

CAPÍTULO 18

Mejoramiento Genético de la Yuca

*Hernán Ceballos**, *Nelson Morante***, *Fernando Calle***,
*Jorge Iván Lenis***, *Gustavo Jaramillo*** y *Juan Carlos Pérez***

Introducción

Una de las inversiones más rentables de la investigación agrícola, en términos de retorno a la investigación, ha sido el mejoramiento genético de los cultivos. Se ha demostrado que el aumento en la productividad observado en los principales cereales y oleaginosas durante el siglo XX se debe, en gran parte, al mejoramiento genético de esos cultivos (Fehr, 1987).

La yuca también ha sido beneficiada por los aportes tecnológicos, particularmente en el área genética (Kawano et al., 1998); por ello, las nuevas variedades han podido satisfacer más adecuadamente las necesidades de los agricultores y de los consumidores. Colombia es la sede de uno de los pocos programas de mejoramiento genético de la yuca que hay en el mundo y esto favorece mucho a los productores de este cultivo en el país. En este capítulo se describen las metodologías empleadas en dicho programa de mejoramiento y se hace una breve descripción de sus logros más relevantes.

Reproducción Vegetativa: Ventajas y Desventajas

El término **genotipo** indica todas las características genéticas de un individuo. En gran medida, el trabajo del fitomejorador consiste en identificar individuos genéticamente deseables, es decir, los que tienen un genotipo superior.

* Ph.D., Mejoramiento, Líder del Proyecto Mejoramiento de Yuca, CIAT, Cali, Colombia.

E-mail: h.ceballos@cgiar.org

** Ingenieros Agrónomos, Proyecto Mejoramiento de Yuca, CIAT.

Ventajas

La yuca se reproduce vegetativamente. Todos y cada uno de los propágulos obtenidos en la reproducción vegetativa son genéticamente idénticos y constituyen lo que se conoce como un **clon**. Por consiguiente, cuando un genotipo deseable es identificado, se puede multiplicar y perpetuar, generación tras generación, sin que le ocurra **segregación genética**. En este sentido, la yuca y otros cultivos con reproducción vegetativa (batata o camote, papa, ñame, frutales, etc.) ofrecen una gran ventaja sobre aquellos que sólo se multiplican por medio de semilla botánica o sexual.

Desde el punto de vista genético, las variedades de yuca son, en realidad, híbridos entre dos padres seleccionados. El mejoramiento de la yuca se inicia a partir de miles de cruzamientos y continúa con un proceso bastante elaborado y costoso de evaluación (que se describirá en más detalle en el presente capítulo), para, finalmente, identificar unos pocos individuos que son genéticamente superiores. Los híbridos que se destacan son el resultado de una combinación única y específica de genes. Esa combinación específica de genes es la que le confiere a esos materiales el **vigor híbrido** que los caracteriza.

Una óptima combinación de genes dará buen vigor híbrido y el material que lo posea resultará en una variedad (cultivar que siembra el agricultor) que es exitosa. Muy pocas combinaciones de genes son sobresalientes, por lo que miles de cruces de progenitores deben evaluarse cada año. Una vez que se identifica una planta de yuca genéticamente superior, se la multiplica vegetativamente con el propósito de

hacerle llegar esa superioridad genética al agricultor.

En muchos otros cultivos en los que la reproducción no es vegetativa, el agricultor puede sembrar también materiales híbridos (maíz, sorgo, zanahoria, etc.). Estos híbridos resultan del cruce de 2 a 4 progenitores que han sido específicamente identificados porque, cuando se cruzan, producen un material destacado (como se explicó para la yuca). La semilla resultante de ese cruzamiento es la que siembra el agricultor.

Estos híbridos se identifican genéticamente con el código F_1 (primera generación filial). Ahora bien, el vigor observado en la F_1 (híbrido comercial) no puede transmitirse adecuadamente a su descendencia. Si el agricultor siembra la semilla que cosecha de la F_1 (que técnicamente se denomina F_2 o segunda generación filial), podrá observar que ésta “degeneró”. En otras palabras, el alto rendimiento, la uniformidad y otras características deseables a las que el agricultor accede cuando compra una semilla híbrida se pierden gradualmente en las sucesivas generaciones filiales. Por ello, el agricultor debe comprar semilla híbrida año tras año. El fundamento científico de esta “degeneración” es la segregación genética, a la cual se hizo mención anteriormente.

