciones para alterar la composición genómica de especies e híbridos son discutidos en la sección posterior de esta revisión.

La pérdida o eliminación de cromosomas en un híbridos interespecífico puede clasificarse como una barrera secundaria para la transferencia de genes, pero debe considerarse importante en algunas especies. Lange (1971) y Orton y Tai (1977) informaron la eliminación de cromosomas en Hordeum

bulbosum L. en la primera generación híbrida de H. vulgare L. x H. bulbosum sin un aparente cambio de genes. Eliminación cromosómica selectiva también ha sido comunicada en Nicotiana (Gupta y Gupta, 1973). La hibridación de especies con diferentes series cromosómicas euploides o aneuploides puede tener un afecto similar. El producto final de un programa de cruzamiento para incorporar germoplasma de especies silvestres deben ser plantas estables citológicamente en el número cromosómico del cultigen.

Cuando especies en diferentes niveles de ploidía son hidridizadas y ocurre el intercambio de genes, entonces repetidos retrocruzamientos a la especie cultivada usualmente restaurarán la estabilidad en las progenies híbridas y eliminarán la mayoría o el total de los cromosomas de la especie silvestre. Para otras cruzas de especies, tales como Zea mays L. (2n=20) x Tripsacum dactyloides (L.) L. (2n=36 ó 72) o Nicotiana tabacum L. (2n=48) x N. plumbaginifolia Vivians (2n=20), los cromosomas no son homólogos y el entrecruzamiento es raro (Stalker et al., 1977; Apple, 1962). Cuando los híbridos maíz-Tripsacum de 46 cromosomas (10 Z . mays + 36 T. dactyloides) son retrocruzados al maíz como progenitor masculino, se obtienen otra vez plantas con 46 cromosomas, debido al apareamiento preferencial de los cromosomas del Tripsacum, y los univalentes del maíz son eliminados. Plantas de 56 cromosomas (20 Z. mays + 36 T. dactyloides) pueden producirse en baja frecuencia como resultado de gametos femeninos no reducidos y entonces, los cromosomas de Tripsacum pueden ser eliminados selectivamente durante repetidas polinizaciones con maíz, dando una planta igual al maíz de 2n=20 (de Wet et al., 1970).

La incompatibilidad citoplasmática puede imposibilitar las cruzas recíprocas exitosas (Harvey et al., 1972), conduciendo a la esterilidad (Maan, 1977) o causar la degeneración de plantas F_1. La literatura contiene muchos informes de híbridos interespecíficos que son realizados únicamente cuando uno de los progenitores es usado como hembra. Una explicación para esta hibridación unidireccional es la incompatibilidad citoplásmica (Harvey et al., 1972). Otras posibilidades, tales como las incompatibilidades esporofítica o gametofítica también deben ser investigadas.

Otras barreras para la hibridación incluyen híbridos que no florecen, latencia de la semilla y/o híbridos colapsados. Cuando se hacen híbridos

entre los miembros de la sección Rhizomatozae y la seccción Arachis del cacahuate, la mayoría de las plantas de la primera generación son vigorosas pero fallan para producir flores (W.C. Gregory, comunicación personal). Aún no han sido encontradas técnicas para inducir esos híbridos a la floración. Una situación similar ocurre en unos cuantos híbridos interespecíficos en el género Glycine, pero injertando tallos híbridos sobre variedades cultivadas se induce la floración (Newell y Hymowitz, 1979).

Aunque la latencia de las semillas no es encontrada tan frecuentemente como otras barreras para la hibridación, ésta puede restringir la introducción rápida de germoplasma de las especies silvestres a las cultivadas. Casi todas las especies silvestres y muchas plantas cultivadas tienen latencia en la semilla. Igual que muchas otras características, los genes que controlan estos procesos fisiológicos pueden ser transferidos entre especies. En el género Arachis unas cuantas combinaciones híbridas permanecen en latencia por 5 a 10 años indiferentes a la aplicación de técnicas para iniciar la germinación (W.C. Gregory, comunicación personal).

Frecuentemente, los híbridos colapsados se presentan en la segunda generación o generaciones posteriores después de la hibridación de algunas especies. La letalidad de las plantas puede ser debida a diferencias en el contenido genético entre especies o ésta puede presentarse porque algunas plantas F_1 pueden tolerar deficiencias o duplicaciones cromosómicas, las que entonces causan letalidad en la progenie (Stebbins, 1958). Raramente todas las plantas mueren en las generaciones segregantes, pero se requiere de un número grande de progenies para romper el ligamiento de genes deseables y letales.

D. Genotipos Amortiguadores y Homologías Cromósomicas

La colección y clasificación de especies son sólo los primeros pasos para el uso de germoplasma de especies silvestres. Se deben producir los híbridos iniciales entre las especies silvestres por las cultivadas y después se hace necesaria la transferencia de genes deseables a tipos comercialmente aceptados. Las dificultades encontradas durante ese procedimiento dependen de la aceptación del germoplasma ajeno por el cultivado, la homología cromosómica entre las especies y muchos otros factores.

Los poliploides generalmente tienen más probabilidades de aceptar genes de otras especies que son diploides, ya que los poliploides poseen una mayor homeostásis genética y porque una dosis de un gen aditivo se tolera más fácilmente que dos genes. También las especies cultivadas de polinización cruzada tienen más probabilidades de ser progenitores exitosos en un programa de cruzamientos con especies silvestres ya que ellas son heterocigoticas para muchos genes (Harlan, 1975a). La manipulación de niveles de ploidía y sistemas reproductivos han jugado un papel clave en la introducción de germoplasma extraño dentro de tipos comercialmente aceptables.

Una alta homología cromosómica entre las especies cultivadas y silvestres aumenta la probabilidad de éxito en el uso del germoplasma. Cuando las especies silvestres tienen genomios no homólogos con las especies cultivadas puede ser necesario crear líneas de adición o substitución, inducir traslocaciones o manipular sistemas genéticos que controlan el apareamiento cromosómico para introducir germoplasma silvestre a las variedades cultivadas. Cruzamientos poco usuales entre cromosomas no homólogos de híbridos interespecíficos o intergenéricos, pueden también ocurrir.

Los métodos disponibles para determinar homologías cromosómicas, incluyen la observación de la frecuencia de quiasmas en híbridos diploides, la formación de multivalentes en alopoliploides (Gerstel y Mann, 1965), segregación de genes nucleares y procedimientos estadísticos (Sficas y Gerstel, 1962). Parece ser que sistemas genéticos simples controlan los procesos meióticos en algunas especies tales como Triticum (Riley y Chapman, 1958) y posiblemente en Nicotiana (Smith, 1977). La formación de bivalentes es generalmente una buena indicación de homologías cromosómicas en diploides, mientras que la formación de multivalentes en poliploides es menos definitiva (de Wet y Harlan, 1972). Para información adicional acerca de homología cromosómica ver a Gerstel y Mann (1965) o Riley y Law (1965). Finalmente, aunque los cromosomas pueden aparearse, el entrecruzamiento y el intercambio de genes son un criterio importante. Bodmer y Parsons (1962) y Lindsley et al. (1968) presentaron una revisión más completa del control genético del entrecruzamiento.

III. LA DISTANCIA ENTRE LA HIBRIDACION Y UTILIZACION

Una observación clave cuando se revisa la literatura sobre el empleo de germoplasma de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos, es la predominancia de esterilidad en los híbridos F_1. Existen muchas barreras para la hibridación y combinar los genomios de dos especies en un núcleo es a menudo una barrera considerable para su realización. Aún cuando son producidos híbridos parcialmente fértiles, los ligamientos con genes indeseables muchas veces limitan la utilidad de estos híbridos.

Se dispone de una variedad de métodos para restaurar la fertilidad en híbridos de especies silvestres y cultivadas. El método más común para restaurar la fertilidad es el tratamiento de las plantas estériles F_1 con colchicina, pero la ocurrencia natural de gametos no reducidos y la partenogénesis han jugado también un papel en la restauración de la fertilidad en unos cuantos grupos. Se pueden citar muchos ejemplos donde los híbridos iniciales fueron hechos, la fertilidad fue restaurada y entonces los híbridos fueron abandonados después de pocas generaciones. Además de las barreras de esterilidad, hay algunas razones para esto, por ejemplo, el esfuerzo requerido para propagar las generaciones híbridas es frecuentemente grande y los problemas asociados con los ligamientos desfavorables relacionados a la pobre calidad o rendimiento, con frecuencia restringen el uso de germoplasma de especies silvestres. Considerando el gasto de recursos, la lista de variedades comerciales con germoplasma de especies silvestres en su genealogía es escasa en muchos cultivos. Sin embargo, cuando se tengan necesidades específicas y sean desarrolladas nuevas técnicas, se anticipa un incremento en el uso de las especies silvestres.

La delineación de híbridos entre especies silvestres con variedades comercialmente aceptables e híbridos con razas criollas es a menudo difícil cuando se revisan los objetivos del uso de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos. La introducción de genes de razas criollas a variedades cultivadas de aceptación comercial a menudo requiere de mucho esfuerzo a causa de tipos agronómicamente pobres que se encuentran en las razas criollas. Siempre que sea posible, los híbridos entre especies silvestres y cultivadas deberían hacerse con variedades de aceptación comercial de las especies cultivadas de donde el cultivo será sembrado. Esto, sin embargo, no es factible en muchos cultivos, porque muchas especies silvestres se

cruzan más fácilmente con líneas cultivadas que no han sido altamente endogamizadas y seleccionadas.

El objetivo más claro del fitomejoramiento es encontrar un gen simple dominante en una especie silvestre, cruzar las plantas, obtener progenies fértiles y retrocruzar a las especies cultivadas. Muchas veces los programas de hibridación se han iniciado simplemente para observar la progenie o para estudiar relaciones biosistemáticas. Muchos híbridos se han producido bajo la idea colectiva de "aumentar la variabilidad genética", cuando en realidad esto generalmente tiene en sí mismo poco valor. Hacer híbridos y reportar su origen y sus características únicas es de interés para los biosistemáticos, pero de escaso valor comercial. Es completamente otra cosa hacer los híbridos y conducir el programa de cruzamiento y selección al grado donde el material puede ser utilizado por el agricultor.

Intentos exitosos y no exitosos han sido experimentados para utilizar las especies silvestres en el mejoramiento de los cultivos. La creación de tipos superiores no siempre garantiza la producción comercial de los híbridos derivados. Por ejemplo, en 1920 los híbridos entre especies de alfalfa incrementaron el rendimiento en un 40% (Waldron, 1920). Sin embargo, las técnicas de hibridación entre especies de alfalfa son difíciles y las plantas de mayor rendimiento nunca han sido usadas por los agricultores.

Los mejoradores tienen la presión de producir mejores variedades agronómicas y no se pueden dar el lujo de cruzar sólo para observar progenies únicas. Los programas encaminados a la utilización de los vastos recursos disponibles en el germoplasma de los parientes silvestres pueden ser realmente valiosos. A la fecha los logros han sido relativamente pocos, comparados con el gran esfuerzo por salir adelante. Sin embargo, muchos problemas han sido resueltos cuando el germoplasma deseado sólo puede ser encontrado en las especies silvestres. En el futuro nuevas y novedosas ideas para el uso de germoplasma de las especies silvestres se agregarán al mejoramiento de las especies cultivadas.

IV. ENFOQUES PARA EL USO DE FUENTES DE GERMOPLASMA SILVESTRE

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas difieren grandemente en su utilidad potencial como un recursos genético. Muchas colecciones, a menudo, son parientes lejanos del cultivo y muchos problemas severos deben ser superados antes de que la introducción de germoplasma tenga éxito. Para superar las barreras de esterilidad han sido empleados métodos únicos e imaginativos para manipular cromosomas. Muchos de los resultados se han conseguido únicamente después de extensas investigaciones citogenéticas, genéticas y reproductivas. En esta sección se harán consideraciones sobre los enfoques para el uso del recursos genético silvestre.

A. Hibridación Directa

1. Números cromosómicos iguales

La ruta más fácil para incorporar germoplasma de especies silvestres al genomio del cultigen es por la hibridación directa de dos especies al mismo nivel de ploidía. Cuando ambas especies poseen cromosomas homólogos, el éxito es obtenido con poca dificultad. Aunque dos taxa compatibles pueden considerarse miembros de la misma especie, las relaciones de muchos cultivos y especies emparentadas no están claramente definidas.

Existen muchos complejos maleza-cultivo y la ventaja de transferir germoplasma de especies cercanamente emparentadas (algunas veces conocidas como subespecies), maś que de taxa relativamente distantes, aumenta la oportunidad de éxito.

2. Números cromosómicos diferentes

a) Diferencias en el Complemento Cromosómico Euploide. Se ha encontrado gran dificultad cuando se intentan realizar híbridos interespecíficos entre dos taxa con diferentes niveles de ploidía. Muchas plantas cultivadas son poliploides, tales como el algodón, papa, cacahuate, trigo, tabaco, avena, caña de azúcar y la mayoría de los pastos. Muchos de los parientes silvestres de esas plantas poseen niveles cromosómicos menores. Aún cuando son homólogos los cromosomas de las especies diploides y tetraploides, algún grado de esterilidad se ha encontrado en los híbridos triploides a causa de su

irregular segregación cromosómica durante la meiosis. Cuatro métodos básicos han sido empleados para superar la esterilidad producida por diferencias de ploidía: (1) hibridación directa de taxa en diferentes niveles de ploidía; (2) elevando el nivel de ploidía de las especies silvestres (o especies híbridas) al mismo nivel del cultigen antes de cruzarlas con él; (3) duplicando el número cromosómico de las especies a un nivel de ploidía más alto (usualmente las especies cultivadas) antes de cruzarlas con las especies silvestres; y, (4) reduciendo el nivel de ploidía del cultigen al de las especies silvestres, hacer el híbrido y entonces resintetizar el número cromosómico para igualar el del cultigen. Cada método ofrece ventajas y desventajas y, por consiguiente, cada camino será discutido individualmente.

