


Mejoramiento genético de la biomasa aérea y sus componentes en alfalfa: selección familiar de medios hermanos



Milton Javier Luna-Guerrero ^a

Cándido López-Castañeda ^{a*}

Alfonso Hernández-Garay ^{a†}

^a Colegio de Postgraduados. Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad. Carretera México-Texcoco km. 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia: clc@colpos.mx

Resumen:

Se estudió la variación genética en biomasa aérea (BM) o rendimiento de materia seca (RMS) y sus componentes en 400 familias de medios hermanos (FMH) de alfalfa, derivadas de las cruza directa (CD, San Miguel x Oaxaca) y recíproca (CR, Oaxaca x San Miguel), y las variedades originales (SM, San Miguel y O, Oaxaca). El experimento se realizó en macetas en condiciones de intemperie en Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. Se hicieron cortes de plantas completas a 5 cm de altura, cada cinco semanas en otoño-invierno 2014-2015 y cada cuatro semanas en primavera-verano 2015. El RMS, TAC (tasa absoluta de crecimiento), EUR (eficiencia en el uso de la radiación), NT (número de tallos por planta) y AP (altura de planta) fueron 32, 31, 32, 6 y 36 % más altos en la CD, y el RMS, TAC, EUR y AP fueron 30, 28, 30 y 34 % más altos en la CR que la media de SM y O. La selección permitió identificar 13 y 17 % de FMH sobresalientes en RMS y sus componentes en las CD y CR. El RMS de las FMH sobresalientes de la CD fue 11 % mayor que el RMS de las FMH sobresalientes de la CR, indicando la presencia de efectos genéticos maternos.

Palabras clave: Efectos genéticos maternos, Heredabilidad, Selección, Materia seca.

Recibido: 16/04/2019

Aceptado: 27/09/2019

Introducción

La alfalfa (*Medicago sativa* L.) es una especie polimórfica con amplia variabilidad genética que se adapta a diversas condiciones de suelo y clima. La herencia en alfalfa es compleja en gran parte debido a la naturaleza autotetraploide de la meiosis; esta especie produce un gameto diploide ($2n= 32$), característica genética que afecta profundamente su comportamiento fenotípico. La alfalfa es una especie alógama que depende de los insectos para la polinización y produce algunas plantas autoestériles o autoincompatibles, y en menor proporción, plantas que producen polen y óvulos estériles⁽¹⁾.

La selección de nuevas variedades de alfalfa tiene como objetivo primario maximizar el rendimiento de forraje con valor nutritivo óptimo, sin compuestos detrimentales de la calidad y con alta persistencia en campo, y con un uso mínimo de fertilizantes, pesticidas o herbicidas⁽²⁾. La calidad del forraje rara vez se ha incluido en los programas de selección, sin embargo, dada su importancia en la producción pecuaria hay interés en la obtención de cultivares con alta calidad de forraje⁽³⁾. La relación hoja:tallo es un indicador de la calidad de forraje debido a su relación positiva con la digestibilidad y el consumo de forraje⁽⁴⁾, que resultan de una mayor digestibilidad de las hojas con relación a los tallos⁽⁵⁾. La selección por alto rendimiento y alta calidad del forraje, al utilizar a la acumulación de materia seca en los órganos aéreos de la planta y la relación hoja:tallo, podría facilitar la identificación de genotipos superiores en rendimiento y calidad del forraje en una plataforma de fenotipado en condiciones controladas.

La complejidad de los mecanismos hereditarios de la alfalfa y su naturaleza autotetraploide hacen difícil elegir el mejor método de selección. Sin embargo, la selección individual a diferencia de la selección inter o intrapoblacional, permite identificar alelos de caracteres genéticos individuales en el fenotipo con mayor facilidad que los métodos de selección poblacional, donde el flujo de genes de una población a otra es abierto y menos controlado, además de requerir un gran número de plantas y tener menores frecuencias de genes favorables⁽⁶⁾. La selección de familias o selección familiar permite evaluar el genotipo de cada planta; se cosecha la semilla de las plantas seleccionadas en una población de polinización abierta o policruza; la semilla de cada planta seleccionada se conserva por separado y se siembra en pruebas de progenie replicadas; las peores familias se eliminan y las mejores familias se cruzan entre sí, para permitir la recombinación y la producción de generaciones subsecuentes⁽⁶⁾.

En alfalfa la amplia variabilidad en rendimiento y sus componentes, debido a su naturaleza polimórfica, ofrecen grandes oportunidades para la selección. Sin embargo, aunque la selección por rendimiento de forraje es favorecida por la gran variabilidad genética que posee la alfalfa, en algunos casos su expresión en el fenotipo, puede ser inhibida por una baja heredabilidad como consecuencia de efectos genéticos no-aditivos⁽³⁾. En alfalfa el alto impacto de la variación genética no-aditiva en el rendimiento de forraje se atribuye a la alta interacción intra-locus, debida a la autotetraploidia (la cual

incluye también interacciones tri y tetra-alélicas), así como interacciones de genes complementarios que involucran alelos favorables con efectos aditivos en bloques de ligamiento⁽⁷⁾. Al eliminar los efectos genéticos no-aditivos, la evaluación se basa en efectos aditivos y por lo tanto en efectos genéticos heredables, que se pueden manifestar en genotipos altamente productivos con alelos aditivos superiores^(2,8,9). No obstante, la complejidad de la herencia genética, la selección también se podría llevar a cabo con diferentes estrategias como son: las pruebas de paternidad en germoplasma diverso, la introgresión de caracteres cuantitativos y la selección genómica⁽¹⁰⁾.