Técnicamente, lo que ocurre con la segregación genética es que los genes presentes en el híbrido F_1 son “barajados”, como cuando se mezclan las cartas en un mazo antes de ser repartidas. Cada vez que ocurre una reproducción sexual en un individuo, de cualquier especie, sucede este reordenamiento de los genes del individuo. Desde el punto de vista evolutivo, esto es crítico porque permite crear nuevas formas genéticas que son el fundamento de la evolución. Desde el punto de vista agrícola, sin embargo, esto es a veces un inconveniente, porque al “barajar” los genes para crear nuevas formas genéticas, se destruye esa combinación específica de genes que había sido tan difícil de obtener, por ejemplo, cuando se produjo la semilla F_1 de un híbrido exitoso. Una vez que se identifica un híbrido superior en cultivos como el maíz, se debe resolver el problema de perpetuarlo, porque ese cultivo no tiene la opción de la reproducción vegetativa. Aquí radica la gran ventaja de un clon respecto a un híbrido comercial común.

Para fijar un genotipo en especies como el maíz y producir la semilla que se le vende al agricultor, es necesaria la producción de líneas altamente endogámicas y su posterior cruzamiento. Este procedimiento complica y encarece considerablemente el acceso del agricultor al material híbrido. En la yuca, en cambio, una vez que la planta genéticamente superior ha sido identificada, puede ser reproducida vegetativamente, de modo que el agricultor no necesita comprar la semilla híbrida año tras año.

Desventajas

La reproducción vegetativa presenta algunos inconvenientes que conviene mencionar. La tasa de multiplicación vegetativa de la yuca es muy baja: una planta sólo produce de 6 a 10 estacas; en la reproducción sexual, en cambio, esa tasa es generalmente mucho mayor. Por ejemplo, una planta de maíz produce una mazorca que puede tener alrededor de 400 semillas: la tasa multiplicativa sería 1:400. Otra desventaja de la multiplicación vegetativa es la frecuente acumulación de enfermedades en el material de ‘siembra’, en especial las de origen viral.

Una vez que la planta adquiere un patógeno (especialmente un virus), muy difícilmente podrá librarse del mismo; por lo tanto, todas las estacas que de ella se extraigan contendrán el agente patógeno. Este hecho enfatiza la importancia de un buen manejo fitosanitario de la semilla de yuca y la necesidad de que el agricultor realice un mínimo de esfuerzo para mantener la sanidad de su material de siembra.

En el caso de la reproducción sexual, la semilla botánica generalmente está libre de patógenos virales. Otros factores adversos de la multiplicación vegetativa son que el mantenimiento de las estacas o varas debe realizarse con mucho más cuidado que en el caso de una semilla botánica. De las condiciones en que se almacena el material de siembra dependerá el vigor de las plántulas, el cual influirá en el comportamiento general del cultivo. Por estas razones, en el presente trabajo se le da especial atención al manejo de la semilla vegetativa de la yuca, cuyo estado fisiológico y sanitario maximizará los retornos debidos al agricultor. Otro inconveniente de la multiplicación vegetativa es el volumen que ocupa el material de siembra. Un camión de 10 t

puede cargar semilla de yuca para 10 ha, aproximadamente. El mismo camión transportaría semilla para 400 ha de maíz.

Factores Clave del Fitomejoramiento

El éxito de un programa de mejoramiento genético de una especie cultivada depende, principalmente, de cuatro factores:

- Continuidad en el tiempo.
- Definición apropiada de los objetivos.
- Diseño de un buen esquema de mejoramiento y su implementación adecuada.
- Disponibilidad de ambientes representativos para realizar la evaluación.