1. Hibridación directa. La hibridación directa en diferentes niveles de ploidía es el método de hibridación más común de diploides silvestres con sus contrapartes poliploides cultivadas. Numerosos ejemplos se encuentran en especies de tabaco, papa, cacahuate, algodón, trigo y otras (Knott y Dvorak, 1976; Hawkes, 1977; Sánchez-Monge y García-Olmedo, 1977). Un híbrido de especies tetraploide x diploide usualmente da como resultado plantas F_1 triploides parcialmente estériles. La fertilidad es más fácilmente restaurada tratando partes vegetativas con colchicina, lo que produce progenie hexaploide. Los triploides también pueden producir de forma natural gametos no reducidos creando hexaploides, sí se combinan ambas series de gametos no reducidos. Algunas veces, la polinización de la F_1 con polen 2x ó 4x restaurará la fertilidad por completo. Retrocruzar los hexaploides con cualquiera de las dos especies, silvestre o cultivada, es un método lógico para reestablecer progenies cromosómicamente estables en el mismo nivel de ploidía que el cultivo. El camino más exitoso depende de la cantidad de apareamiento cromosómico entre las especies y de sí las líneas con cromosomas de especies silvestres substituidos por los de las especies cultivadas, pueden ser toleradas. Las plantas pueden entonces retrocruzarse con variedades comercialmente aceptables. En teoría, éste es un procedimiento simple, pero en la práctica superar las barreras de esterilidad y romper los grupos de ligamiento adversos dificulta la introgresión de caracteres deseables (Gerstel y Mann, 1966).

2. Duplicar el número cromosómico de las especies a los menores niveles de ploidía. Producir autotetraploides o anfidiploides de especies silvestres antes de cruzarlas con especies cultivadas ofrece un segundo camino para la introgresión de germoplasma de especies silvestres a el cultigen. Cuando con frecuencia se producen gametos no reducidos, como en el género Solanum las polinizaciones directas diploide x tetraploide a menudo producirán las progenies tetraploides deseadas (Quinn y Peloquin, 1973). En muchas otras especies es usada colchicina para elevar el número diploide del taxa o especies híbridas al nivel de ploidía del cultivo. La producción de autotetraploides o anfidioploides puede dar la ventaja inmediata de evitar híbridos triploides estériles. Aún más, cuando se desean genes de dos o más especies diploides, la selección puede frecuentemente ser conducida en el nivel de ploidía más bajo. Sin embargo, los autotetraploides o anfidiploides derivados de especies diploides no siempre son vigorosos o fértiles y puede ser necesario seleccionar para combinaciones híbridas únicas. Vavilova (1975) y Kryuchkova (1972) duplicaron el número cromosómico de algunas especies diploides de papa antes de cruzarlas exitosamente con Solanum tuberosum L. con el fin de transferir al cultigen resistencia al frío. Especies anfidiploides de tabaco han sido cruzadas con éxito con N. tabacum para transferir resistencia a nemátodos y enfermedades (Stavely et al., 1973). La selección en el nivel diploide ha sido sugerido específicamente para Solanum (Hougas y Peloquín, 1960), Gossypium (Meyer, 1974), Arachis (Stalker y Wynne, 1979) y para especies poliploides en general por Chase (1964).

3. Duplicación del número cromosómico de especies al mayor nivel de ploidía.

Duplicar el número cromosómico de una especie cultivada poliploide antes de cruzar con una especie diploide representa otro método para utilizar el germoplasma de especies en diferentes niveles de ploidía. Aunque los híbridos de la primera generación son semiestériles, el método tiene la ventaja de evitar el tratamiento de partes vegetativas de los híbridos F_1 estériles con colchicina. Los híbridos interespecíficos así producidos, pueden entonces ser autopolinizados o retrocruzados a las especies cultivadas. Wernsman y Matzinger (1966) propusieron cruzar N. tabacum 8x y N. otophora 2x (Griseb) y retrocruzar el híbrido pentaploide con N. tabacum 4x. El sintético producido por este método superó casi en 13% el rendimiento del progenitor N. tabacum (Wernsman et al., 1976).

4. Reducción del número cromosómico de especies en el más alto nivel de ploidía. La reducción del nivel de ploidía de las especies cultivadas al de las especies silvestres es usualmente más difícil que el proceso inverso. Con el uso del cultivo in vitro de anteras, el procedimiento puede tener en el futuro más éxitos. La selección de homocigotes usualmente es más fácil al nivel diploide que al nivel poliploide, porque existe una proporción genética más simple, los efectos letales están ausentes o son disminuidos y la homocigósis para genes deseables puede ser obtenida más fácilmente.

La producción de plantas haploides por partenogénesis reducida ofrece un método único y exitoso para la creación de polihaploides en el género Solanum. La frecuencia de haploides en papa puede incrementarse de 35 a 80% usando combinaciones élite de semilla parental (Peloquín et al., 1966). Especies de papa pueden ser cruzadas en nivel diploide, se selecciona, y entonces se pueden reformar los tetraploides apareando tetraploides por diploides. Otro ejemplo de reducción exitosa del número cromosómico de una especie, se encuentra en el pasto Eragrostis curvula (Schrad) Nees (Voight y Bachaw, 1972). La especie tetraploide es apomíctica, pero se descubrió una planta diploide sexual originada de las especies tetraploides. Dado que la variabilidad es limitada en las especies de reproducción asexual, la planta sexual se utilizó para introducir nuevas combinaciones de genes a los pastos forrajeros apomícticos (Stalker y Wright, 1975).

b) Diferentes Genomios Básicos. La hibridación de especies con diferentes genomios básicos crea y agrega dificultades para el empleo de germoplasma de especies silvestres. En la literatura son encontrados algunos ejemplos en los géneros Nicotiana, Saccharum, Zea, Sorghum y Triticum.

Recombinaciones extremadamente raras pueden facilitar el intercambio genético [(p.e., Zea (2n=20) x Tripsacum (2n=36 ó 72) (de Wet y Harlan, 1974) o Saccharum (2n=112) x Sorghum (2n=20) (Gupta et al., 1978)]. Técnicas especiales tales como translocaciones inducidas han sido exitosas, p.e., Triticum x Aegilops o Triticum x Agropyron (ver Knott, 1971). También se pueden usar líneas de adición o substitución cromosómica cuando los cromosomas de las dos especies sólo son parcialmente homólogos [p.e., Triticum x Agropyron (Kimber, 1967; Khush, 1963)].

B. Cruzas Puente

Caminos alternativos para la introgresión de germoplasma han sido sugeridos cuando la hibridación directa, al mismo o diferente nivel de ploidía, es difícil o imposible. Las cruzas puente han sido utilizadas cuando ha fallado la transferencia de genes por métodos más simples. El método ha sido desarrollado para trabajar bajo condiciones especiales, donde la especie A se cruza con la especie B pero no con la C y las especies B y C forman híbridos viables, y cuando los caracteres deseables son parcial o totalmente dominantes. Las cruzas puente frecuentemente han sido utilizadas en especies de tabaco y trigo. Nicotiana repanda Wild. et Lehmann hibridizará con N. sylvestris Speg. y Comes, pero no con N. tabacum. Dado que N. sylvestris y N. tabacum hibridizarán, el potencial existe para que N. sylvestris sirva como puente, Burk (1967) intentó usar N. sylvestris como intermediario entre N. repanda y N. tabacum, para transferir resistencia al mosaico, al cultigen, pero fueron encontradas dificultades debido a que la resistencia era una característica recesiva. Aegilops ventricosa tiene resistencia a la mancha redonda (Cercosporella herpotrichoides) y es deseable la incorporación de este caracter en Triticum aestivum L. Sin embargo, el híbrido entre T. aestivum y A. ventricosa es estéril. Cuando fue producido el híbrido (T. turgidum x A. ventricosa) x T. aestivum y retrocruzado con T. aestivum, fue transferida la resistencia a la mancha redonda al cultigen (Kimber, 1967). Las cruzas puente también se han usado en Cucurbita (Rhodes, 1959) y Solanum Dionne, 1963; Hermsen y Ramanna, 1973; Vavilova, 1975).

El uso de especies como puente es complicado y es difícil la selección para genes deseables. A menos de que se disponga de un buen método de selección, los genes deseables probablemente se perderán. La probabilidad de transferir con resultados favorables caracteres de herencia cuantitativa se ha encontrado que es mucho menor que para caracteres monogénicos dominantes. Sin embargo, cuando las necesidades son grandes y no existen otras rutas para incorporar germoplasma a los cultigenes, el uso de cruzas-puente merece atención.

C. Manipulaciones Cromosómicas

1. Adiciones y Substituciones Cromosómicas

La adición de líneas cromosómicas usualmente ha resultado ser de poco valor comercial. Los cromosomas bivalentes o univalentes extras de especies cultivadas o silvestres, generalmente causan efectos adversos sobre la fertilidad. Los poliploides generalmente toleran con mejores resultados cromosomas extras que los diploides, pero el complejo del genomio delicadamente balanceado, el cual crea los genotipos agronómicamente productivos, frecuentemente es desorganizado aún por un solo cromosoma extra. En trigo han sido producidas algunas líneas de adición con el mejoramiento de las cualidades para la resistencia a enfermedades, precocidad, resistencia al frío y contenido de proteínas; sin embargo, ninguna de esas líneas de adición han tenido aceptación como variedades comerciales (Khush, 1973). Una notable excepción se encuentra en el género Saccharum en donde la adición de binomios completos o parciales de especies silvestres a S. officinarum L. (2n=80) es un procedimiento común de mejoramiento. Las variedades modernas de caña de azúcar son alopoliploides completos con números cromosómicos que varían de 2n=100 a 2n=125.

Una línea de adición cromosómica heterocigótica ha sido utilizada para transferir resistencia a Meloidogyne javanica (nemátodo de las agallas de la raíz) de Nicotiana longiflora Cavanilles a N. tabacum (Schweppenhauser, 1968). Galinat (1976) ha propuesto introducir un cromosoma de Tripsacum a Z. mays para producir maíz dulce.

La substitución de cromosomas muchas veces tiene un efecto menor sobre el fenotipo de las plantas que líneas de adición cromosómica (Burnham, 1962). El valor de las substituciones cromosomicas interespecíficas depende de la naturaleza del caracter deseado, de los ligamientos adversos de los cromosomas substituídos y de la divergencia de los cromosomas de las especies silvestres respecto a las cultivadas. El uso de líneas de substitución ha estado restringido a especies de las que ha sido acumulado un extenso conocimiento citogenético. Se han usado líneas de substitución para transferir resistencia de especies de Agropyron a Triticum aestivum (Kimber, 1967; Johnson, 1966). Chaplin y Mann (1961) también han propuesto substituír cromosomas no homologos de especies de tabaco (p.e., N. paniculata L., N. plumbaginifolia o N. rustica L.) por cromosomas de la especie cultivada N.

tabacum. Sin embargo, una reducción de la calidad probablemente restringirá el uso de esos híbridos.

2. Translocaciones Cromosómicas

Pueden requerirse medidas extremas para incorporar genes deseables en las especies cultivadas cuando las especies poseen cromosomas no homólogos y cuando las substituciones cromosómicas son indeseables. El uso de translocaciones cromosómicas provee un mecanismo por el cual puede ocurrir dicha transferencia. Sears (1956) comunicó la primera transferencia interespecífica de genes utilizando una translocación cromosómica en trigo. El indujo un intercambio de Aegilops umbellulata Zurk a T. aestivum con la ayuda de radiación y el segmento transferido contuvo los genes para resistencia a Puccinia triticina Eriks (roya de la hoja). Entonces fueron seleccionadas líneas homocigóticas que fueron distinguidas del trigo normal únicamente por su resistencia a roya y por su madurez ligeramente mayor. El uso de traslocaciones cromosómicas para transferir genes de las especies Agropyron o Secale a Triticum ha sido revisado por Knott (1971). Gill y Kimber (1977) han usado el método Giemsa para identificar la traslocación interespecífica de segmentos cromosómicos. La transferencia entre especies de tabaco también ha tenido éxito con el uso de traslocaciones para establecer resistencia a enfermedades (Gerstel y Burk, 1960). La traslocación cromosómica entre especies también puede ocurrir sin el uso de la radiación, aunque en una frecuencia mucho más baja. Por ejemplo, una traslocación espontánea entre el cromosoma 2 de maíz y un cromosoma de Tripsacum fue comunicada por Maguire (1957), pero aún no se ha hecho un uso económico de dicho intercambio.