En México, el germoplasma en uso comercial incluye variedades tradicionales de baja productividad y variedades nuevas, generalmente introducidas, las cuales tienen baja adaptación y persistencia en campo. Los nuevos retos que plantean el cambio climático y la mayor demanda de forraje de alta calidad, requieren la obtención de nuevo germoplasma con mayor adaptación a ambientes con estrés, productividad, calidad de forraje y durabilidad en condiciones de campo. El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la variabilidad en biomasa aérea o rendimiento de materia seca y sus componentes en 400 familias de medios hermanos, derivadas de las poblaciones segregantes San Miguel x Oaxaca y Oaxaca x San Miguel, y las poblaciones originales San Miguel y Oaxaca, para realizar el primer ciclo de selección familiar en macetas en condiciones de intemperie.

Material y métodos

Localización

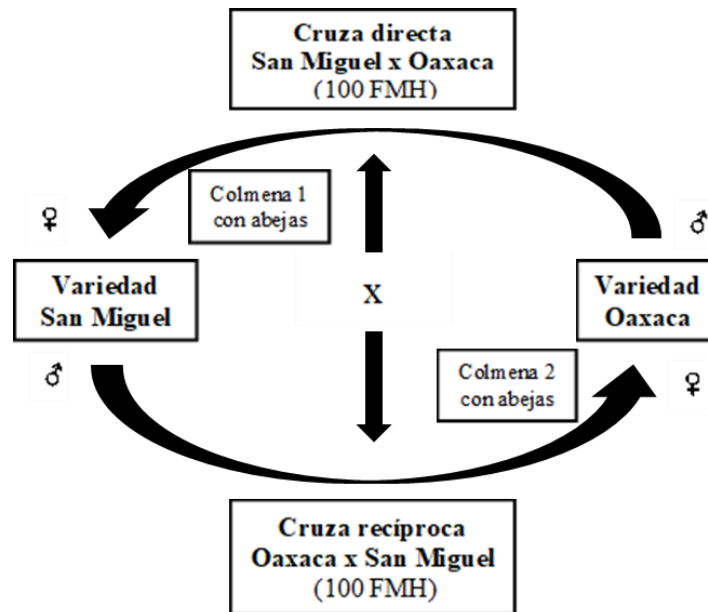
El experimento se realizó en macetas de plástico en los ciclos otoño-invierno 2014-2015 y primavera-verano 2015, en el Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México (19° 29' N, 98° 54' O y 2,250 msnm). El clima es templado subhúmedo (Cb(wo)(w)(i')g), con lluvias en verano, media anual de 637 mm de precipitación y 15 °C de temperatura⁽¹¹⁾.

Material vegetal

Se utilizaron 200 familias de medios hermanos (FMH) derivadas de las variedades comerciales San Miguel y Oaxaca (Semilla certificada obtenida de Casa Cobos S.A. de C.V., Central de Abastos, Ciudad de México, México) y 200 FMH derivadas de las poblaciones segregantes San Miguel (progenitor femenino) x Oaxaca (progenitor masculino) (cruza directa) y Oaxaca (progenitor femenino) x San Miguel (progenitor masculino) (cruza recíproca). La semilla de las poblaciones segregantes se obtuvo por cruzamiento genético entre las variedades San Miguel y Oaxaca (cruza directa) y Oaxaca y San Miguel (cruza recíproca), mediante la utilización de insectos polinizadores (abejas) en condiciones de campo (Figura 1). Las variedades San Miguel y Oaxaca, se eligieron para los cruzamientos en virtud de su notoria durabilidad mostrada en condiciones de campo, en un experimento establecido para el estudio del comportamiento productivo de

cinco variedades comerciales de alfalfa (San Miguel, Oaxaca, Moapa, Valenciana y Cuf-101) en el mes de marzo del año 2000⁽¹²⁾ y conducido hasta el ciclo invierno-primavera-2006 en el Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Figura 1: Sistema de cruzamiento genético entre dos variedades de alfalfa con la utilización de insectos polinizadores en condiciones de campo. Montecillo, Municipio de Texcoco, Edo. de México



La producción de la semilla tuvo lugar en el periodo de enero a mayo de 2006. La semilla producida se cosechó en conjunto de todas las plantas presentes en la población de cada cruza y se utilizó para establecer el primer ciclo de selección familiar⁽⁶⁾. Se utilizó una caja de unisel para almacigo con 100 celdas para cada población. Se sembraron cinco semillas del mismo tamaño en cada celda. El suelo utilizado fue de textura franco-arenosa, con 41.6 % de capacidad de campo (CC), 28.2 % de marchitamiento permanente (PMP), 9.3 % de materia orgánica, 0.019 % de nitrógeno, 4.8 ppm de fósforo, 4 mmol L⁻¹ de potasio, 1.5 dSm⁻¹ de conductividad eléctrica y pH de 6.9. La siembra se realizó el día 6 de junio del 2014; cuando las plántulas presentaron la primera hoja trifoliada (15 días después de la siembra, dds), se eligió la plántula más vigorosa de cada celda y se trasplantó en una maceta de plástico con capacidad de 3 kg de suelo. Las FMH de cada población se asignaron aleatoriamente a las macetas de plástico en un diseño completamente al azar. Se fertilizó con la dosis 60-140-00 a los 15 y 240 dds, con urea como fuente de nitrógeno y superfosfato de calcio triple como fuente de fósforo. Se efectuó un corte de uniformización en las plantas a los 98 dds. Cada tercer día se aplicó agua, manteniendo la humedad edáfica cercana a CC durante el experimento.