Continuidad en el tiempo

Este factor es particularmente importante para el caso de la yuca porque cada ciclo de selección es muy prolongado: requiere típicamente 5 años. Se explicarán detalles más adelante en el capítulo. En comparación, un ciclo de selección para cereales o leguminosas puede completarse en menos de un año.

El mejoramiento genético de los cultivos es un proceso continuo y gradual que requiere de varios ciclos antes de que se materialicen sus objetivos. Por lo tanto, es fundamental asegurar los recursos que garanticen la ejecución continua de estas actividades. Asimismo, los objetivos del programa deben ser relativamente estables y los cambios deben introducirse en él de una manera paulatina y cuando se haya confirmado de modo fehaciente su necesidad.

Definición de objetivos

Para la mayoría de los cultivos, incluyendo la yuca, se busca aumentar el rendimiento por unidad de área, asegurar la estabilidad de la producción para que el agricultor pueda contar con su cosecha, y mantener o mejorar la calidad del producto para que éste satisfaga las necesidades del consumidor final. La estabilidad de la producción es importante y se logra cuando el material desarrollado tiene tolerancia

o resistencia genética frente a los principales factores bióticos y abióticos que limitan la producción.

Como la yuca se cultiva por lo regular en ambientes marginales muy susceptibles a la ocurrencia de desastres naturales, como sequía o inviernos prolongados, una variedad exitosa deberá necesariamente poseer cualidades que le permitan sobrellevar éstas y otras adversidades. Cada ambiente donde se cultiva yuca tiene su propia lista de factores limitantes de la producción. En la costa norte de Colombia, por ejemplo, la ausencia de lluvias y la poca disponibilidad de agua es el principal factor abiótico limitante de la productividad. En cuanto a plagas y enfermedades, los ácaros (*Mononychellus tanajoa*, *M. caribbeana*, *Tetranychus urticae*, *T. cinnabarinus*, *Oligonychus peruvianus*), los trips (*Frankliniella williamsi*) y el gusano barrenador del tallo (*Chilomima clarkei*) representan los problemas más comunes.

En el Valle del Cauca, en cambio, no hay mayor problema en cuanto a disponibilidad de agua y esto implica que, en vez de ácaros, la principal plaga sean las moscas blancas (*Aleurotrachelus socialis* y, en menor medida, *Bemisia tuberculata*) y que en algunas zonas se presenten enfermedades como la bacteriosis (*Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*) y el superalargamiento (*Sphaceloma manihoticola*).

Todas estas observaciones se integran al proceso de mejoramiento genético para cada ecorregión, de modo que los materiales resultantes posean buenos niveles de tolerancia o resistencia contra estas adversidades. Esta actividad es fundamental, tanto para maximizar la producción, como para garantizar su estabilidad; esta última condición es esencial para la supervivencia económica del agricultor.

El material genético que se producirá debe también satisfacer adecuadamente las necesidades del usuario o consumidor final. Se pueden describir tres grandes destinos para la yuca en Colombia, que permiten definir los requerimientos específicos del cultivo.

Almidones y energía para dietas animales

El principal requisito para estas industrias es producir variedades con alto potencial de

rendimiento y alto contenido de materia seca (MS) que permitan obtener una materia prima a precios competitivos: con este tipo de material se facilita la extracción del almidón o el proceso de secado de las raíces. Las raíces amarillas serían más aptas para dietas; las blancas preferidas por la industria del almidón.

Consumo fresco

Este es el mercado tradicional de raíces frescas en galerías y supermercados. Para este destino, la yuca debe ser “dulce” (bajo contenido de glucósidos cianogénicos), con un contenido de MS intermedio y, sobre todo, con excelente calidad culinaria. El aspecto de las raíces (forma, color de la cáscara, color del parénquima o pulpa, etc.) es fundamental. La productividad, en este caso, tiene menor peso, a diferencia de la yuca destinada a la industria del almidón o a los alimentos balanceados.