3. Control del Apareamiento

La manipulación de genes para facilitar el apareamiento de cromosomas no homólogos en híbridos interespecíficos tiene gran potencial. Riley y Chapman (1958) comunicaron que el apareamiento cromosómico en Triticum estaba bajo control genético y el tema ha sido revisado por Riley y Law (1965), Sears (1969, 1976) y Riley (1974). Triticum representa el único género cultivado donde los genes han sido manipulados para permitir el apareamiento de cromosomas homólogos y transferir genes entre especies.

D. Manipulaciones Fisiológicas

1. Cultivo de Embriones

El cultivo de embriones puede ser usado ventajosamente para obtener plantas maduras cuando el endospermo degenera o cuando las semillas no alcanzan la madurez fisiológica. La técnica está siendo ampliamente utilizada como herramienta para la obtención de híbridos interespecíficos o intergenéricos viables. Una lista resumida de géneros en los que se ha aplicado con buenos resultados el cultivo de embriones para obtener híbridos interespecíficos incluye: Phaseolus (Braak y Kooristra, 1975), Trifolium (Keim, 1973), Gossypium (Anónimo, 1977), Cucurbita (Wall, 1954), Lycopersicon (Smith, 1944), Hordeum (Kruse, 1974) y Triticum (Ahokas, 1970). Murashige (1977) ha presentado una profunda discusión sobre las perspectivas de utilizar el cultivo de embriones para el mejoramiento de las plantas.

2. Injertado

El injertado de una planta sobre otra no produce por sí mismo un híbrido interespecífico. Sin embargo, la técnica ha sido utilizada para aumentar las probabilidades de éxito en la hibridación. El injertado ha promovido la supervivencia de híbridos interespecíficos en el género Beta (Coe, 1954; Johnson, 1956). Evans y Denward (1955) informaron una correlación aparente de injertos entre especies y la proporción de híbridos exitosos en el género Trifolium, y Starzychi (1959) cruzó con buenos resultados T. repens L. y T. pratense L. únicamente después de injertar una sobre la otra. La técnica del injertado ha sido utilizada como herramienta para producir la compatibilidad de los progenitores en este género, aunque Evans (1962) informó que el injertado no aumentó la frecuencia de híbridos en Trifolium. En híbridos interespecíficos de Glycine, incapaces de florecer, Newell y Hymowitz (1979) injertaron híbridos interespecíficos sobre G. max (L) Merrill para superar la inhibición de la floración.

E. Otros Métodos

Una variedad de hormonas y reguladores de crecimiento ha sido aplicada a estructuras reproductivas para iniciar la producción de semilla después de la polinización con germoplasma diverso. Unos cuantos ejemplos ilustrarán

los usos generales de los reguladores de crecimiento. Honma y Heeckt (1960) aplicaron ácido N-m-toliftalamico a los peciolos florales al tiempo de la polinización, para obtener híbridos de Brassica peheninsis (Lour.) Rups. x B. oleracea L. Las aplicaciones repetidas de naftalina acetamida y giberelato de potasio a los pedicelos de flores polinizadas mejoraron la producción de vainas en híbridos de Phaseolus vulgaris L. x P. acutifolius A. Gray (Al-Yasiri et al., 1964). Pittagelli y Stavely (1975) usaron ácido indolacético y lanolina para ayudar a superar barreras de esterilidad entre Nicotiana repanda y N. tabacum. Las cruzas recíprocas entre Vigna radiata y V. umbellata tuvieron éxito cuando se aplicó el ácido inmunosupresante caproico E-amina (EACA) a las yemas florales antes de la polinización (Baker et al., 1975). Finalmente, Kruse (1974) aplicó 2, 4-D (dimetilamina) antes de la polinización seguido del tratamiento de ácido giberélico para inducir la hibridación intergenérica entre Hordeum y especies de Avena, Phleum, Dactylis, Alopercurus, Triticum, Lolium y Festuca.

Algunos métodos adicionales se han usado para emplear el germoplasma de las especies silvestres que incluyen la manipulación de incompatibilidades esporofíticas o gametofíticas (de Wet et al., 1973; Stalker y Wright, 1975); el uso de mezclas de polen (Kryuchkova, 1972; C.O. Grassl, comunicación personal); aplicaciones de polen muerto de la especie utilizada como hembra mezclado con polen del progenitor masculino deseado; acortamiento mecánico de estilos, para que la elongación del tubo polínico alcance el óvulo (de Wet et al., 1976) y los cruzamientos recíprocos (Maan, 1977). El cultivo de tejidos de los cotiledones de Nicotiana suaveolens x N. tabacum ha sido utilizado para producir plantas viables resistentes a la mancha café (Lloyd, 1975).

Así como hay avances en el campo de la biología celular de las especies cultivadas, han sido desarrolladas técnicas adicionales para la hibridación. La hibridación somática, técnica por la cual han sido combinados genomios de diferentes géneros y especies sin la polinización. La fusión ha sido utilizada con éxito empleando células somáticas en el género Nicotina [por ejemplo, N. glauca Grah x N. langsdorffii Weim (Carlson et al., 1972)]. Sin embargo, hasta ahora esos métodos no han sido utilizados por los programas de mejoramiento y la recuperación de plantas viables de la fusión de protoplastos únicamente ha tenido resultado en especies en las que la polinización

normal también produce híbridos. Aunque la hibridación somática ha ofrecido un posible método para la obtención de híbridos, procedimientos más convencionales continuarán siendo las rutas más productivas para la transferencia de genes en un futuro cercano (Gamborg et al., 1977). Para información adicional sobre fusión de protoplastos ver a Kao et al. (1974), Cocking. (1977), o Gamborg et al., (1977).

V. EJEMPLOS DE ESPECIES USADAS EN PROGRAMAS DE HIBRIDACION CON ESPECIES SILVESTRES

El hombre utiliza 3000 o más especies de plantas para su comida y cultiva 150 de ellas en extensión tal que han sido comercializadas. Entre los cultivos que producen al menos 20 millones de toneladas métricas se incluyen: trigo, arroz, maíz, papa, cebada, papa dulce, yuca, vid, soya, avena, sorgo, caña de azúcar, mijo, plátano, tomate, remolacha azucarera, centeno, naranja, cocotero, algodón, manzana, camote, cacahuate y sandía (Harlan, 1976 b). Aunque la hibridación interespecífica se ha intentado en todos esos cultivos, la transferencia de genes de especies silvestres a variedades comerciales ha tenido un éxito variable. La lista de cultivos en los que se ha hecho un gran esfuerzo para utilizar el germoplasma de especies silvestres incluye al algodón, tabaco, caña de azúcar, papa, trigo y maíz. En esta sección se presentarán breves revisiones sobre esos cultivos. El número de páginas de revistas saturadas con comunicaciones de hibridación interespecífica de esas seis especies es muy grande y se hará referencia a otras revisiones cuando sea posible. Las siguientes discusiones se concentrarán sobre las técnicas y logros que hayan tenido aplicación práctica en el mejoramiento de las plantas.

A. Gossypium

El género Gossypium tiene cuatro especies cultivadas G. hirsutum L. ($2n$=52), G. barbadense L. ($2n$=52), G. herbaceum L. ($2n$=26) y G. arboreum L ($2n$=26), más 30 especies diploides silvestres de fibra corta o sin fibra (Phillips, 1976). El género tiene siete grupos genómicos-seis grupos de diploides (los genomios A, B, C, D, E y F) y un grupo tetraploide (genomio A D). Las especies silvestres están distribuidas alrededor del mundo en las áreas subtropicales. Gossypium hirsutum, algodón de tierras altas, es

la especie de algodón cultivada más importante y proporciona la mayor parte de la fibra de algodón del mundo. Todas las especies tetraploides poseen un genomio de 13 cromosomas similar al de las especies diploides cultivadas en el viejo mundo y otra serie de cromosomas similar al de las especies diploides del nuevo mundo (Meyer, 1974). La incorporación de germoplasma de especies silvestres con aquellas cultivadas con cualquiera de los genomios A o D de los tetraploides cultivados parecería relativamente fácil. Sin embargo, muchos mejoradores de algodón no recomiendan programas de hibridación interespecífica para el mejoramiento del algodón cultivado. La incorporación exitosa de germoplasma de especies silvestres es difícil a causa del delicado sistema genético que controla la calidad, la longitud y la textura de la fibra (Harland, 1970), desajuste híbrido entre los híbridos interespecíficos (Stephens, 1950; Lewis, 1957), altas correlaciones negativas entre la longitud de la fibra y alto rendimiento (Al-Jibouri et al., 1958; Cooper, 1969) y reducida frecuencia de quiasmas en muchos de los híbridos interespecíficos (Stephens, 1949; Rhyne, 1958).

Un método para utilizar las especies silvestres de algodón es cruzar taxa en el nivel diploide, tratar la F_1 con colchicina y luego cruzar el anfidiploide con las especies tetraploides cultivadas. Algunas especies silvestres diploides hibridizarán con G. hirsutum, únicamente cuando sean usadas como progenitores en un programa de cruzamientos híbridos interespecíficos complejos (Meyer, 1974). Por ejemplo, después de la duplicación cromosómica, Beasley (1942) cruzó el anfidiploide (G. thurberi Tod. x G. arboreum) x G. hirsutum y retrocruzó a G. hirsutum. Fueron desarrolladas líneas con longitud de fibra superior, pero de calidad pobre. Gossypium thurberi recientemente ha sido la fuente para incrementar la longitud de fibra en variedades liberadas (Anónimo, 1968; Sappenfield, 1970). Otro método de mejoramiento ha incluido producir híbridos entre las especies diploides silvestres y las especies tetraploides cultivadas, incrementar el número cromosómico al nivel cromosómico hexaploide y entonces retrocruzar a una variedad cultivada.

El uso de especies silvestres para mejorar la resistencia a enfermedades e insectos en el algodón cultivado ha tenido un éxito limitado (Phillips, 1976). Gossypium armourianum Kearney ha servido como una fuente del gen smoothless* D_2 a G. hirsutum (Meyer, 1957). Los algodones glabros son

* Smoothless = menos suave

resistentes a gusano bellotero (Lukefahr et al., 1971). Blank et al. (1972) utilizaron G. raimondii como fuente de resistencia a la roya, y Knight (1948, 1963) usó G. arboreum como fuente de resistencia a brazo negro para mejorar G. barbadense.

La introducción de esterilidad citoplásmica masculina a los cultivares a partir de las especies silvestres es otro uso potencial del germoplasma silvestre de Gossypium (Meyer, 1973b; Meyer y Meyer, 1965; Murthi y Weaver, 1974). El núcleo de G. hirsutum ha sido incorporado a un número de citoplasmas de especies silvestres y en algunos casos se han identificado genes restauradores de la fertilidad masculina. Meyer (1973a) registró 16 líneas de G. hirsutum de germoplasma con esterilidad citoplásmica masculina que incluían especies silvestres en su genealogía.

B. Nicotiana

El género Nicotiana incluye dos especies cultivadas N. rustica y N. tabacum y aproximadamente 60 especies silvestres (Goodspeed, 1954). En la naturaleza existen especies silvestres diploides y tetraploides, con genomios básicos de n=8, 9, 10 y 12. El tetraploide N. tabacum (2n=48) es el tabaco más ampliamente cultivado y los probables progenitores de esta especie son N. sylvestris y N. tomentosiformes Goodspeed (Gerstel, 1960; Gray et al., 1974). Las especies de tabaco están particularmente bien situadas para cruzas interespecíficas, porque más de la mitad de las especies silvestres se cruzan con N. tabacum, las polinizaciones dan un gran número de semillas y la propagación de plantas es relativamente fácil. East y Hayes (1912) enlistaron un gran número de híbridos interespecíficos con N. tabacum y ahora han sido comunicados más de 300 híbridos interespecíficos (Smith, 1968). Los híbridos interespecíficos dentro de subgéneros generalmente muestran mayor fertilidad que los híbridos entre subgéneros.

Los métodos utilizados para la introgresión de germoplasma han incluído hibridación directa, hibridación con poliploides inducidos, cruzas puente líneas de adición de cromosomas, líneas de substitución cromosómica, translocaciones cromosómicas, aislamiento de entrecruzamientos raros entre cromosomas normalmente no homólogos, hibridación de monosómicos de N. tabacum con especies silvestres para inducir fertilidad cuando las variedades cultivadas

poseen genomios completos y no podrían cruzarse con la especie silvestre y reguladores de crecimiento (Gerstel, 1946; Mann et al., 1963; Burk, 1972; Pittagelli y Stavely, 1975). Mann et al. (1963) comunicaron que todas las transferencias exitosas de genes a N. tabacum de especies emparentadas han sido en forma de genes dominantes.

Unicamente las cinco especies silvestres en el subgénero tabacum (n=12) han mostrado un buen apareamiento cromosómico con N. tabacum, mientras que las especies de otros subgéneros tienen poca homología cromosómica con N. tabacum (Moav, 1958; Chaplin y Mann, 1961). Las diferencias de ploidía crean un obstáculo mayor para la incorporación de germoplasma de esas especies al cultigen.