Variables

Cada cinco semanas se realizaron cortes en el periodo otoño-invierno 2014-2015 y cada cuatro semanas en primavera-verano 2015 a partir del día 98; los cortes se hicieron a una altura de 5 cm sobre el nivel del suelo. La composición morfológica de la planta se evaluó en una submuestra de cuatro tallos secundarios completos de cada planta y corte en todas las FMH, separando las hojas (foliolos y peciolos) y tallos; la submuestra y el resto de los tallos secundarios de la planta se secaron a 65 °C hasta peso constante y posteriormente se obtuvo el peso.

La altura de planta (AP, cm) se midió en todas las FMH antes del corte con una regla de madera de 1 m de longitud (graduada en cm) desde la superficie del suelo hasta el ápice del tallo. El número de tallos secundarios (NT) por planta se determinó en cada corte en todas las FMH. El rendimiento de materia seca (RMS, g de MS planta⁻¹) o biomasa aérea se obtuvo al sumar el peso seco de la submuestra de los cuatro tallos y el peso seco del resto de la planta. La relación hoja:tallo (H:T) se calculó con los datos de peso seco de las hojas (PSH) y el peso seco de los tallos secundarios (PST) (H:T = PSH / PST). La tasa absoluta de crecimiento (TAC, g de MS planta⁻¹ día⁻¹) se calculó al dividir el RMS entre el número de días (t) transcurrido entre un corte y el siguiente (TAC = RMS/t). La eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g de MS MJ⁻¹) se calculó al dividir el RMS entre la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA, MJ m⁻² d⁻¹) acumulada (RFA= radiación global incidente (cal cm⁻² d⁻¹) x 0.5 x 0.04148) entre un corte y el siguiente (EUR= RMS / RFA)⁽¹³⁾; los datos de radiación global incidente se obtuvieron de la estación meteorológica de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México, localizada a 4 km de distancia del lugar en el que se realizó el experimento.

Temperatura del aire y lluvia

Los datos de temperatura máxima (TM) y mínima (Tm) del aire se registraron diariamente a las 0800 h con un termómetro de máxima y mínima, marca Taylor modelo 5458P, colocado a una altura de 2 m sobre el nivel piso. La TM varió de 23.5 a 29.9 °C y la Tm de 4.0 a 12.6 °C durante el experimento. Los datos diarios de lluvia se determinaron con un pluviómetro de acumulación semanal, colocado junto a las plantas; la precipitación pluvial total fue 1,042 mm con los niveles más bajos en el periodo de noviembre 2014 a enero 2015, sin que esto haya tenido efectos desfavorables en el crecimiento de las plantas, al aplicarse riego conforme fue necesario.

Análisis estadístico

El análisis de varianza para todas las variables medidas se hizo con el programa SAS para Windows, Versión 9.1⁽¹⁴⁾ y el modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Pob}_i + \text{Fam}(\text{Pob})_{ik} + \text{Corte}_j + (\text{Pob} * \text{Corte})_{ij} + \text{Corte} * \text{Fam}(\text{Pob})_{ijk} + E_{ijk};$$

Donde:

Y_{ijk} representa el valor de la variable de respuesta en la población i del nivel de corte j y nivel k de FMH;

μ es la media general, Pob_i es el efecto de la Población al nivel $i = 1, 2, 3$ y 4 ;

$Fam(Pob)_{ik}$ es el efecto de familias de medios hermanos anidadas a las poblaciones al nivel i y k ;

$Corte_j$ es el efecto de la fecha de corte al nivel $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10$ y 11 ;

$(Pob * Corte)_{ij}$ es el efecto de la interacción Población x Corte al nivel i y j ;

$Corte * Fam(Pob)_{ijk}$ es el efecto de la interacción Corte x FMH anidadas a las poblaciones al nivel i, j, k ;

E_{ijk} es el error experimental.

El componente $Corte * Fam(Pob)_{ijk}$, no se pudo separar del error, debido a que no hubo una fuente de variación para repeticiones en el análisis de varianza.

Efectos genéticos y ambientales

Los efectos genéticos y ambientales se calcularon a través de la varianza fenotípica (σ_f^2) y sus componentes varianza genética (σ_g^2) y varianza ambiental (σ_e^2), donde la varianza total o fenotípica es la suma de σ_g^2 y σ_e^2 ($\sigma_f^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$)⁽¹⁵⁾. Las varianzas se estimaron con los cuadrados medios de cada población de acuerdo al análisis de varianza obtenido con el modelo estadístico; $Y_{ijk} = \mu + Fam(Poblaciones)_{ij} + E_{ijk}$; donde Y_{ijk} representa el valor de la variable de respuesta en la población i del nivel j de FMH; μ es la media general; $Fam(Poblaciones)_{ij}$ es el efecto de las FMH anidadas a las poblaciones al nivel i, j y E_{ijk} es el error experimental. También, se estimó la heredabilidad en sentido amplio ($h^2_b = \sigma_g^2 / \sigma_f^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)$)^(15,16). Las FMH estadísticamente superiores se seleccionaron en las poblaciones segregantes, al utilizar el valor de la intensidad de selección ($i = D / \sigma_f$), calculada como el cociente entre el diferencial de selección estandarizado (D) y la desviación estándar fenotípica (σ_f)⁽¹⁵⁾, y el valor de la proporción seleccionada o presión de selección (p)^(15,17)..