Yuca procesada para alimentación humana

Esta es una industria creciente representada por las croquetas precocidas y congeladas y por las hojuelas (**chips**) de yuca frita. En estos casos, la productividad es muy importante y las características de la raíz deben ajustarse a los requerimientos de la industria. Para las croquetas, por ejemplo, las variedades deben ser “dulces”, con poca fibra y con un nivel de MS generalmente mayor que para el consumo fresco. Un nivel alto de azúcar en la raíz afecta la calidad del **chip** de yuca frita. En el Cuadro 18-1 se describen los principales criterios de selección según los usos que se le dan a la yuca en el país.

Se puede mencionar un cuarto destino de la yuca, que se distingue mucho de los anteriores y aún no está muy difundido en Colombia, pero ha sido utilizado con éxito en otros países como Cuba (García y Herrera, 1998): la **cosecha del follaje tierno**. Requiere sembrar yuca a altas densidades y cortar el follaje aproximadamente cada 4 meses.

Una vez definidos los objetivos específicos del programa de mejoramiento, éste debe implementarse a través de **un buen esquema de mejoramiento**. La complejidad de este tema recomienda tratarlo en más detalle en este capítulo.

Evaluación en localidades representativas

Finalmente, para identificar variedades de yuca de superior calidad, que se adapten a los ambientes para los que están dirigidas, es necesario hacer las evaluaciones en sitios representativos del ambiente objetivo. Hay un compromiso con el número de ambientes, que puede manejarse con la gran diversidad de situaciones que, en la práctica, encuentra este cultivo.

Para Colombia pueden citarse seis ambientes relevantes para la yuca (el nombre del departamento representativo entre paréntesis):

- Caribe subhúmedo (Atlántico)
- Caribe húmedo (Córdoba)
- Orinoquía (Meta)
- Valles interandinos (Valle del Cauca)
- Zonas altas (1800 msnm) (Cauca)
- Tierras bajas húmedas (Putumayo).

En estos seis ambientes están representadas la mayoría de las condiciones en las que se cultiva la yuca en Colombia.

Valor Agregado en los Cultivos

Tradicionalmente, la cadena productiva para el sector de alimentos ha estado fraccionada y con escasa o ninguna interacción entre sus distintos componentes. Así, el mejorador de cultivos sólo interactuaba con el agricultor que compraba sus productos; la comunicación del fitomejorador con el sector de compra/venta del producto agrícola, con el procesador y, en última instancia, con el consumidor final era, generalmente, muy limitada (Kleese, 2000).

Sin embargo, en años recientes se ha observado un creciente reconocimiento a la necesidad de integrar más los distintos componentes de una determinada cadena productiva, principio que ha influido la política de investigación agrícola del país (CONPES, 2000), para incluir la yuca dentro de la cadena avícola y porcícola. Así, los proveedores de

Cuadro 18-1. Diferentes requerimientos específicos de la yuca según su utilización final. Entre paréntesis, la importancia relativa de cada característica (1 = muy importante, 3 = menor relevancia).

Parámetro o atributo	Almidones y dietas para animales	Consumo fresco	Proceso industrial para alimentación humana
Rendimiento	(1)	(2)	(1)
Glucósido cianogénico	(3) La yuca amarga es preferida, pues no requiere tanta vigilancia	(1) Sólo se acepta la yuca 'dulce'	(1) Sólo se acepta la yuca 'dulce'
Color del parénquima	(2) Para almidones debe ser blanco. Para alimentos balanceados conviene el de color anaranjado (mayor contenido de carotenos)	(1) En general se prefiere blanco, aunque en algunas regiones las raíces amarillas tienen aceptación	(2) Por ahora se procesa yuca de raíces blancas. Los de color amarillo, sin embargo, ofrecen algunas ventajas
Aspecto externo de la raíz	(3) Una presentación indeseable implica que la yuca requerirá menos vigilancia	(1) Mientras más se parezca la raíz a la de la variedad 'Chiroza' (piel color café oscuro y corteza rosada), mejor será su precio	(3) La industria no necesita de "marcadores" para reconocer una buena yuca, pues trabaja en agricultura por contrato
Tolerancia a enfermedades y plagas de la raíz	(2) Sólo en cuanto a su efecto sobre el rendimiento	(2) Si afectan la presentación (aunque sea sólo un problema "cosmético") influirán mucho en el precio	(1) La chinche de la viruela sólo es un problema cosmético, pero afecta el precio de venta a la industria
Contenido de materia seca	(1) Mientras mayor sea, mejor. El precio del producto se ve afectado por este criterio	(3) Las variedades de consumo fresco generalmente tienen niveles intermedios de materia seca	(1) En general se prefiere alto contenido de materia seca. La proporción de azúcares puede ser importante
Calidad culinaria	(3) Se prefiere incluso un material de baja calidad pues éste no requerirá de vigilancia en el campo	(1) Criterio fundamental para este tipo de yuca	(2) Lo importante es la calidad del producto procesado. Yucas de una calidad culinaria intermedia pueden ser excelentes para esta industria