Cuando fueron cruzadas especies cercanamente emparentadas con el cultigen, se observó un incremento en la producción de hojas por Wernsman y Matzinger (1966), Matzinger y Wersman (1967), Edmonson (1969) y Wernsman et al. (1976). Wernsman y Matzinger (1966) propusieron usar el octaploide N. tabacum como progenitor con las especies diploides silvestres para evitar la producción de triploides estériles. El pentaploide así creado (2n=60) puede entonces retrocruzarse con N. tabacum y los híbridos derivados se incluyen en un programa de selección recurrente para habilidad combinatoria específica. Una alternativa para la utilización rápida es el tratar con colchicina el híbrido diploide interespecífico, esto es, producir 4 x (N. sylvestris x N. otophora); entonces, cruzar el anfidiploide con N. tabacum. Así, los híbridos interespecíficos producidos pueden potencialmente ser usados para producción comercial (Wernsman y Matzinger, 1966). Aunque los híbridos interespecíficos de especies cercanamente emparentadas al cultigen por N. tabacum dan como resultado tasas de crecimiento más rápidas, Mann y Weybrew (1958) y Oupadissakoon y Wernsman (1977) concluyeron que los híbridos no fueron aceptados comercialmente porque su contenido de alcaloides y azúcares fue significativamente menor en los híbridos que en las líneas cultivadas.

El mayor logro obtenido de la utilización de especies silvestres de Nicotiana ha sido la transferencia al tabaco cultivado de altos niveles de resistencia contra muchas de las enfermedades más importantes. La primera transferencia exitosa fue la resistencia al virus del mosaico de N. glutinosa L. (2n=24) a N. tabacum (Holmes, 1938). Gerstel (1943) informó que los

genes que condicionan la resistencia al mosaico fueron localizados en un cromosoma substituído de N. glutinosa por uno de N. tabacum y Gerstel (1946) concluyó que la substitución ocurrió durante las primeras generaciones híbridas. Más tarde, Gerstel y Burk (1960) encontraron que el gen fue transferido a un cromosoma de N. tabacum. Nicotiana glutinosa ha seguido siendo fuente de resistencia al virus del mosaico para algunas variedades comerciales de alto rendimiento (Sand y Taylor, 1961).

Clayton (1947) desarrolló líneas mejoradas resistentes al tizón del fuego [Pseudomonus tabaci (Wolf y Foster) Stapp] y al tizón negro [P. angulata (Fromme y Murray) Stapp] utilizando híbridos derivados 4x [N. longiflora (2n=20) x N. tabacum (2n=48)]. La mayoría de las plántulas F_1 murieron, pero después de 18 meses tres plántulas formaron tejidos y produjeron vástagos. Unicamente una planta fue capaz de ser cruzada como progenitor femenino con N. tabacum y fue aislada una sola línea resistente. La primera variedad resistente al tizón de fuego fue liberada en 1955 (Heggestad et al., 1960).

Los octaploides N. tabacum x N. plumbaginifolia (2n=20) se usaron como fuente de resistencia al tallo negro (Phytophthora parasitica var. nicotiana) en tabaco curado (Apple, 1962). Las variedades resistentes al tallo negro tuvieron rendimientos más bajos pero caracteres de aceptable calidad. Nicotiana debneyi Domin. (2n=48) se ha utilizado como fuente de resistencia al moho azul en tabaco para cigarros de envoltura (Clayton, 1967, 1968; Clayton et al., 1967). Las transferencias únicamente han resultado cuando líneas mejoradas o colecciones sudamericanas fueron empleadas como progenitores recurrentes en lugar de las variedades americanas comerciales. Nicotiana debneyi también ha servido como fuente de resistencia a la enfermedad raíz negra [Thielaviopsis basicola (Beck y Br) Ferr.] al fuego salvaje y a la marchitez por Fusarium; más tolerancia al tallo negro en Burley 49 (Clayton, 1969). Nicotiana repanda (2n=48) es resistente a 13 enfermedades y 2 plagas del tabaco (Pittagelly y Stavely, 1975). Se utilizaron cruzas puente para transferir resistencia al virus del mosaico de N. repanda a N. tabacum, con N. sylvestris sirviendo como intermediario (Burk, 1967). Las transferencias de este tipo no son fáciles de hacer como se evidenció por la dificultad encontrada cuando se intentó transferir resistencia al nemátodo de la raíz de N. repanda al tabaco cultivado siguiendo el mismo método.

Clayton (1950) obtuvo líneas con esterilidad masculina en híbridos de N. debneyi x N. tabacum y líneas con esterilidad masculina para cigarro, tabaco curado y tabaco desmotado fueron desarrolladas. Legg et al. (1974) encontraron que los cultivares con esterilidad masculina desmotados derivados de N. megalosiphon Heurck y Mueller, compitieron favorablemente con plantas masculinas fértiles y podrían ser usadas comercialmente sin pérdidas de vigor o calidad. Ellos propusieron el uso de líneas con esterilidad masculina solo como solución temporal a los problemas, a causa del esfuerzo requerido para mantener las líneas con esterilidad masculina. Hosfield y Wernsman (1974) concluyeron que los rendimientos se redujeron en líneas con esterilidad masculina, pero no fueron notados cambios en la constitución química de las hojas cosechadas. Se han hecho progresos en la transferencia de genes restauradores de la fertilidad masculina y Gerstel et al. (1978) comunicaron que un cromosoma satélite de N. repanda indujo fertilidad en N. tabacum. Chaplin y Ford (1965) liberaron una línea con esterilidad masculina con propósitos de mejoramiento, la cual fue derivada de N. undulata Ruíz y Pavon (2n=24). Para una mejor discusión sobre el uso de genes de esterilidad masculina de especies silvestres de tabaco, el lector debe dirigirse a la revisión de Berbec (1974) quien comunicó 11 híbridos de especie silvestre x N. tabacum que resultaron en líneas con esterilidad masculina.

C. Saccharum

El género Saccharum pertenece a la tribu Andropogoneae, de la familia Poaceae. Los miembros de este género incluyen dos especies cultivadas, S. officinarum L. (caña de azúcar) y S. edule Hassh, más cuatro especies silvestres (Stevenson, 1965). Saccharum officinarum (2n=80) es considerada como un antiguo alopoliploide y fue utilizada como el único cultivo comercial de caña de azúcar en el mundo antes de 1900. El ataque de enfermedades como la marchitez, a mediados y finales del siglo XVIII, provocaron cambios radicales en el mejoramiento de la caña de azúcar (Abbott, 1953).

El uso de especies silvestres de caña de azúcar ha sido parte integral del mejoramiento de la caña de azúcar desde finales de 1800, especialmente para la incorporación de resistencia a enfermedades en los cultivares. Wakker hizo el primer informe de cruzas interespecíficas entre S. officinarum y "Kassoer", un taxon silvestre, el cual fue identificado en 1916 por

Jesweet como S. spontaneum L. (Bremer, 1961a). "Kassoer" fue muy importante para la introducción de resistencia a la enfermedad de la marchitez en la caña de azúcar. Otros trabajos pioneros con híbridos de especies silvestres introducidas x S. officinarum dieron como resultado cañas con alto contenido de azúcar. En esas selecciones interespecíficas también se encontró resistencia a las enfermedades de marchitez y mosaico (Brandes y Sartoris, 1936).

Todas las variedades modernas de caña de azúcar son derivadas de híbridos interespecíficos y contienen de tres a cinco especies en sus genealogías (Price, 1963). Los incrementos en el número cromosómico son comunes cuando son cruzadas especies de Saccharum y las variedades modernas tienen números cromosómicos aneuploides muy altos que varían de 2n=100 a 2n=125 (Price, 1963). Dado que la propagación vegetativa es practicada para la producción comercial, la fertilidad no es requerida en plantas híbridas. El incremento en el número cromosómico es importante para la adición de caracteres deseables de las plantas silvestres, ya que hay poco intercambio de genes entre S. officinarum y otras especies del género (Price, 1963). Las cruzas de S. spontaneum x S. officinarum han permitido plantas hasta con 160 cromosomas (Bremer, 1961b).

La caña de azúcar probablemente ha sido cruzada con especies de más géneros que cualquier otro taxon. Grassl (1963, 1977) enlista ocho genéros con los que se han hecho híbridos interespecíficos con Saccharum, incluyendo: Eccoilopus, Erianthus, Miscanthidium, Miscanthus, Narenga, Ripidium, Sclerostachya y Sorghum. Los clones de caña de azúcar cultivados más receptivos al polen extraño generalmente no son especies puras, sino híbridos interespecíficos muy complejos. Muchos de los híbridos intergenéricos son hechos fácilmente con la adición de genes de esterilidad masculina (Grassl, 1963). Aunque los híbridos intergenéricos han contribuído poco al desarrollo de las modernas variedades comerciales, ellos poseen gran potencial para el mejoramiento del germoplasma. Grassl cruzó S. officinarum (2n=112) con S. bicolor L. Moench (2n=20) y produjo un híbrido con 132 cromosomas. Después, retrocruzó con S. bicolor y recobró híbridos de 40 cromosomas, con al menos algún intercambio génico informado (Gupta et al., 1976). Las progenies tienen gran potencial de rendimiento ya que las espigas pediceladas en sorgo son estériles, pero en algunas progenies recobradas Saccharum-Sorghum tanto las espigas sésiles como las pediceladas son fértiles (de Wet et al., 1976).

En estos híbridos intergenéricos derivados está presente potencialmente la duplicación del rendimiento de grano.

D. Solanum

El género Solanum contiene más de 2000 especies. Las especies tuberosas del género crecen en los Andes Centrales de Sudamérica y en México (Hawkes, 1972). Los taxa están separados geográficamente, pero las barreras genéticas completas son raras entre las 100 o más especies tuberosas de papa en el género (Hawkes, 1963). Siete taxa son cultivados: tres diploides ($2n=24$), dos triploides, una tetraploide y una pentaploide (Hawkes, 1958); con la especie económicamente más importante la tetraploide S. tuberosum ($2n=48$). La serie poliploide en el género de $2n=24$ a $2n=72$ hace difícil la introgresión de las especies silvestres a las cultivadas.

Dodds (1966) y Ross (1966) revisaron trabajos con especies de papa silvestre utilizadas para el mejoramiento de S. tuberosum. Dodds concluyó que probablemente las especies silvestres solo serán utilizadas como fuente de resistencia a enfermedades, pero sugirió el uso de estos recursos genéticos para genes que condicionen rendimiento y otras características agronómicas. La transferencia de resistencia a enfermedades de las especies silvestres a S. tuberosum ha tenido un gran y favorable impacto económico sobre la sociedad. Pocas enfermedades epidémicas causaron tanto daño como el tizón tardío (Phytophtora infestans) en Europa, durante la década de 1840. Murieron más de un millón de irlandeses y otro millón y medio emigró hacia América a causa de la pérdida de la cosecha de papa (Salaman, 1949). Los mejoradores utilizaron primero la especie mexicana hexaploide S. demissum Lindl. como fuente de resistencia para combatir el tizón tardío. Al igual que muchas otras soluciones milagrosas, los genes de S. demissum solo ofrecieron resistencia temporal contra la enfermedad. Se han comunicado al menos nueve razas de P. infestans, y S. demissum solo a seis de ellas posee genes que condicionan resistencia (Salaman, 1949; Vander Plank, 1968). La mayoría de las variedades tienen dos o más especies silvestres en su genealogía (Hougas y Ross, 1956). S. demissum posee genes que dan resistencia al tizón tardió, enrrollamiento de la hoja y al virus X (Ross, 1966) y ha sido la fuente de germoplasma más común para el mejoramiento de la papa. Otras especies de papa han sido usadas en el desarrollo de resistencia a los virus A, X e Y, Leptenotarsa decembineata, y nemátodos (Ross, 1966).

Aunque las especies silvestres de papa primeramente han sido utilizadas como fuente de genes que condicionan resistencia a enfermedades, se encuentran otras características en las especies silvestres con otros usos potenciales. Dionne (1961) y Grun y Aubertin (1965) señalaron que genes que condicionan esterilidad citoplásmica masculina han sido extraídos de varias especies. Las especies silvestres también han sido utilizadas en programas de mejoramiento para incrementar el contenido de almidón en los tubérculos (Ospchuk, 1970). Aunque los rendimientos fueron reducidos en los híbridos derivados, Motskaitis y Vinitskus (1975) utilizaron algunas especies de papa silvestre para incrementar tanto el rendimiento como el contenido de almidón de S. tuberosum. Solanum acaule ha contribuído con genes para resistencia al frío para algunas variedades comerciales (Ross, 1966).

Algunos métodos han sido empleados para incorporar germoplasma de especies silvestres y cultivadas a S. tuberosum. La hibridación directa y el retrocruzamiento con S. tuberosum han sido los más frecuentemente utilizados; aunque las cruzas puente (Dionne, 1963), las mezclas de polen y tratamientos químicos (Kryuchkova, 1972); la hibridación de autotetraploides inducidos con el cultigen (Livermore y Johnstone, 1940); y, la técnica de mejoramiento de haploides (Hougas et al., 1958), han sido empleadas para el mejoramiento del cultivo. El género es más que único en su alta frecuencia de haploidía. Chase (1963) y Hanneman y Ruhde (1978) revisaron el mejoramiento de haploides en papa, en el cual los haploides son producidos de papas tetraploides, la selección tiene lugar a nivel diploide y, entonces, son nuevamente regenerados los poliploides.