Resultados y discusión

Parámetros de selección

La selección familiar aumentó 32, 31, 32, 6 y 36 %, el RMS, TAC, EUR, NT y AP en la población San Miguel x Oaxaca, y 30, 28, 30 y 34 % el RMS, TAC, EUR y AP en Oaxaca x San Miguel con respecto a la media de los progenitores, mientras que la relación H:T disminuyó 48 % en San Miguel x Oaxaca y 51 % en Oaxaca x San Miguel (Cuadro 1). La ganancia en RMS obtenida en el presente estudio fue mayor que la reportada con pruebas de progenie; las FMH y FHC (familias de hermanos completos) derivadas de polinización abierta (OP₁) de una cruce dialélica (F₁) produjeron sólo 8 y 9 % mayor rendimiento de materia verde, y 5 y 12 % mayor número de tallos por planta que las

variedades originales⁽¹⁸⁾. Los resultados de selección familiar contra selección masal en alfalfa han indicado porcentajes similares para RMS (16 y 14 %) y fibra cruda (-1.6 vs. -1.5 %)⁽¹⁹⁾.

Cuadro 1. Parámetros de selección y cálculo de la presión de selección (p) para el rendimiento de materia seca (RMS), tasa absoluta de crecimiento (TAC), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), relación hoja:tallo (H:T), número de tallos (NT) y altura de planta (AP) en dos poblaciones segregantes. Ciclo 2014-2015

Variables	Poblaciones	μ_1	μ_2	D	σ_f	i	p
RMS (g de MS planta ⁻¹)	San Miguel x Oaxaca	8.03	5.45	2.58	1.58	1.63	13 %
	Oaxaca x San Miguel	7.78	5.45	2.33	1.58	1.47	17 %
TAC (g MS planta ⁻¹ día ⁻¹)	San Miguel x Oaxaca	0.26	0.18	0.08	0.05	1.6	13 %
	Oaxaca x San Miguel	0.25	0.18	0.07	0.05	1.4	17 %
EUR (g de MS MJ ⁻¹)	San Miguel x Oaxaca	0.84	0.57	0.27	0.17	1.59	13 %
	Oaxaca x San Miguel	0.81	0.57	0.24	0.17	1.41	17 %
H:T	San Miguel x Oaxaca	0.97	1.44	-0.47	0.21	-2.24	-
	Oaxaca x San Miguel	0.95	1.44	-0.49	0.21	-2.33	-
NT	San Miguel x Oaxaca	18	17	1	5.05	0.2	-
	Oaxaca x San Miguel	17	17	0	5.05	0	-
AP (cm)	San Miguel x Oaxaca	58	37	21	5.08	4.13	-
	Oaxaca x San Miguel	56	37	19	5.08	3.74	-

μ_1 = media de las 100 FMH derivadas de San Miguel x Oaxaca y Oaxaca x San Miguel; μ_2 = media de las 200 FMH derivadas de las variedades originales San Miguel y Oaxaca; D = diferencial de selección; σ_f = desviación estándar fenotípica, i = intensidad de selección; p = presión de selección.

Los valores obtenidos para los parámetros de selección (D , σ_f , i y p) permitieron detectar que el 13 % de las FMH derivadas de San Miguel x Oaxaca, y 17 % de las FMH derivadas de Oaxaca x San Miguel tuvieron mayor RMS, TAC y EUR por planta que el resto de las FMH (Cuadro 1). La media (μ_1) de RMS, TAC y EUR para las 13 FMH derivadas de San Miguel x Oaxaca y las 17 FMH derivadas de Oaxaca x San Miguel fue mayor que la media (μ_2) de las FMH derivadas de las variedades originales San Miguel y Oaxaca. En contraste la relación H:T, número de tallos y altura de planta mostraron un comportamiento diferente al RMS; la media de la relación H:T de las FMH derivadas de San Miguel x Oaxaca y Oaxaca x San Miguel fue menor que la media de San Miguel y Oaxaca; la media del NT de las FMH de San Miguel x Oaxaca fue mayor que la media de San Miguel y Oaxaca, y el NT en Oaxaca x San Miguel fue similar a la media de San Miguel y Oaxaca; la media de AP de las FMH derivadas de las dos poblaciones segregantes fue mucho mayor que la media de San Miguel y Oaxaca (Cuadro 1).

La selección individual intrapoblacional es efectiva en la identificación de genotipos superiores, utilizando la prueba de progenies⁽⁶⁾. Los altos valores promedio de la relación H:T, NT y AP observadas en las poblaciones segregantes, no permitió detectar FMH sobresalientes para estas características de la planta (Cuadro 1).