recursos genéticos están interactuando más estrechamente con los comerciantes de granos y de otros productos agrícolas, con productores pecuarios, procesadores de alimentos, comerciantes de alimentos mayoristas y minoristas, etc., con el propósito de conocer mejor las necesidades específicas de esos diferentes sectores.

En otras palabras, el mejoramiento genético de los cultivos se ha reorientado para que sus objetivos apunten de manera más precisa a las necesidades del usuario final. En mercados bien

desarrollados, los cultivos comerciales buscan satisfacer mejor las necesidades de comerciantes, procesadores y consumidores de los productos agrícolas. En los mercados menos desarrollados o en la agricultura de autoconsumo, el usuario final es principalmente el mismo agricultor. Para este caso se han desarrollado metodologías específicas de **investigación participativa** mediante las cuales se busca satisfacer mejor las necesidades del agricultor tal como él (o ella) las definen (Herrera, 1993).

Una mejor comprensión de las necesidades de los distintos consumidores le permite al mejorador identificar las oportunidades que ofrece un determinado cultivo, para hacerlo más competitivo o rentable. A su vez, este conocimiento permite definir los objetivos de la investigación no sólo desde el punto de vista del mejoramiento genético de los cultivos, sino también de otros aspectos que deben complementar la liberación de nuevas variedades. Estos principios válidos se están aplicando al cultivo de la yuca.

Algunas consideraciones sobre temas relacionados con la adición de valor a un determinado cultivo fueron detalladas por Kleese (2000). En resumen, se trata de los siguientes aspectos:

Entender las necesidades del usuario final

Este conocimiento permite identificar finalmente áreas donde existe un potencial no explotado. Hay áreas de la actividad económica en que existen barreras para el libre intercambio de la información, originadas en aspectos de propiedad intelectual; son comunes en muchos mercados de alta competitividad.

Sustituir valores vs. crear nuevo valor agregado

Las oportunidades más obvias para agregar valor a un cultivo ocurren cuando ese cultivo puede satisfacer necesidades cubiertas por otros elementos. En el caso de la yuca, la utilización de raíces amarillas (alto contenido de caroteno) reduce la necesidad del suplemento exógeno de carotenos o de colorantes en las dietas del sector avícola. Resulta igualmente en una estrategia fundamental para reducir los nefastos efectos de la deficiencia de vitamina A en humanos (Echeverri, 2001).

Otro ejemplo resalta el hecho de que, en ocasiones, el valor agregado resulta de retirar un determinado elemento de un producto, p. ej., el inositol en el maíz. A este elemento se le liga el fósforo de manera que no puede ser absorbido por las especies monogástricas. En consecuencia, el fósforo de la gallinaza y de la porquinaza en operaciones de gran magnitud, se está convirtiendo en un verdadero problema

ecológico. Una alternativa estratégica, en este caso, sería mejorar el cultivo para reducir el contenido de inositol y, por lo tanto, la cantidad de fósforo ligada al mismo; otra sería una adición de enzimas que lo degraden. El último beneficiario de estas soluciones potenciales sería el medio ambiente.