E. Triticum

El género Triticum incluye una serie de híbridos poliploides que varían de diploides (2n=14) a hexaploides (2n=6x=42). La especie cultivada hexaploide T. aestivum contiene los genomios de tres diferentes especies y es el clásico ejemplo del uso de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos por medio de la hibridación interespecífica y construcción de genomios. Aunque el género contiene 22 especies, el trigo hexaploide harinero (T. aestivum) y el trigo duro tetraploide (T. durum Desf.) constituyen la mayor parte de la superficie cultivada con trigo (Zohary, 1970). Posiblemente se ha escrito más con respecto al uso de especies silvestres en trigo

que en cualquier otro cultivo. Sears (1969, 1975), Riley (1965) y Riley y Kimber (1966) han presentado revisiones de trabajos en citogenética e hibridación interespecífica del trigo. Unicamente una breve discusión será presentada aquí.

La resistencia a algunas enfermedades ha sido incorporada a los trigos cultivados de especies cercanamente emparentadas de Triticum, Aegilops y Agropyron. McFadden (1930) fue el primero en transferir resistencia a enfermedades a una variedad comercial de trigo de una especie emparentada. De acuerdo con Sears (1972b) han sido desarrollados tres métodos para transferir material genético al trigo de parientes silvestres, estos incluyen: (1) la inducción del apareamiento de homólogos y el entrecruzamiento entre especies silvestres y cultivadas; (2) el uso de radiación ionizante para translocar segmentos cromosómicos ajenos; y (3) la explotación de la tendencia de los cromosomas univalentes en trigo a dividirse, lo que resulta en telocéntricos de dos univalentes, que reunidos producen un cromosoma con un brazo de cada uno de los univalentes. La inducción del apareamiento de homólogos es, por mucho, el método más fácil de transferir germoplasma. (Sears, 1972b; Riley et al., 1968); pero, las translocaciones inducidas también han producido resultados favorables (Sears, 1956; Knott, 1961; Sharma y Knott, 1966; Johnson, 1966). Las líneas de substitución también han sido exitosamente empleadas para transferir germoplasma dentro de los genomios de los trigos cultivados. Algunos cromosomas de especies de Agropyron que llevan genes para resistencia a enfermedades han sido empleados para substituir los correspondientes al genomio del trigo (Knott, 1964; Sears. 1967; Schultz-Schaeffer y Mc Neal 1977; Knott et al., 1977). Además de servir como fuentes de genes condicionantes de la resistencia a las enfermedades, las especies silvestres han sido usadas como fuente para mejorar la resistencia al frío (Tsenov et al., 1974; Yakovlev, 1972); resistencia al acame condicionada por estatura corta (Vasilenko, 1973); y, esterilidad citoplásmica masculina (Maan, 1973; Franckowiak et al., 1976).

F. Zea

El género contiene cuatro miembros: Zea mays spp. mays (maíz cultivado), Zea mays spp. mexicana (Schrad) Iltes (teocintle anual), Z. perennis (Hitchc.) Reeves y Mangelsdorf (teocintle perenne tetraploide) y Z. diploperen-

nis Iltis, Doebley y Guzmán (teocintle perenne diploide). El maíz y el teocintle anual se cruzan naturalmente cuando crecen juntos en México o América Central (Wilkes, 1977) y en unas cuantas áreas ocurre la introgresión maíz-teocintle. Emerson y Beadle (1930) informaron que los cromosomas de maíz y teocintle se aparean normalmente y han sido producidos muchos híbridos maíz-teocintle (Mangelsdorf, 1974). El mejoramiento exitoso de las variedades cultivadas de maíz con la adición de germoplasma de teocintle ha sido limitado. Mangelsdorf (1958) indicó que el teocintle tiene un efecto mutagénico sobre el maíz y esta inestabilidad puede haber contribuído al uso limitado del teocintle para mejorar el rendimiento del maíz.

El interés en las especies de Tripsacum como fuente de germoplasma para el mejoramiento del maíz comenzó cuando Mangelsdorf y Reeves (1931) hicieron el primer híbrido intergenérico maíz-Tripsacum. El Tripsacum tiene un número cromosómico básico de n=9 que se opone al de n=10 de maíz. Las cruzas se pueden hacer en cualquier dirección, pero los híbridos son más fácilmente producidos cuando Tripsacum sirve como progenitor femenino. Cuando se intentan cruzas recíprocas, los estilos del maíz deben ser recortados para permitir que el polen de Tripsacum alcance los óvulos (de Wet et al., 1973).

Los estudios sobre morfología y genética de los híbridos de Tripsacum x maíz han sido extensos (para revisión ver a Mangelsdorf, 1974; de Wet y Harlan, 1974; Harlan y de Wet, 1977). La cruza del maíz diploide x Tripsacum 2x produce híbridos F_1 viables, pero en la segunda o tercera generación de retrocruza, utilizando al maíz como progenitor masculino, se han recuperado plantas de maíz de 20 cromosomas sin un aparente cambio de genes intergenómicos. Sin embargo, Maguire (1957) observó una translocación del brazo largo de un cromosoma de Tripsacum al brazo corto del cromosoma 2 de maíz. Ella informó más tarde la evidencia del entrecruzamiento entre el brazo corto del cromosoma 2 de maíz y un segmento homólogo de un cromosoma de Tripsacum (Maguire, 1963). Los cromosomas de Tripsacum tienen loci en común con al menos 8 de los 10 cromosomas de maíz (Galinat, 1974; Rao y Galinat, 1976) y Simone y Hooker (1976) informaron la transferencia de la resistencia genética al tizón norteño de la hoja del Tripsacum al maíz.

Las rutas citológicas del híbrido inicial para recobrar los 20 cromosomas de maíz son más complicadas cuando es usado Tripsacum tetraploide contra diploide (Newell y de Wet, 1973; Harlan y de Wet, 1977). Por ejemplo el híbrido F_1 puede tener 46 cromosomas (36 T. dactyloides + 10 Z. mays) u 82 cromosomas (72 T. dactyloides + 10 Z. mays). Cuando 2n es igual a 46, se ha observado que la eliminación de los cromosomas de maíz tiene lugar durante la anafase I de la meiosis, pero los cromosomas de Tripsacum segregan normalmente (Harlan et al., 1970). Sin embargo, después de la anafase II no ocurre la citocinesis, resultando una duplicación en el número cromosómico haploide de Tripsacum. El retrocruzamiento con maíz da como resultado plantas de 46 cromosomas y se ha observado que este proceso es más sexual que apomíctico (de Wet et al., 1970). Aunque con una frecuencia rara, los cromosomas de maíz se han observado asociados con los de Tripsacum durante la meiosis y entonces emigran a los polos junto con los cromosomas de Tripsacum. El número cromosómico de los híbridos puede entonces ser aumentado de 46 a un mayor nivel de ploidía (de Wet y Harlan, 1974). Los cromosomas de Tripsacum son eliminados cuando el maíz es empleado como progenitor recurrente y algunos, no todos, híbridos recuperados, después de seis o más generaciones son de 20 cromosomas. Stalker et al. (1977, 1978) concluyeron que la posibilidad de transferencia de genes entre los cromosomas de maíz y Tripsacum fue alta durante las primeras generaciones de retrocruzamiento. Los híbridos derivados de Tripsacum tetraploide x maíz diploide ahora se están utilizando en programas comerciales de mejoramiento.

VI. USOS ESPECIFICOS DE ESPECIES SILVESTRES PARA EL MEJORAMIENTO DE LOS CULTIVOS

A. Resistencia a Insectos y Enfermedades

Por mucho, la razón más común para intentar utilizar las especies silvestres, es la transferencia de resistencia a enfermedades. Muchos éxitos se han obtenido con genes simples donde una adecuada presión de selección puede ser aplicada. Clayton (1954) hizo las siguientes conclusiones acerca del uso de especies silvestres para el mejoramiento de los cultivos: (1) los genes más valiosos que condicionan resistencia a enfermedades se encuentran en especies lejanamente emparentadas con el cultigen, con el cual es difícil hacer híbridos interespecíficos; (2) los genes que condicionan re-

sistencia a enfermedades, aquellos que justificarán las transferencia interespecífica, frecuentemente se tienen como genes monogénicos dominantes para inmunidad o muy alta resistencia; (3) la transferencia generalmente requiere de 10 años o más de trabajos continuos; y (4) si es posible, una especie que produzca una F_1 o un alopoliploide la cual exhiba resistencia completa a los patógenos, debe ser utilizada. Mucho se ha escrito con respecto a resistencia horizontal (muchos genes) y vertical (genes simples) a las enfermedades. Aunque la resistencia horizontal es deseable, la transferencia de complejos génicos únicamente complica el problema de producir plantas libres de enfermedades con aceptación comercial. Watson (1970) revisó las consideraciones generales de la transferencia de enfermedades de las especies silvestres a las cultivadas y Knott y Dvorak (1976) presentaron una extensa bibliografía de ejemplos específicos. El uso de raíces de especies silvestres también ha eliminado muchos insectos y enfermedades de plantas que son ahora comunmente injertadas, tales como vid, cítricos y hule (Wellman, 1972).

Los programas dirigidos al mejoramiento para resistencia a insectos con frecuencia se encuentran con menos éxito que los programas dirigidos a resistencia a enfermedades. Esto en parte se ha debido: a la falta de procedimientos adecuados de selección para la resistencia a plagas en las colecciones de germoplasma; a que el daño causado por los insectos en algunas regiones es menos severo que las enfermedades; a la aplicación de insecticidas por los agricultores para controlar las plagas económicamente; y, a que las prioridades en general se sitúan en otras áreas. Sin embargo, la resistencia genética a muchas plagas de insectos se han encontrado en especies silvestres. Un ejemplo de la transferencia exitosa de genes, es la resistencia al barrenador de la corona y afidos de Fragaria chiloensis Duch a la fresa cultivada (Jones, 1976). Hammons (1970) también informó resistencia a insectos masticadores en Arachis hypogaea derivada de A. monticola Krap. y Rigoni.

B. Rendimiento

Los incrementos en el rendimiento pueden ser separados en dos partes, los debidos a incrementos en la producción de las partes vegetativas de las plantas y los debidos al incremento en el rendimiento de semillas.

Cuando la hoja o tallo de las plantas son de valor comercial como en los forrajes o el tabaco, los incrementos en las estructuras vegetativas de la planta tienen gran importancia económica. La hibridación entre especies silvestres y cultivadas de trigo, maíz, sorgo, mijo perla, arroz, tabaco y algunas plantas forrajeras han dado resultados en el incremento de la producción de hojas y tallos. Sin embargo, incrementar los rendimientos y mantener la calidad asociada a las variedades comerciales cultivadas puede ser difícil. Por ejemplo, Wernsman et al. (1976) encontraron que mientras la producción de hojas de tabaco puede ser incrementada por el uso de especies como progenitoras, la ventaja ganada fue negativa debido a una pobre calidad de la hoja. La fibra del algodón puede ser alargada como resultado de la hibridación interespecífica (Schwendiman y Lefort, 1974). Sin embargo, parece que hay severas barreras para incrementar, al mismo tiempo, tanto el rendimiento como la longitud de la fibra en algodón. Tarn y Tai (1977) también observaron incrementos en el rendimiento de tubérculos, después de la hibridación interespecífica entre especies silvestres y cultivadas de papa.

La probabilidad de incrementar los rendimientos de semilla por el uso de especies silvestres pudiera parecer más improbable que las ganancias observadas en las partes vegetativas de la planta, a causa de la esterilidad asociada en muchos híbridos interespecíficos. Aunque los programas de mejoramiento para rendimiento históricamente han sido secundarios al mejoramiento para enfermedades o caracteres morfológicos específicos, cuando se han intentado utilizar especies silvestres el número de éxitos se ha incrementado. Algunos ejemplos de incrementos en el rendimiento han sido comunicados para especies de Vigna (Bruter, 1971), Zea (Reeves y Bockholt, 1964), Ribes (Glebova, 1976), Vanilla (Anónimo, 1972), Arachis (Hammons, 1970; Stalker et al., 1979) y Avena (Frey, 1976). Frey (1976) informó que la cruza A. sativa x A. sterilis ha dado como resultado un incremento en el rendimiento de 25 a 30% sobre el progenitor recurrente. Esto fue dos veces el incremento del rendimiento obtenido de 1905 a 1960 con germoplasma de variedades de A. sativa, en el medio Oeste de los Estados Unidos (Frey, 1976). Lawrence y Frey (1975) concluyeron que desde la segunda hasta la cuarta generación de retrocruzamiento parecieron ser las mejores para seleccionar segregantes transgresivos de alto rendimiento de híbridos interespecíficos de avena.

Posiblemente el mejor ejemplo de la utilización de germoplasma de especies silvestres para obtener incrementos en el rendimiento para la producción comercial está en el género Saccharum. Todas las variedades modernas son progenies de S. officinarum (2n=80) x especies silvestres del género. Con la resistencia resultante a las plagas de la caña de azúcar, la elevada poliploidía (2n=100 a 2n=125) derivó variedades altamente rendidoras en las nobles cañas viejas (Bremer, 1961b).