Rendimiento de materia seca y sus componentes

El análisis de varianza detectó 13 FMH sobresalientes por su RMS, TAC y EUR en la población San Miguel x Oaxaca (Cuadro 2) y 17 FMH en la población Oaxaca x San Miguel (Cuadro 3); se presentan también datos para las cinco familias con el más bajo RMS en estas poblaciones (Cuadros 2 y 3). Las 13 FMH sobresalientes de la población San Miguel x Oaxaca produjeron 53 % mayor RMS que el promedio de las variedades originales, y 82 % mayor RMS que la media de las FMH de más bajo rendimiento (Cuadro 2), mientras las FMH sobresalientes derivadas de la población Oaxaca x San Miguel produjeron 47 y 68 % mayor RMS que la media de las variedades originales y la media de las familias de más bajo rendimiento (Cuadro 3).

Cuadro 2: Rendimiento de materia seca (RMS), tasa absoluta de crecimiento (TAC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR), para las FMH estadísticamente superiores y las cinco FMH con más bajo rendimiento derivadas de San Miguel x Oaxaca, en promedio de 11 cortes sucesivos. Ciclo 2014-2015

Número de familia	Genealogía	RMS	TAC	EUR
FMH estadísticamente superiores				
282	Familia-82	13.8	0.45	1.45
264	Familia-64	12.1	0.39	1.26
268	Familia-68	11.9	0.39	1.22
260	Familia-60	11.7	0.38	1.22
212	Familia-12	11.7	0.38	1.21
201	Familia-1	11.6	0.38	1.21
253	Familia-53	11.2	0.36	1.17
300	Familia-100	11.1	0.36	1.16
248	Familia-48	10.9	0.36	1.14
252	Familia-52	10.9	0.35	1.15
219	Familia-19	10.9	0.36	1.14
250	Familia-50	10.9	0.36	1.13
237	Familia-37	10.8	0.36	1.13
Media		11.5	0.38	1.20

FMH con el más bajo rendimiento

276	Familia-76	2.5	0.08	0.26
266	Familia-66	2.5	0.08	0.26
257	Familia-57	2.2	0.07	0.24
220	Familia-20	2.1	0.07	0.22
272	Familia-72	2.1	0.07	0.21
Media		2.3	0.07	0.24

Desviación estándar (σ_f) de las 200 familias de medios hermanos de Oaxaca y San Miguel

1.6 0.05 0.17

Media (μ_2) de las 200 familias de medios hermanos de San Miguel y Oaxaca

5.4 0.18 0.57

RMS (g MS planta⁻¹); TAC (g MS día⁻¹); EUR (g MS MJ⁻¹).

Cuadro 3: Rendimiento de materia seca (RMS), tasa absoluta de crecimiento (TAC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR), para las FMH estadísticamente superiores y las cinco FMH con más bajo rendimiento derivadas de Oaxaca x San Miguel, en promedio de 11 cortes sucesivos. Ciclo 2014-2015

Número de familia	Genealogía	RMS	TAC	EUR
FMH estadísticamente superiores				
646	Familia-46	11.4	0.37	1.21
619	Familia-19	11.1	0.37	1.16
694	Familia-94	11.0	0.35	1.15
661	Familia-61	10.7	0.35	1.11
631	Familia-31	10.4	0.34	1.09
639	Familia-39	10.3	0.33	1.08
697	Familia-97	10.3	0.34	1.08
605	Familia-5	10.2	0.33	1.07
690	Familia-90	10.2	0.33	1.07
630	Familia-30	10.1	0.33	1.06

652	Familia-52	10.1	0.33	1.06
649	Familia-49	9.9	0.33	1.02
685	Familia-85	9.8	0.32	1.02
673	Familia-73	9.7	0.32	1.01
609	Familia-9	9.7	0.31	1.01
623	Familia-23	9.6	0.31	1.00
682	Familia-82	9.5	0.31	1.00
Media		10.2	0.33	1.07
FMH con el más bajo rendimiento				
687	Familia-87	4.2	0.13	0.43
688	Familia-88	4.2	0.14	0.42
683	Familia-83	2.8	0.09	0.29
678	Familia-78	2.7	0.09	0.27
641	Familia-41	2.6	0.09	0.26
Media		3.3	0.11	0.26
Desviación estándar (σ_f) de las 200 familias de medios hermanos de Oaxaca y San Miguel				
		1.6	0.05	0.17
Media (μ_2) de las 200 familias de medios hermanos de San Miguel y Oaxaca				
		5.4	0.18	0.57

RMS (g MS planta⁻¹); TAC (g MS día⁻¹); EUR (g MS MJ⁻¹).

El RMS de las FMH sobresalientes derivadas de la población San Miguel x Oaxaca (cruza directa) (Cuadro 2) fue 11 % mayor que el RMS de las FMH sobresalientes derivadas de Oaxaca x San Miguel (cruza recíproca) (Cuadro 3) y por el contrario, las FMH con el más bajo rendimiento derivadas de la población San Miguel x Oaxaca produjeron 30 % menor RMS (Cuadro 2) que las FMH con el más bajo rendimiento derivadas de Oaxaca x San Miguel (Cuadro 3).