Capturar un nuevo valor agregado

Dos aspectos fundamentales sobre la introducción de cultivos con valor agregado se refiere al interés del mercado en pagar por él, y la forma en que la rentabilidad adicional será compartida por distintos actores de una determinada cadena productiva. Debe recordarse que, en cada caso, el valor agregado de un cultivo específico estará compitiendo con otras alternativas del mercado. La política que se implemente debe garantizar que la rentabilidad adicional sea adecuadamente distribuida entre los distintos actores de la cadena productiva, evitando así que sea monopolizada por uno solo de ellos.

Redefinir un valor agregado

Para el agricultor, el rendimiento ha sido la forma principal de establecer el valor de la mayoría de los cultivos comerciales. Lo ideal es que se agregue un valor sin que se deteriore la productividad del cultivo. En el caso de la yuca, un mayor contenido de MS y un incremento del contenido de carotenos en las raíces permiten aumentar el valor sin que ocurra necesariamente una disminución en la productividad. En el caso más simple habría paridad en la productividad; ¿quién definiría entonces la magnitud del incremento en el valor del cultivo y cómo lo haría? Se reconoce aquí la necesidad de que el consumidor o el procesador estén dispuestos a pagar más por un producto que les resulta más útil para satisfacer sus necesidades. Si no existe este incentivo, entonces el agricultor no verá la necesidad de adoptar una nueva variedad.

Este ha sido el caso de los maíces de alta calidad proteica (QPM, por su sigla en inglés). Este maíz fue mejorado para que con rendimiento y calidad del grano similares al maíz normal, pudiera ofrecer mayor disponibilidad de dos aminoácidos esenciales: lisina y triptofano (Vasal, 2000). Estos maíces no han sido muy utilizados porque la industria de alimentos no

estaba dispuesta a pagar un mejor precio por un producto que respondiera a una necesidad.

En el caso de la yuca, la industria almidonera con frecuencia paga un mejor precio por raíces con mayor contenido de MS.

¿Funciona la tecnología?

Es claro que el mejoramiento genético de los cultivos mejora su calidad nutricional. El maíz tiene variantes de alto contenido de aceite (Dudley et al., 1974) o de alta calidad proteica (Vasal, 2000) que demuestran claramente este hecho. Respecto a la yuca se puede mencionar la adición de carotenos (Chávez et al., 2000), y en el frijol, la del hierro y del zinc (Beebe et al., 2000). ¿Significa esta mejora una modificación en dichos cultivos suficientemente grande que se refleje en un cambio en su valor comercial?

En casos específicos, la respuesta a estos interrogantes es más difícil de obtener. Por ejemplo, en la comercialización de cultivos transgénicos (maíz y algodón) con el gen de la entomotoxina del *Bacillus thuringiensis* (Bt), intervienen numerosos factores que influyen en el valor comercial final de dichos cultivos. La producción del cultivo (y el agricultor) se benefician por una reducción en la necesidad de aplicar agroquímicos para el control de los insectos, ya que son debidamente controlados por el gen Bt. El ambiente también se beneficia porque es menor la intervención indiscriminada por parte del agricultor. Sin embargo, la opinión pública ha sido manipulada y, en muchos casos, la polémica de los cultivos transgénicos se aleja de lo específicamente técnico y científico a aspectos más filosóficos y políticos; por tanto, se distorsiona el verdadero valor que dichos productos pueden adquirir.

Los cultivos transgénicos tienen un enorme potencial para ofrecer un valor agregado a distintos cultivos. Se puede, por ejemplo, pensar en modificar la calidad del aceite de un cultivo oleaginoso para que tenga efectos beneficiosos para la salud humana (p. ej., menor proporción de la fracción saturada); se puede alterar genéticamente el cultivo del arroz ("golden rice") para incrementar su contenido de caroteno y hierro (Ye et al., 2000); es posible reducir el

contenido de amilosa de la yuca (Munyikwa, 1997) para producir una yuca cerosa o "waxy" que tendría un enorme potencial en la industria de almidones. Otra intervención en yuca, utilizando transformación genética, ha sido para incrementar el contenido de proteínas en las raíces (Zhang et al., 2001). Además del innegable incremento en el valor del cultivo desde el punto de vista biológico, hay que considerar aspectos de tipo psicológico que intervendrán para definir el valor final del cultivo para la sociedad.