C. Calidad

El mejoramiento de la calidad es de gran importancia para muchos cultivos. El germoplasma de las especies silvestres ha tenido un uso limitado en esta área a causa de la complejidad genética de la mayoría de los caracteres de calidad. Sin embargo, el potencial existe para hacer alteraciones en la composición química y caracteres morfológicos por el uso de germoplasma de especies silvestres. Los pastos silvestres generalmente tienen un mayor porcentaje de proteínas que los cultivares emparentados (Harlan, 1967) y la calidad o cantidad ha sido alterada en algunas especies de las Poaceae. Sin embargo, Harlan et al. (1973) también notaron que el porcentaje de proteína y el tamaño de la semilla están negativamente correlacionados. La ventaja ganada del germoplasma silvestre frecuentemente es perdida ya que con el tiempo son seleccionados tipos con semilla grandes de los híbridos derivados. Semillas con un incremento en el porcentaje de proteínas han sido seleccionadas de cruzas con especies silvestres de centeno (Yakovlev, 1972), arroz (Anónimo,1974) y avena (Frey, 1975; Lyrene y Shands, 1975). Además, la calidad del aceite ha sido mejorada por el uso de especies silvestres de palma de aceite (Musso et al., 1977) e híbridos derivados de A. sativa x A. sterilis produjeron segregantes transgresivos para alto porcentaje de aceite en las semillas (Frey et al., 1975).

En tomate, el contenido de sólidos solubles de variedades comerciales ha sido substancialmente incrementado, por la hibridación de variedades cultivadas con especies silvestres de fruto verde (Rick, 1974). Palakarcheva y Edreva (1972) y Palakarcheva y Bailov (1973) informaron el mejoramiento de la calidad en la hoja de tabaco con el uso de N. debneyi. Han sido hechos algunos informes de incrementos en la calidad de la fibra de algodón (Anónimo, 1963; Sappenfield, 1970). El contenido de almidón también ha

sido mejorado en el tubérculo de la papa con el uso de germoplasma de especies silvestres (Osipchuck, 1970; Motshaitis y Vinitskas, 1975).

Aunque pocas especies forrajeras están completamente domesticadas, la calidad de los productos de las plantas ha sido mejorada por la utilización de especies silvestres en este grupo. El mejoramiento incluye la manipulación de especies silvestres para uso económico y la utilización de especies híbridas para el mejoramiento del cultivo. Los híbridos entre especies ampliamente separadas pueden estar mejor adaptadas en forrajes que en otros grupos, porque el 50% o más de las especies de pastos son poliploides y pueden aceptar algo de esterilidad (Dewey, 1977). Por ejemplo, el Coastal Bermuda Grass híbrido interespecífico derivado de Cynodon es ampliamente utilizado como pasto forrajero en la región sureste de los Estados Unidos. En pastos silvestres y cultivados, se han comunicado un buen número de casos donde los híbridos interespecíficos derivados fueron más palatables que las especies progenitoras. Por ejemplo, fescue alto es cultivado en 10 a 14 millones de hactáreas en Norteamerica. La calidad derivada del híbrido fescue alto-fescue gigante es superior al de las especies progenitoras y es una promesa como nuevo forraje (Buchner et al., 1976). Otros pastos mejorados incluyen maíz para silo con teocintle en su genealogía (Sidorov y Shulakov, 1962), razas cultivadas de sorgo usadas para forraje (Yakushevskii e Ivanyikovich, 1974), pastos híbridos sorgo-sudán (Anónimo, 1975) e híbridos de mijo perla-pasto elefante (Chheda et al., 1973; Singh et al., 1972).

D. Precocidad y Adaptación

Como las tierras para la agricultura son cada vez más limitadas y los cultivos son movidos a ambientes menos apropiados, la variabilidad para nuevas adaptaciones debe ser explotada para mantener altos rendimientos. Aunque los programas de mejoramiento utilizan solo especies cultivadas, estos han hecho mucho para desplazar los cultivos a nuevos ambientes; la variabilidad encontrada en las especies silvestres ofrece un recurso valioso de genes que confieren adaptación más amplia. A causa de las severas condiciones climáticas en la Unión Soviética, los mejoradores probablemente han utilizado las especies silvestres para mejorar la resistencia al frío en sus cultivos, más que mejorar otro cosa (Harlan, 1976a). La tolerancia al

frío ha sido exitosamente transferida de especies silvestres a sus especies cultivadas emparentadas, en la menta (Bugaenko et al., 1975), tomate (Robinson y Koualewski, 1974), vid (Filippenko y Lebedev, 1971), fresa (Jones, 1976), trigo (Kuvarin, 1973), centeno (Yakovle, 1972), cebolla (Meer, 1975) y papa (Ross, 1966). Un rango de un cultivo también puede ser ampliado, mediante el mejoramiento para estaciones de crecimiento más cortas. Han sido usadas especies silvestres de Brassica (Ellerstrom, 1977) y Glycine (Harlan, 1976a) para introducir genes para precocidad en variedades cultivadas. El mejoramiento para sequía y tolerancia al calor ha sido realizado con el uso de especies silvestres en chícharo (Drozd, 1965) y trigo (Rao, 1974). Otras características ambientales para las cuales han sido utilizadas las especies silvestres, incluyen el mejoramiento para tolerancia a sales en tomate (Frederickson y Epstein, 1975; Rush y Epstein, 1978), tolerancia a suelos calcareos en vid (Malikova y Zenkova, 1977) y ausencia de fotosensitividad en Pennisetum (Chheda et al., 1973)

E. Formas de Reproducción

Como resultado de la hibridación interespecífica la esterilidad es la alteración más común en la reproducción. La esterilidad citoplásmica masculina es un importante resultado económico derivado de esto, especialmente para la producción de semilla híbrida. Una lista abreviada de cultivos en la que ha sido descubierta esterilidad citoplásmica en cruzas entre especies silvestres y cultivadas incluye: trigo (Maan, 1973; Franckowiak et al., 1976), algodón (Meyer, 1973a, b; Murthi y Weaver, 1974), cebada (Schooler, 1967; Ahokas, 1975), tabaco (Burk, 1960; Chaplin y Ford, 1965). ryegrass (Wit, 1974), papa (Dionne, 1961; Grun y Aubertin, 1965) y girasol (Gimenez y Fick, 1975). Duvik (1959) y Harvey et al. (1972) revisaron los usos y el potencial de la esterilidad citoplásmica masculina para algunos cultivos.

Aunado a la esterilidad citoplásmica masculina, otras formas de reproducción han sido alteradas en los cultivos por la introducción de germoplasma de especies silvestres. Petrov et al. (1977) informaron sobre plantas híbridas apomícticas derivadas de híbridos de maíz-Tripsacum. Igualmente la apomixis ha sido transferida de especies silvestres de Beta a especies cultivadas de remolacha azucarera (Filutowicz y Dalke). En papas silvestres y cultivadas (Hanneman y Ruhde, 1978) y en sorgo (Doggett, 1964) la

partenogénesis ha sido manipulada para superar barreras de esterilidad por ploidía entre especies diploides y tetraploides. Taliaferro y Bashaw (1966) han delineado un esquema para utizar especies forrajeras apomícticas y sexuales para el mejoramiento del cultivo. La cleistogámia y características de autofertilidad de las especies silvestres de Secale también pueden ser transferidas al centeno cultivado (Kuckuck, 1973).

F. Usos Misceláneos

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas han sido empleados para un número de características diferentes, que no quedan convenientemente situadas en otras categorías. Las especies silvestres han sido utilizadas para transferir genes que condicionan la calidad de la semilla en los frutos de la frambuesa cultivada (Hull, 1968), para la introgresión del color verde obscuro y excelente textura de la hoja en lechuga (Ryder y Whitaker, 1976) y para transferir un gene para la síntesis de carotenoides en tomate cultivado (Rick, 1967).

La altura de la planta y otras características morfológicas pueden también ser mejoradas con el uso de germoplasma de especies silvestres. Por ejemplo, Hurtado et al. (1970) informaron que la hibridación interespecífica en palma aceitera dió como resultado plantas más pequeñas. Con ello fue posible hacer más fácil la recolección de frutos durante los 20 años del período de crecimiento del cultivo. Las selecciones de híbridos derivados de Triticum x Agropyron también dieron como resultado trigos semienanos (Vasilenko, 1973). De especies híbridas, Daskalov et al. (1971) obtuvieron pimientos de colores rojo brillante y rojo, con líneas de frutos colgando en racimos.

Unos productos de la hibridación interespecífica algunas veces han ocurrido por mutación natural, los que algún día servirán como fuente de material de mejoramiento. La inestabilidad puede resultar cuando son cruzados el tabaco cultivado y N. plumbaginifolia. En tabaco fueron observadas variaciones somáticas por Moav y Cameron (1960). Mangelsdorf (1958) observó 42 mutaciones en los híbridos de maíz x teocintle después de la cuarta generación de retrocruza. Rick (1967) igualmente informó efectos mutagénicos en híbridos interespecíficos de tomate. Es debatible sí esas mutaciones

pueden ser utilizadas, pero aparentemente los genomios de los cultivos han sido alterados.

G. Nuevos Cultivos

Posiblemente, los únicos nuevos cultivos desarrollados en los tiempos modernos son la fresa de jardín y el triticale. Las fresas cultivadas fueron derivadas de los octaploides americanos (Fragaria chiloensis y F. virgeniana Ehrh., por medio de una cruza accidental en un jardín botánico (Jones, 1976). Extraordinariamente, el híbrido tuvo elevado potencial de rendimiento mientras se combinaron muchas características de favorable calidad de cada una de las especies progenitoras. Las variedades modernas pueden rendir más de 40 toneladas por acre (Wilhelm, 1974). El triticale obtenido de híbridos derivados de Triticum x Secale (para revisión ver a Tsen, 1974, o Larter, 1976) está ahora en producción comercial limitada. Aunque este nuevo cultivo aún tiene algunas inconveniencias, la menor de las cuales no es la esterilidad, para el futuro pueden ser anticipados tipos más aceptables comercialmente.

VII. RESUMEN Y CONCLUSIONES

Los recursos genéticos de las especies silvestres no proveen remedios milagrosos para combatir las pestes de las plantas o para mejorar la calidad, el rendimiento o las características especiales para el mejoramiento de los cultivos. Sin embargo, recursos valiosos de germoplasma se encuentran disponibles en las especies silvestres y su explotación continuará para mejorar la cantidad y calidad de las especies cultivadas. Los mayores beneficios de los parientes silvestres de los cultivos se han obtenido en las familias Poaceae (p.e., trigo y caña de azúcar) y Solanaceae (p.e., tabaco y papa). Esto en parte se ha debido a las muchas especies poliploides en esos grupos de híbridos de origen antiguo y al esfuerzo dedicado a la investigación de aspectos del mejoramiento de los cultivos involucrando especies silvestres.

El uso exitoso de especies silvestres en otros grupos se está incrementando rápidamente. Hay muchos informes de especies híbridas exitosas con muchas especies cultivadas. Aunque se encuentran dificultades cuando se

intenta inferir de esos informes si el germoplasma es o no útil para la producción comercial, se está progresando. Como nuevas técnicas son desarrolladas y se dedican mayores esfuerzos al mejoramiento de las especies cultivadas con la ayuda de las especies silvestres, un mayor número de transferencias exitosas serán empleadas por los agricultores.

Los recursos genéticos en la mayoría de las especies silvestres hasta ahora han sido difíciles de explotar. Un conocimiento extenso acerca de la taxonomía, biosistemática y de la estructura genética de los grupos específicos no sólo presenta las posibilidades y las limitaciones, sino que también aumenta la probabilidad de éxito en un programa para utilizar el germoplasma de las especies silvestres. Los recursos genéticos de las especies silvestres han sido más utilizados cuando los genes deseados no estuvieron disponibles en las especies cultivadas. Aunque las especies silvestres han sido comúnmente utilizadas como fuente para la resistencia a enfermedades en algunos cultivos, existe un gran vacío de conocimientos para muchos grupos. Muchas colecciones de plantas necesitan seleccionarse para resistencia a insectos y enfermedades, genes para rendimiento y calidad y otras características deseables.

La transferencia de genes de las especies silvestres a las cultivadas, con frecuencia, es difícil. Además, la eliminación de ligamientos desfavorables entre genes deseables e indeseables pueden ser difíciles de romper. El más severo cuello de botella para el uso de germoplasma no es usualmente la producción del híbrido F_1, sino que la esterilidad o el fracaso del híbrido puede causar obstáculos formidables para la introgresión de las especies silvestres hacia las cultivadas. Clarificar objetivos para la introgresión de genes específicos y el desarrollo de técnicas para superar las barreras de esterilidad, ayuda en la eventual transferencia y en el uso de germoplasma para mejorar las variedades comerciales. El uso del germoplasma de las especies silvestres muchas veces es mejor realizado cuando el investigador que hace los híbridos entre las especies silvestres y cultivadas es parte de un equipo convencional de mejoramiento donde él es responsable de las necesidades específicas de los cultivos. El uso de germoplasma de especies silvestres tiene un lugar dinámico en el mejoramiento de los cultivos y su importancia se incrementará cuando se requiera encontrar nueva variabilidad para las necesidades de los programas convencionales de mejoramiento genético.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco a los Drs. P.J. Buescher, J.M.J. de Wet, M.M. Goodman, J.R. Harlan, L.L. Philliphs y E.A. Wernsman por leer el manuscrito original y por sus valiosas sugerencias.

VIII. BIBLIOGRAFIA

Abbot, E.V. 1953. In "Plant Diseases", pp. 526-539. USDA Yearbook.

Ahokas, H. 1970. Ann. Bot. Fenn. 7, 182-192.