El comportamiento genético diferencial entre las FMH derivadas de la cruce directa (San Miguel x Oaxaca) (Cuadro 2) y la cruce recíproca (Oaxaca x San Miguel) (Cuadro 3) en el RMS y sus componentes, puede ser indicativo de la presencia de moléculas de ADN en los organelos citoplásmicos (específicamente cloroplastos y mitocondria), que se conoce también como herencia citoplásmica o efectos genéticos maternos que se expresan

en las cruza recíprocas, al mostrar diferentes resultados con respecto a la cruza directa⁽¹⁶⁾. La selección de progenies sobresalientes derivadas de poblaciones parentales con efectos genéticos citoplásmicos en la herencia del RMS, es importante para maximizar las ganancias genéticas en la productividad⁽²⁰⁾.

Las FMH sobresalientes de San Miguel x Oaxaca exhibieron una TAC= 0.2 g de MS d⁻¹ más alta que la media de los progenitores y 0.3 g de MS d⁻¹ que las FMH de más bajo RMS (Cuadro 2); las FMH sobresalientes de Oaxaca x San Miguel mostraron una TAC= 0.15 g de MS d⁻¹ más alta que la media de San Miguel y Oaxaca, y una TAC= 0.22 g de MS d⁻¹ más alta que la media de las FMH de más bajo RMS (Cuadro 3). Las diferencias observadas en la TAC entre las FMH sobresalientes y las FMH de más bajo RMS fueron similares a las que se observaron para el RMS en otros estudios⁽¹²⁾. La TAC es un componente muy importante del RMS; en un estudio previo se mostró que las variedades San Miguel, Oaxaca y Moapa produjeron más alta TAC y RMS estacional que las variedades Cuf-101 y Valenciana en Montecillo, Texcoco, Edo. de México⁽¹²⁾; la TAC también tiene una relación importante con la acumulación de materia seca y el índice de área foliar en condiciones de campo, no así con el número de hojas por tallo⁽²¹⁾.

Las FMH sobresalientes de San Miguel x Oaxaca produjeron 52 % mayor EUR que el promedio de las variedades originales y 82 % mayor que la media de las FMH de más bajo RMS (Cuadro 2); de la misma forma, las FMH sobresalientes de Oaxaca x San Miguel produjeron 47 % mayor EUR que la media de los progenitores y 78 % mayor EUR que la media de FMH de más bajo RMS (Cuadro 3). La eficiencia con que las plantas capturan la radiación solar y la transforman en biomasa está determinada por la eficiencia en el uso de la radiación (EUR); diversos estudios han determinado que la EUR en alfalfa varía alrededor de 1.13 g de MS MJ⁻¹ en la producción de biomasa⁽²²⁾. La EUR se incrementa linealmente de 0.60 a 1.60 g MS MJ⁻¹ en promedio, cuando se incrementa la temperatura del aire entre 6 a 18 °C⁽²³⁾.

Con respecto a AP, NT y relación H:T se debe considerar su importancia para el RMS y la calidad del forraje en la selección de nuevas variedades, pues en el presente estudio, la selección por alto RMS resultó en plantas altas con baja relación H:T y NT. No obstante, se identificaron algunas FMH con características de altos RMS, relación H:T (FMH-201) y NT (FMH-219, FMH-250, FMH-260 y FMH-282) en la población San Miguel x Oaxaca (Cuadro 2), y altos RMS, relación H:T (FMH-652, FMH-673 y FMH-685) y NT (FMH-605, FMH-623, FMH-631, FMH-639, FMH-652, FMH-673, FMH-685 y FMH-690) en la población Oaxaca x San Miguel (Cuadro 3). La selección por RMS y otros caracteres morfológicos de la planta depende del número de genes que controlan el carácter de interés para los mejoradores (genes aditivos, de dominancia o epistáticos); los caracteres cualitativos (controlados por uno o pocos genes) son más fáciles de seleccionar que los caracteres cuantitativos (controlados por numerosos genes); es importante también considerar el nivel de heredabilidad e interacciones génicas negativas que al mejorar un carácter genético inhiben la expresión de otro, y los pasos generales apropiados como los objetivos del mejoramiento, creación/colección de la variabilidad,

selección, evaluación y liberación de cultivares; utilización de métodos y técnicas con base en el modo de reproducción de las especies; autogamia, alogamia o propagación clonal⁽²⁴⁾.

Efectos genéticos, ambientales y heredabilidad

La cruce directa (San Miguel x Oaxaca) mostró mayor varianza genética para el RMS y sus componentes que la cruce recíproca (Oaxaca x San Miguel); las variedades San Miguel y Oaxaca presentaron valores de varianza genética, intermedios entre las dos cruces (Cuadro 4). La varianza genética proviene de la contribución de genes segregantes y sus interacciones con otros genes en la planta, de tal forma que la selección efectiva de individuos genéticamente superiores requiere que: 1) la variación fenotípica sea la adecuada en la población original y 2) la heredabilidad sea suficientemente alta para una selección efectiva; en general se considera que un incremento en la heredabilidad y la varianza fenotípica se reflejará en un aumento en la ganancia genética a través de la selección⁽²⁵⁾.

El RMS, NT y AP presentaron mayor varianza genética que los demás componentes del rendimiento tanto en las cruces como en las variedades progenitoras. Uno de los mayores aspectos a considerar en los programas de mejoramiento genético es la heredabilidad (h^2) de caracteres útiles de la planta, presentes en la variabilidad genética disponible. La heredabilidad fue de moderada a alta en RMS y sus componentes en la cruce directa y de baja a moderada en la cruce recíproca, excepto para la AP que mostró mayor heredabilidad que las otras características de la planta (Cuadro 4). La heredabilidad mide la contribución del genotipo a la varianza fenotípica total; teóricamente puede variar de cero, cuando no hay variación genética presente, a la unidad, cuando toda la variación observada es genética en su origen. Sin embargo, debe distinguirse entre la heredabilidad en sentido amplio (h^2_b), antes definida, y la heredabilidad en sentido estrecho (h^2_n), la cual representa el cociente entre la varianza aditiva en lugar de la varianza genética total y la varianza fenotípica⁽²⁶⁾.