Preservar el valor agregado

Este es también un aspecto relevante. En productos cuyo mayor valor agregado es fácilmente detectable (por ejemplo, la coloración anaranjada de las raíces de yuca que tienen mayor contenido de carotenos) su manejo es sencillo. Otras características son de difícil detección. Tal sería el caso, por ejemplo, del frijol con altos niveles de hierro y zinc, o del maíz de alta calidad proteica. En estos casos, puede necesitarse una cadena de comercialización independiente que preserve la identidad del producto cuyo valor agregado sea mayor. Ahora bien, esta necesidad causaría un encarecimiento de los costos de comercialización.

Libertad de operar

Se trata, principalmente, de la creciente cantidad de restricciones legales que se originan en derechos de propiedad intelectual de distintos productos (genes, procesos, enzimas, etc.). Se refiere también al vacío en la legislación de numerosos países sobre la utilización de organismos genéticamente modificados. En países como Argentina, Canadá, China, E.U., la reglamentación para la producción y utilización de esos organismos es más bien laxa. En otros países (principalmente de Europa), la producción, comercialización y utilización de alimentos derivados de cultivos genéticamente modificados está altamente restringida. Esto contrasta, irónicamente, con la producción y uso de drogas y medicamentos obtenidos también por técnicas de transformación genética, que no han generado tanta polémica como en el caso de los productos agrícolas.

Floración de la Yuca y Obtención de su Semilla Sexual

Como se describió en el Capítulo 2 (morfología de la planta), la yuca es una especie monoica que posee flores estaminadas (masculinas) y flores pistiladas (femeninas) en la misma inflorescencia (Figura 2-5). El proceso de mejoramiento genético de los cultivos requiere, como etapa esencial, la producción de nuevos genotipos que sean superiores a los disponibles en un momento dado. Estos nuevos genotipos se obtienen del cruzamiento entre progenitores que han sido seleccionados porque presentan una o más características deseables. Un cruzamiento consiste en ayudar a que el polen de una flor masculina proveniente de uno de los progenitores se deposite en los estigmas de una flor femenina de otro progenitor.

En cruzamientos dirigidos se manipulan directamente las flores, de modo que hay mayor control sobre la polinización. Ocasionalmente, el investigador decide hacer autopolinizaciones en las que el polen de una planta se deposite en la flor femenina de la misma planta. Esta operación se realiza sólo con propósitos de investigación y muy rara vez daría origen a una variedad comercial. Es posible, sin embargo, que en el futuro cercano se comience a utilizar más intensamente, tal como se describe al final del presente capítulo.

En yuca, la floración siempre va acompañada por la ramificación del tallo, de tal manera que los cultivares que no ramifican tampoco florecen. Las plantas florecen, de preferencia, durante los días cortos del año (Jennings, 1970). La floración en esta especie es un proceso muy variable, influido por factores tanto genéticos; hay variedades que rara vez florecen, mientras otras lo hacen abundantemente, como ambientales: la misma variedad puede no florecer en tierras bajas, pero lo hace de manera exuberante en zonas de altura media. Por lo tanto, la producción de semilla botánica en un programa de mejoramiento genético es muy variable y depende mucho del tipo de progenitores que se desee cruzar, así como de la localidad y la época en que se realizan las polinizaciones.

Después de la polinización y la consiguiente fertilización, el ovario se desarrolla para formar

el fruto el cual, pasados unos 3 meses, logra su madurez. El fruto es una cápsula dehiscente y trilobular de forma ovoide o globular, de 1.5 a 2 cm de diámetro, que tiene seis aristas longitudinales estrechas y prominentes (Figura 18-5). La cápsula es dura y cada uno de sus tres lóculos contiene una semilla. Las semillas son elípticas, de color café o gris, con moteado negro o café, lo que depende de la variedad madre (Figura 2-6).