_____. 1975. Ann. Bot. Fenn. 11, 25-28

Al-Jibouri, H., Miller, P.A., and Robinson, H.F. 1958. Agron. J. 50, 633-636.

Allard, R.W. 1960. "Principles of Plant Breeding". Wiley, New York.

Al-Yasiri, Salih Azia, and Coyne, D.P. 1964. Crop Sci. 4, 433-435.

Anonimo. 1968. "Notice to Growers and Seedsmen Relative to the Release of a Commercial Variety of Upland Cotton, TH 149". N.C. Agric. Exp. Stn. and USDA Memo.

_____. 1972. Annu. Rep. IRAT. 1970. 27, 183.

_____. 1974. Int. Rice Res. Inst. Annu. Rep., 1983. Los Baños Philippines.

_____. 1975. Aust. Div. Trop. Agron. CSIRO, Annu. Rep., 1974-1975, Brisbane.

_____. 1977. Acta Genet. Senica 4, 31-41.

Apple, J.L. 1962. Phytopathology 52, 1.

Baker, L.R., Chen, N.C. and Park, H.G. 1975. Hortic. Sci. 10, 313.

Bates, L.S., and Deyoe, C.W. 1973. Econ. Bot. 27, 401-412.

Beasley, J.O. 1942. Genetics 27, 25-54.

Berbec, J. 1974. Z. Pflanzenzuecht. 73, 204-216.

Blank, L.M., Fisher, W.D., and Stith, L.S. 1972. "Notice of release of three noncommercial stocks of cotton, Arizona 22, 383 and 495, resistant to Southwestern cotton rust". Ariz. Agric. Exp. Stn. and USDA Memo.

Bodmer, W.F., and Parsons, D.A. 1962. Adv. Genet. 11, 2-100.

Braak, J.P., and Kooistra, E. 1975. Euphytica 24, 669-679.

Brandes, E.W., and Sartoris, G.B. 1936. In "Yearbook of Agriculture", pp. 561-623. USDA. Yearbook.

Bremer, G. 1961a. Euphytica 10, 59-78.

_____. 1961b. Euphytica 10, 229-243.

Brown, W.L. 1961. Iowa Acad. Sci. 68, 90-94.

Bruter, D.P. 1971. Metody Issled. Zernobob. Kul'turami 1, 288-296.

Buchner, R.C., Webster, G.T., Burrus, P.B., II, and Bush, L.P. 1976. Crop Sci. 16, 811-816.

Bugaenko, L.A., Reznikova, S.A., and Popovich, A.L. 1975. Tr. Prikl. Bot. Genet. Sci. 54, 267-274.

Burk, L.G. 1960. J. Hered. 51, 27-31.

_____. 1967. J. Hered. 58, 215-218.

_____. 1972. Tob. Sci. 16, 43-45.

Burnham, C.R. 1962. "Discussions in Cytogenetics" (3rd ed.) Published by the author, St. Paul, Minnesota.

Candolle, Alphonse de. 1959. "Origen of Cultivated Plants" (1886 trans.) Hafner, New York.

Carlson, P.S., Smith, H.H., and Dearing, R.D. 1972. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 69, 2292-2294.

Carson, H.L. 1976. Nature (London) 259, 395-396.

Chaplin, J.F., and Ford, Z.T. 1965. Crop Sci. 5, 436-438.

_____, and Mann, T.J. 1961. N.C. Exp. Stn. Tech. Bull. 145.

Chase, S.S. 1963. Can. J. Genet. Cytol. 5, 359-363.

_____. 1964. Crop Sci. 4, 334-337.

Chheda, H.R., Aken 'Ova. M.E., and Crowder, L.V. 1973. Crop Sci. 13, 122-123.

Clayton, E.E. 1947. J. Hered. 38, 35-40.

_____. 1950. J. Hered. 41, 171-175.

_____. 1954. J. Hered. 45, 273-277.

_____. 1967. Tob. Sci. 11, 107-110.

_____. 1968. Tob. Sci. 12, 112-124.

_____. 1969. Tob. Sci. 13, 30-37.

_____, Heggstad, H.E., Grosso, J.J., and Burk, L.G. 1967. Tob. Sci. 11, 91-99.

Cocking, E.C. 1977. In "Interspecific Hybridization in Plant Breeding" (E. Sanchez-Monge and F. García-Olmedo, eds.). pp. 229-235. Proc. 8th EUCARPIA Congress, Madrid.

Coe, G.E. 1954. Proc. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 8, 157-160.

Cooper, D.T. 1969. Ph.D. Thesis, Dept. of Crop Sci., N.C. State Univ., Raleigh.

Daskalov, Kh., Resenova, I., and Milkova, L. 1971. Gradinaratvo 13, 5-7.

de Wet, J.M.J., and Harlan, J.R. 1972. Taxon 21, 67-70.

_____, _____. 1974. Genetics 78, 493-502.

_____, Lambert, R.J., Harlan, J.R., and Naik, S.M. 1970. Caryologia 23, 183-187.

_____, Harlan, J.R., Engle, L.M., and Grant, C.A. 1973. Crop Sci. 13, 254-256.

_____, Gupta, S.C., Harlan, J.R., and Grassl, C.O. 1976. Crop Sci. 16, 568-572.

Dewey, D.R. 1977. Genet. Lect. 5, 7-18.

Dionne, L.A. 1961. Am. Potato J. 38, 117-120.

_____. 1963. Euphytica 12, 263-269.

Dodds, K.S. 1966. Endeavour 25, 83-88.

Doggett, H. 1964. Heredity 19, 543-558.

Donnelly, E.D. 1971. Crop Sci. 11, 721-724.

Drozd, A.M. 1965. Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed. 37, 130-145.

Duvick, D.N. 1959. Econ. Bot. 13, 167-195.

East, E.M., and Hayes, H.K. 1912. USDA Bur. Plant Ind. Bull. 243, 1-58.

Edmondson, E.R. 1969. M.S. Thesis, Dept. of Crop Sci., N.C. State Univ. Raleigh.

Ellerstrom, S. 1977. Sver. Utsadersforen. Tidskr. 87, 363-367.

Emerson, R. A., and Beadle, G.W. 1930. Am. Nat. 64, 190-192.

Evans, A.M. 1962. Euphytica 11, 164-176.

_____, and Denward, T. 1955. Nature (London) 175, 687-689.

Filippenko, I.M., and Lebedev, A.V. 1971. Tr. Tsentr. Genet. Lab. I.V. Michurina 12, 46-56.

Filutowics, A., and Dalke, L. n.d. Biul. Inst. Hodowli Aklemal. Ros. (5-6), 15-23.

Franckowiak, J.D., Maan, S.S., and Williams, N.D. 1976. Crop Sci. 16, 725-728.

Fredrickson, D.L., and Epstein, E. 1975. Plant Phys. 56 (Suppl. 2). 4.

Frey, K.J. 1975. Crop Sci. 15, 277-279.

_____. 1976. Egypt. J. Genet. Cytol. 5, 460-482.

_____, Hammond, E.G., and Lawrence, P.K. 1975. Crop Sci. 15, 94-95.

Galinat, W.C. 1971. Annu. Rev. Genet. 5, 447-478.

_____. 1974. Evolution 27, 644-655.

_____. 1976. Maize Genet. Coop. Newslett, 50, 72-73.

Gamborg, O.L., Constabel, F., Kao, K.N., Fowke, L.C., Ohyama, K., Pelcher, L., and Kartha, K.K. 1977. In "Molecular Genetic Modification of Eucaryotes" (I. Rubenstein, R.L. Phillips, C.E. Green and R.J. Pesnick, eds.), pp. 1-12. Academic Press, New York.

Gerstel, D.U. 1943. Genetics 28, 533-536.

_____. 1946. Genetics 31, 421-427.

_____. 1960. Genetics 45, 1724-1734.

_____, and Burk, L.G. 1960. Tob. Sci. 4, 147-150.

_____, and Mann, T.J. 1965. In "Chromosome Manipulations and Plant Genetics" (R. Riley and K.R. Lewis, eds.), pp. 113-120. Heredity (Suppl.) 20.

_____, Burns, J.A., and Burk, L.G. 1978. Genetics 89, 147-169.

Gill, B.S., and Kimber, G. 1977. Crop Sci. 17, 264-266.

Gimenez, J.D., and Fick, G.N. 1975. Crop Sci. 15, 724-726.

Glebova, E.I. 1976. Nauch. Tr. Leningr. S-Kh. Inta 299, 25-29 (Ru).

Goodspeed, T.M. 1954. "The Genus Nicotiana". Chronica Botanica, Walthman, Massachusetts.

Grassl, C.O. 1963. Proc. Congr. Int. Soc. Sugar Cane Technol., 11th pp. 447-456.

_____. 1977. Sugarcane Breeders Newslett. 39, 8-33.

Gray, J.C., Kung, S.D., Wildman, S.G., and Sheen, S.J. 1974. Nature (London) 252, 226-227.

Grun, P., and Aubertin, M. 1965. Genetics 51, 399-409.

Gupta, S.C., and Gupta, P. 1973. Genetics 73, 605-612.

_____, Harlan, J.R., de Wet, J.M.J., and Grassl, C.O. 1976. Caryologia 29, 351-359.

_____, _____, and de Wet, J.M.J. 1978. Crop Sci. 18, 879-883.

Hammons, R.O. 1970. Crop Sci. 10, 459.

Hanneman, R.E., and Ruhde, R.W. 1978. Am. Potato J. 55, 259-263.

Harlan, J.R. 1967. Archaeology 20, 197-201.

_____. 1972. J. Environ. Qual. 1, 212-215.

_____. 1975a. "Crops and Man". Amer. Soc. Agron. Madison, Wisconsin.

_____. 1975b. J. Hered. 66, 182-191.

_____. 1976a. Crop Sci. 16, 329-333.

_____. 1976b. Sci. Am. 235, 88-97.

_____, and de Wet, J.M.J. 1963. Evolution 17, 497-501.

_____, _____. 1971. Taxon 20, 509-517.

_____, _____. 1977. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 74, 3494-3497.

_____, _____, Naik, S.M., and Lambert, R.J. 1970. Science 167, 1247-1248.

_____, _____, and Price, E.G. 1973. Evolution 27, 311-325.

Harland, S.C. 1970. In "Genetics Resources in Plants-Their Exploration and Conservation" (O.H. Frankel and E. Bennett, eds.). pp. 335-340. Davis. Philadelphia, Pennsylvania.

Harvey, D.H., Levings, C.S., III, and Wernsman, E.A. 1972. Adv. Agron. 24, 1-27.

Hawkes, J.G. 1958. Euphytica 7, 257-270.

_____. 1963. "A Revisión of the Tuber-Bearing Solanums" (2nd ed.). Scottish Plant Breeding Station Record, Pentlandfield, Roslin, Miotlothian.

_____. 1972. Symp. Biol. Hung. 12, 183-188.

_____. 1977. Euphytica 26, 615-621.

Heggestad, H.E., Clayton, E.E., Neas, M.O., and Skoog, H.A. 1960. Tenn. Agric. Exp. Stn. Bull. 321.

Hermsen, J.G. Th., and Ramanna, M.S. 1973. Euphytica 22, 457-466.

Holmes, F.O. 1938. Phytopathology 28, 553-561.

Honma, S., and Heecht, O. 1960. Euphytica 29, 243-246.

Hosfield, G.L., and Wernsman, E.A. 1974. Crop Sci. 14, 575-577.

Hougas, R.W., and Peloquin, S.J. 1960. Eur. Potato J. 3, 325-330.

_____, and Ross, R.W. 1956. Am. Potato J. 33, 328-339.

_____, Peloquin, S.J., and Roos R.W. 1958. J. Hered. 49, 103-106.

Hull, J.W. 1968. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 93, 280-288.

Hurtado, M., Reinaldo, J,, and Nunez, G.R. 1970. Acta Agron. 20, 9-23.

Johnson, R. 1966. Can J. Genet. Cytol. 8, 279-292.

Johnson, R.T. 1956. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 9, 25-31.

Jones, J.K. 1976. In "Evolution of Crop Plants" (N.W. Simmonds, ed.), pp. 237-242. Longman, London.

Kao, K.N., Constabel, F., Michayluk, M.R., and Gamborg, O.L. 1974. Planta 120, 215-217.

Keim, W.F. 1953. Agron. J. 45, 601-606.

Khush, G.S. 1973. "Cytogenetics of Aneuploids". Academic Press, New York.

Kimber, G. 1967. J. Agric. Sci. Camb. 68, 373-376.

Knight, R.L. 1948. J. Genet. 48, 359-369.

_____. 1963. J. Genet. 58, 328-346.

Knott, D.R. 1961. Can. J. Plant. Sci. 41, 109-123.

_____. 1964. Can. J. Genet. Cytol. 6, 500-507.

_____. 1971. In "Mutation Breeding for Disease Resistance", pp. 67-77. IAEA, Vienna.

_____, and Dvorak, J. 1976. Annu. Rev. Phytopathol. 14, 211-235.

_____, Dvorak, J., and Nanda, J.S. 1977, Can. J. Genet. Cytol. 19, 75-79.

Kruse, A. 1974. Hereditas 78, 319.

Kryuchkova, A.F. 1972. Tr. Sredneaz. Opyt. St. VNII Rastenievod. 2, 234-241.