Cuadro 4: Varianza genética (σ_g^2) y ambiental (σ_e^2), y heredabilidad en sentido (h^2_b) amplio para el rendimiento de materia seca (RMS), tasa absoluta de crecimiento (TAC), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), relación hoja:tallo (H:T), número de tallos (NT) y altura de planta (AP) en cuatro poblaciones de alfalfa. Ciclo 2014-2015

Variables	San Miguel			San Miguel x Oaxaca			Oaxaca			Oaxaca x San Miguel		
	σ_g^2	σ_e^2	h^2_b	σ_g^2	σ_e^2	h^2_b	σ_g^2	σ_e^2	h^2_b	σ_g^2	σ_e^2	h^2_b
RMS	2.9	4.4	0.40	5.8	7.1	0.45	1.5	4.0	0.27	2.9	7.8	0.27
TAC	0.003	0.01	0.34	0.006	0.01	0.42	0.001	0.01	0.21	0.003	0.01	0.23
EUR	0.03	0.05	0.41	0.06	0.08	0.43	0.02	0.04	0.28	0.03	0.09	0.27
H:T	0.04	0.06	0.41	0.02	0.02	0.51	0.04	0.07	0.35	0.01	0.02	0.36
NT	18.2	37.4	0.33	31.9	29.0	0.52	11.6	37.5	0.24	10.5	33.1	0.24
AP	20.1	55.2	0.27	45.1	40.0	0.53	21.8	49.0	0.31	30.9	29.5	0.51

El RMS y la calidad del forraje, representada por la relación H:T son objetivos primordiales en el mejoramiento de la alfalfa; la heredabilidad para el RMS y la relación H:T, y los demás componentes del crecimiento fue más alta en San Miguel x Oaxaca que en Oaxaca x San Miguel. Sin embargo, los datos corroboran la presencia de genotipos con alto RMS y relación H:T, y demás componentes del crecimiento en ambas poblaciones (Cuadros 2 y 3). Estos resultados contrastan con los obtenidos para el RMS y la relación H:T en FMH y líneas (S₁) de alfalfa, en los que el rendimiento de forraje y la relación H:T fueron independientes, debido a la ausencia de variabilidad en la relación H:T de los materiales seleccionados por alto RMS⁽⁹⁾. No obstante, estos resultados indican que la selección permitió identificar FMH que combinan alto RMS con otros caracteres deseables como la relación H:T, NT, TAC y EUR (Cuadros 2 y 3), lo cual puede favorecer una respuesta continua a la selección⁽²⁶⁾.

La combinación de caracteres de herencia génica nuclear, debida a la varianza genética aditiva y caracteres de herencia citoplásmica o herencia de efectos maternos, debida a la presencia de moléculas de ADN en la mitocondria y los cloroplastos, puede contribuir a maximizar la ganancia genética en el RMS e incrementar la eficiencia de la selección en alfalfa y otras especies cultivadas, donde los efectos génicos maternos estén presentes y se expresen en el fenotipo de las progenies. El mejorador apenas tiene ocasión de tratar con caracteres genéticos portados por uno u otro de dichos organelos, sin embargo, algunas veces, estos organelos pueden ser portadores de caracteres de excepcional importancia en el mejoramiento genético; tal es el caso de la androesterilidad citoplásmica que reside en la mitocondria⁽²⁷⁾.

Conclusiones e implicaciones

La selección permitió identificar algunas FMH sobresalientes que combinan atributos de alto RMS con alta relación H:T en las dos poblaciones; estas FMH podrían utilizarse para formar una nueva variedad sintética y/o una población de amplia base genética, para continuar con ciclos subsecuentes de selección. La cruce directa (San Miguel x Oaxaca) mostró mayor varianza genética y heredabilidad para el RMS y sus componentes que la cruce recíproca (Oaxaca x San Miguel); las FMH sobresalientes de la cruce directa (San Miguel x Oaxaca) produjeron mayor RMS que las FMH sobresalientes de la cruce recíproca (Oaxaca x San Miguel), indicando que la variedad San Miguel, utilizada como progenitor femenino tuvo mejor comportamiento genético en las progenies que la variedad Oaxaca. En un futuro, la obtención de nuevas variedades mejoradas de alfalfa podría ser más práctica, al realizar cruces directas y recíprocas en los programas de mejoramiento, para identificar al progenitor que tenga mejor comportamiento como citoplasma femenino, y que permita maximizar el rendimiento de materia seca a través de la selección.