Kuckuck, H. 1973. Wheat Inf. Serv. 36, 21-26.

Kuvarin, V.V. 1973. Sel. Semenovod. 6, 69-71.

Lange, W. 1971. Euphytica 20, 181-194.

Larter, E.N. 1976. In "Evolution of Crop Plants" (W. D. Simmonds, ed.), pp. 117-120. Longman., London.

Lawrence, P.K., and Frey, K.J. 1975. Euphytica 24, 77-85.

Legg, P.D., Collins, G.B., and Litton, C.C. 1974. Tob. Sci. 18, 160-162.

Leppik, E.E. 1970. Annu. Rev. Phytopathol. 8, 323-344.

Levin, D.A. 1971. Taxon 20, 91-113.

Lewis, C.F. 1957. Agron. J. 49, 455-460.

Lindsley, D.L., Sandler, L., Nicoletti, B., and Trippa, G. 1968. In "Replication and Recombination of Genetic Material" (W.J. Peacock and R.D. Brock, eds.), pp. 253-269. Australian, Acad. Sci., Canberra.

Livermore, J.R., and Johnstone, F.E., Jr. 1940. Am. Potato J. 17, 170-173.

Lloyd, R. 1975. Tob. Sci. 19, 4-6.

Lukefahr, M.J., Martin, D.F., and Meyer, J.R. 1965. J. Econ. Entomol. 58, 516-518.

_____, Houghtaling, J.E., and Graham, H.M. 1971. J. Econ. Entomol. 64, 486-488.

Lyrene, P.M., and Shands, H.L. 1975. Crop Sci. 15, 398-400.

Maan, S.S. 1973. Euphytica 22, 287-300.

_____. 1977. In "Interspecific Hybridization in Plant Breeding" (E. Sanchez-Monge and F. García-Olmedo, eds.), pp. 201-214. Proc. 8th EUCARPIA Congress. Madrid.

McFadden, E.S. 1930. J. Am. Soc. Agron. 22, 1020-1034.

Maguire, M.P. 1957. Genetics 42, 473-486.

_____. 1963. Can. J. Genet. Cytol. 5, 414-420.

Malikova, V.M., and Zenkova, R.A. 1977. Vinogradarstvo 1976, pp. 118-122.

Mangelsdorf, P.C. 1958. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23, 409-421.

_____. 1974. "Corn, its Origin. Evolution and Improvement". The Belknap Press of Harvard Univ., Cambridge, Massachusett.

_____, and Reeves, R.G. 1931. J. Hered. 22, 329-343.

Maan, T.J., and Weybrew, J.A. 1958. Tob. Sci. 2, 120-125.

_____, Gerstel, D.U., and Apple, J.L. 1963. Proc. Int. Tob. Sci. Congr., 3rd. Salisbury pp. 201-207.

Matzinger, D.F., and Wernsman, E.A. 1967. Der Zuechter 37, 188-191.

Meer, Q.P., van der. 1975. Zaadbelangen 29, 178.

Meyer, J.R. 1957. J. Hered. 48, 249-250.

Meyer, V.G. 1973a. Crop Sci. 13, 439-444.

_____. 1973b. Crop Sci. 13, 778.

_____. 1974. Econ. Bot. 28, 56-60.

Pittagelli, G.W., and Stavely, J.R. 1975. J. Hered. 66, 281-284.

Price, S. 1963. Econ. Bot. 17, 97-106.

Quinn, A.A., and Peloquin, S.J. 1973. Am. Potato J. 50, 415-420.

Rao, B.G.S., and Galinat, W.C. 1976. J. Hered. 67, 235-240.

Rao, M.V. 1974. In "Diversity and Change on the Indian Subcontinent" (Sir Joseph Hutchinson, ed.), pp. 33-45. Cambridge Univ. Press. London and New York.

Reeves, R.G., and Bockholt, A.J. 1964. Crop Sci. 4, 7-10.

Rhodes, A.M. 1959. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 74, 546-551.

Rhyne, C.L. 1958. Genetics 43, 822-834.

Rick, C.M. 1967. Proc. Int. Hortic. Congr., XVII 3, 217-229.

_____. 1974. Hilgardia 42, 493-510.

Riley, R. 1965. In "Essays on Crop Plant Evolution" (Sir Joseph Hutchinson, ed.), pp. 103-122. Cambridge Univ. Press. London and New York.

_____. 1974. Genetics 78, 193-203.

_____, and Chapman, V. 1958. Nature (London) 182, 713-715.

_____, and Kimber, G. 1966. Ann. Rep. Plant Breed. Inst. Cambridge 1964-65, pp. 6-36.

_____, and Law, C.N. 1965. Adv. Genet. 13, 57-114.

_____, Chapman, V., and Johnson, R. 1968. Nature (London) 217, 383-384.

Robinson, W., and Koualewski, E. 1974. Proc. Int. Hortic. Congr., XIX, I. Sect. VII, p. 716.

Ross, H. 1966. Am. Potato J. 43, 63-80.

Rush, D.W., and Epstein, E. 1978. Plant Phys. 61 (Suppl.), 94.

Ryder, E.J., and Whitaker, T.W. 1976. In "Evolution of Crop Plants" (N.W. Simmonds, ed.), pp. 39-41. Longman, London.

Salaman, R.N. 1949. "The History and Social influence of the Potato" Cambridge Univ. Press, London and New York.

Meyer, V.G., and Meyer, J.R. 1965. Crop Sci. 5, 444-448.

Moav, R. 1958. Am. Nat. 92, 267-278.

_____, and Cameron, D.R. 1960. Am. J. Bot. 47, 87-93.

Motskaitis, Yu. Yu., and Vinitskas, Z.V. 1975. Schlechtd. Dokl. Vsesorjuznoi Ordena Lenina Akad. Sel'skokhozyaistvennykh Nauk. Imeni V. I. Lenina 7, 17-19.

Murashige, T. 1977. Hortic. Sci. 12, 127-130.

Murthi, A., and Weaver, J.B., Jr. 1974. Crop Sci. 14, 658-663.

Musso, S., Bouron, C., Archier, P., and Yohou, H. 1977. Oleagineus 32, 489-491.

Newell, C.A., and de Wet, J.M.J. 1973. Can. J. Genet. Cytol. 15, 763-778.

_____, and Hymowitz, T. 1979. Crop Sci. 19, 121-123.

Orton, T.J., and Tai, W. 1977. Can. J. Bot. 55, 3023-3033.

Osipchuck, A.A. 1970. Kartoplyarstvo. Resp. Mizhvid. Temat. Nauk. Zb. 1, 32-37.

Oupadissakoon, S., and Wernsman. E.A. 1977. Crop Sci. 17, 843-847.

Palakarcheva, M., and Bailov, D. 1973. Nauchna sesiya Inst. Genet. Selekktsiya Rasteniyata Sofia 15 i 16 mart 1971, g BAN 1973, pp. 59-70.

_____, and Edreva, A. 1972. Genet. Sel. 5, 379-389.

Peloquin, S.J., Hougas, R.W., and Gabert, A.C. 1966. In "Chromosome Manipulations and Plant Genetics" (R. Riley and K.R. Lewis, eds.), pp. 21-28. Heredity Suppl., Vol. 20. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.

Petrov, D.F., Belousava, N.I., Ivanova, L.S., Laikova, L.I., Lukina, L.A., Sorkina T.P., Sukhareva, N.B., Fokina, E.S., and Yudin, B.F. 1977. Fundam. Issled. Biol. Nauki. Novasibirsk pp. 149-154.

Phillips, L.L. 1976. In "Evolution of Crop Plants" (N.W. Simmonds, ed.), pp. 196-200. Longman, London.

Sanchez-Monge, E., and García-Olmedo, F. (eds.). 1977. "Interspecific Hybridization in Plant Breeding. "Proc. 8th Congress of EUCARPIA. Madrid.

Sand, S.A., and Taylor G.S. 1961. Connecticut Agri. Exp. Sta. Bull. 636, 4 p.

Sappenfield, W.D. 1970. "Notice of Release of a Variety of Upland Cotton, Delcot 277". Mo. Agric. Exp. Stn. and USDA Memo"

Schooler, A.B. 1967. J. Hered. 58, 207-211.

Schulz-Schaeffer, J., and McNeal, F.H. 1977. Crop Sci. 17, 891-896.

Schwendiman, J., and Lefort. P.L. 1974. Cotton Fibres Trop. 29, 231-236.

Schweppenhauser, M.A. 1968. Coresta Inf. Bull. 1, 9-20.

Scudder, G.G.E. 1974. Can. J. Zool. 52, 1121-1134.

Sears, E.R. 1956. Brookhaven Symp. Biol. 9, 1-21.

_____. 1967. Cienc. Cult. 19, 175-178.

_____. 1969. Annu. Rev. Genet. 3, 451-468.

_____. 1972a. Can. J. Genet. Cytol. 14, 736.

_____. 1972b. Stadler Genet. Symp. 4, 23-38.

_____. 1975. In "Handbook of Genetics". (R. C. King. ed.). Vol. 2, pp. 59-91. Plenum New York.

_____. 1976. Annu. Rev. Genet. 10, 31-51.

Sficas, A.G., and Gerstel, D.U. 1962. Genetics 47, 1171-1185.

Sharma, D., and Knott, D.R. 1966. Can. J. Genet. Cytol. 8, 137-143.

Sidorov, F.F., and Schulakov, I.K. 1962. Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breed. 34, 76-85.

Simone, G.W., and Hooker, A.L. 1976. Proc. Am. Phytohopathol. Soc. 3, 207.

Singh, R.D., Premchand, and Rahaman, A. 1972. Indian J. Agric. Sci. 42, 218-222.

Smith, B. 1977. M.S. Thesis, Dept. of Crop Sci., N.C. State Univ., Raleigh.

Smith, H.H. 1968. Adv. Genet. 14, 1-54.

Smith, P.G. 1944. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 44, 413-416.

Stalker, H.T., and Wright. L.N. 1975. Ariz. Acad. Sci. 10, 106-110.

_____, and Wynne, J.C. 1979. Peanut Sci. 6, 110-114.

_____, Harlan, J.R., and de Wet, J.M.J. 1977. Am. J. Bot. 64, 1162-1169.

_____, _____, _____. 1978. Caryologia 31, 271-282.

_____, Wynne, J.C., and Company, M. 1979. Eyphytica 28, 675-684.

Starzychi, S. 1959. Hodowla Rosl, Aklim. Nasienn. 3, 277-319.

Stavely, J.R., Pittarelli, G.W., and Burk, L.G. 1973. J. Hered. 64, 265-271.

Stebbins, G.L. 1958. Adv. Genet. 9, 147-215.

Stephens, S.G. 1949. Genetics 34, 627-637.

_____. 1950. Bot. Rev. 16, 115-149.

Stevenson, G.C. 1965. "Genetics and Breeding of Sugarcane". Longmans, Green, New York.

Taliaferro, C.M., and Bashaw, E.E. 1966. Crop Sci. 6, 473-476.

Tarn, T.R., and Tai, G.C.C. 1977. Crop Sci. 17, 517-521.

Tsen, C.C. (ed.). 1974. "Triticale: First Man-Made Cereal". The Am. Assoc. of Cereal Chemists. St. Paul, Minnesota.

Tsenov, A., Stankov, I., and Stankova, P. 1974. C.R. Acad. Agric. Georgi Dimitrov 7, 51-54.

Van der Plank, J.E. 1968. "Disease Resistance in Plants". Academic Press, New York.

Vasilenko, I.I. 1973. Sel. Semenovod. 6, 71-73.

Vavilov, N.I. 1949/1950. In "The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants" (K. Starr Chester, trans.). Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts.

Vavilova, M. 1975. Kartofel Ovoschi 10, 7-9.

Voight, P.W., and Bashaw, E.E. 1972. Crop Sci. 12, 843-847.

Waldron, L.R. 1920. J. Am. Soc. Agron. 12, 133-143.

Wall, J.R. 1954. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 63, 427-430.

Watson, I.A. 1970. In "Genetic Resources in Plants-Their Exploration and

Conservation" (O. H. Frankel and E. Bennett, eds.), pp. 441-457. Davis, Philadephia, Pennsylvania.

Wellman, F.L. 1972. "Tropical American Plant Disease". Scarecrow Press, Metuchen, New Jersey.

Wernsman, E.A., and Matzinger, D.F. 1966. Crop Sci. 6, 298-300.

_____, _____, and Mann, T.J. 1976. Crop Sci. 16, 800-803.

Wilhelm, S. 1974. Am. Sci. 62, 264-271.

Wilkes, H.G. 1977. Econ. Bot. 31, 254-293.

Wit, F. 1974. Euphytica 23, 31-38.

Yakovlev, G.V. 1972. Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel. 50, 229-238.

Yakushevskii, E.S., and Ivanyukovich, L.K. 1974. Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel. 52, 253-264.

Zohary, D. 1970. In "Genetic Resources in Plants-Their Exploration and Conservation" (O. H. Frankel and E. Bennett, eds.), pp. 239-247. Davis, Philadelphia, Pennsylvania.

LA SOCIEDAD MEXICANA DE FITOGENÉTICA AGRADECE A LA PRODUCTORA NACIONAL DE SEMILLAS, EL APOYO BRINDADO PARA LA IMPRESIÓN DE ESTE NÚMERO DE LA REVISTA "GERMEN".