Literatura citada:

1. Busbice TH, Hill RR (Jr.), Carnahan HL. Genetics and breeding procedures. In: Hanson CH editor. Alfalfa science and technology. American Society of Agronomy. Number 15, Series Agronomy. Madison, WI, USA;1972:283-318.
2. Brummer EC, Bouton JH, Casler MD, McCaslin MH, Wadron BL. Grasses and legumes: Genetics and plant breeding. In: Wedin WF, Fales SL editors. Grassland: Quietness and strength for a new American agriculture. Am Soc Agron. Madison WI, USA;2009:157-171.
3. Annicchiarico P, Barrett B, Brummer EC, Julier B, Marshall AH. Achievements and challenges in improving temperate perennial forage legumes. Crit Rev Plant Sci 2015;34(1-3):327–380.
4. Lemaire G, Allirand JM. Relation entre croissance et qualité de la luzerne: interaction génotype-mode d' exploitation. Fourr 1993;134:183-198.
5. Marten GC, Buxton DR, Barnes RF. Feeding value (Forage quality). In: Hanson AA, et al editors. Alfalfa and alfalfa improvement. Agronomy Monograph 29, ASA, Madison, WI. USA;1988:463-491. Doi:10.2134/agronmonogr29.c14.
6. Rumbaugh MD, Caddel JL, Rowe DE. Breeding and quantitative genetics. In: Hanson AA, et al editors. Alfalfa and alfalfa improvement. Agronomy Monograph 29, ASA, Madison, WI. USA;1988:777-808. Doi:10.2134/agronmonogr29.c25.
7. Bingham ET, Goose RW, Woodfield DR, Kidwell KK. Complementary gene interactions in alfalfa are greater in autotetraploids than diploids. Crop Sci 1994;34(4):823-829.
8. Katepa-Mutondwa FM, Christie BR, Michaels TE. An improved breeding strategy for autotetraploid alfalfa (*Medicago sativa* L.). Euphytica 2002;123(1):139–146.
9. Annicchiarico P. Alfalfa forage yield and leaf/stem ratio: narrow-sense heritability, genetic correlation and parent selection procedures. Euphytica 2015;205(2):409–420. Doi:10.1007/s10681-015-1399-y.
10. Li X, Brummer EC. Applied genetics and genomics in alfalfa breeding. Agron 2012;2:40–61. Doi:10.3390/agronomy2010040.
11. García E. Modificaciones al sistema climático de Köppen. 5a. ed, Instituto de Geografía. Serie de libros No. 6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. México;2004.
12. Rivas-Jacobo MA, López-Castañeda C, Hernández-Garay A, Pérez-Pérez J. Efecto de tres regímenes de cosecha en el comportamiento productivo de cinco variedades comerciales de alfalfa (*Medicago sativa* L.). Téc Pecu Méx 2005;43(1):79-92.

13. The international system of units (SI) – Conversion factors for general use. In: Butcher K, Crown L, Gentry EJ, Hockert C editors. Weights and Measures Division, Technology Services, NIST, Special Publication 1038. Department of Commerce, USA;2006.
14. SAS. The SAS System release 9.1 for windows. Institute Inc., Cary, North Carolina, United States. 2009.
15. Márquez SF. Genotecnia vegetal. Tomo I. México, DF: AGT Editor, SA; 1992.
16. Hartl DL, Freifelder D, Snyder LA. Cytoplasmic inheritance. In: Basic genetics. Jones and Bartlett Publishers, Inc. Portola Valley, CA, USA;1988:179-193.
17. Falconer DS. Introducción a la genética cuantitativa. Traducción de Fidel Márquez Sánchez, PhD. C.E.C.S.A. México, DF; 1984.
18. Milić D, Katić S, Boćanski J, Karagić Đ, Mikić A, Vasiljević S. Importance of progeny testing in alfalfa breeding (*Medicago sativa* L.). *Genetika* 2010;42(3):485-492.
19. Bakheit BR, Ali MA, Helmy AA. Effect of selection for crown diameter of forage yield and quality components in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Asian J Crop Sci* 2011;3(2):68-76. Doi:10.3923/ajcs.2011.68.76.
20. Rebetzke GJ, Richards RA, López-Castañeda C. Nuclear and maternal gene action affect selection for early vigour in wheat. In: Langridge P, *et al* editors. Proc. Aust Plant Breed Conf. Adelaide, South Australia; 1999:146-147.
21. Villegas-Aparicio Y, Hernández-Garay A, Pérez-Pérez J, López-Castañeda C, Herrera-Haro JG, Enríquez-Quiroz JF, *et al*. Patrones estacionales de crecimiento de dos variedades de alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Téc Pecu Méx* 2004;42(2):145-158.
22. Khaiti M, Lemaire G. Dynamics of shoot and root growth of lucerne after seeding and after cutting. *Europ J Agron* 1992;1(4):241-247.
23. Brown HE, Moot DJ, Teixeira EI. Radiation use efficiency and biomass partitioning of lucerne (*Medicago sativa*) in a temperate climate. *Europ J Agron* 2006;25(4):319-327.
24. Aquaah G. Conventional plant breeding principles and techniques. In: Al-Khayri J, *et al* editors. *Advances in plant breeding strategies: Breeding, biotechnology and molecular tools* 2015:115-158. Doi:10.1007/978-3-319-22521-0_5.
25. Brewbaker JL. *Agricultural genetics*. New Jersey, United States of America: Prentice-Hall, Inc.; 1964.
26. Hill J, HC Becker, PMA Tigerstedt. *Quantitative and ecological aspects of plant breeding*. London, England: Chapman and Hall; 1998.

27. Cubero JJ. Introducción a la mejora genética vegetal. 3.^a ed. España: Ediciones Mundi-Prensa; 2013.