La producción de semilla sexual (o botánica) de yuca en el CIAT comprende varias etapas. El conocimiento del sistema de floración de las plantas ayuda al manejo del proceso de producción con un máximo de eficiencia. Además de la selección de padres, las etapas del proceso son:

- hibridación o cruzamiento;
- recolección de la semilla y su correcta codificación;
- almacenamiento y tratamiento;
- sistema de siembra elaborado.

Hibridación

El tamaño relativamente grande de las flores hace que la polinización controlada en la yuca sea fácil y sencilla. Las flores femeninas abren, generalmente, de 10 a 14 días antes que las masculinas, desarrolladas en la misma inflorescencia. Es común, sin embargo, que flores femeninas y masculinas de diferentes racimos de la misma planta florezcan al mismo tiempo, lo que permite hacer las autopolinizaciones. La apertura de las flores ocurre generalmente en las horas del medio día.

Durante la polinización libre de las flores se pueden obtener semillas que provienen de autopolinizaciones y de polinizaciones cruzadas, en una proporción que depende del genotipo, del diseño de siembra y del tipo de insectos presentes en la zona y en la época de floración. Con algo de práctica y basados en el color y la forma de la flor, es posible predecir las flores femeninas o masculinas que abrirán durante el día. Un método más efectivo es desprender uno de los tépalos de la flor que aún no esté abierta y observar la base de tépalo: cuando se presenta allí una gota de néctar, la flor abrirá ese día (Figura 18-1).



Figura 18-1. Flor femenina: una gota de néctar en un tépalo indica que está receptiva para ser polinizada.

Cuando se cruzan dos progenitores distintos, la progenie producida constituye una familia comúnmente denominada F_1 . Por la alta heterocigocidad (heterogeneidad genética presente en un individuo) de la yuca, cada semilla producida en un cruzamiento F_1 genera una planta genéticamente distinta, que tiene potencial para producir una nueva variedad. Por consiguiente, se puede fácilmente introducir (y manejar) una gran variabilidad genética mediante estos cruzamientos; esta variabilidad, a su vez, permite la selección de individuos genéticamente superiores. Ahora bien, la producción de grandes cantidades de semilla es una tarea laboriosa y, generalmente, costosa. En el esquema de mejoramiento de yuca del CIAT se emplean dos tipos de cruzamientos para la obtención de semilla: los controlados y los abiertos (o policruzados).

Cruzamientos controlados

En este caso, ambos progenitores (femenino y masculino) son conocidos, de modo que las progenes producidas constituyen una familia de **hermanos completos**. Los padres seleccionados se organizan en bloques de cruzamientos separados y las polinizaciones se dirigen, principalmente, entre variedades de una misma zona de adaptación. También se hace polinización entre variedades de diferentes zonas para transferir y recombinar características específicas, aumentar la **plasticidad** de los materiales, tener una mayor área de adaptación o mejorar la estabilidad de la producción.

En estos cruzamientos se utilizan de 10 a 20 plantas por genotipo seleccionado como progenitor, sembradas en líneas y con distancias entre plantas de 1 m y de 2 m entre líneas. Esta última facilita la circulación de las personas que observan y seleccionan las flores que están listas para ser polinizadas cada día. Para hacer las polinizaciones, en horas de la mañana se escogen flores femeninas que estén receptivas ese día y se cubren con bolsas de tela (20 x 25 cm) para protegerlas del polen extraño después de que abran. Las flores masculinas próximas a abrir se recolectan ese mismo día por la mañana y se depositan en frascos de plástico o de vidrio identificados con el nombre de la variedad (Figura 18-2). Las flores abrirán dentro del frasco en las horas del medio día.

La polinización se lleva a cabo descubriendo las flores femeninas y frotando suavemente las anteras de las masculinas, con el polen, sobre el estigma de la flor femenina (Figura 18-3). Con una misma flor masculina se pueden polinizar hasta tres flores femeninas distintas. Las flores así polinizadas se identifican con marbetes en los cuales se anota el cruzamiento (que permite



Figura 18-2. Frasco de plástico utilizado para almacenar flores masculinas desde su recolección en la mañana hasta su utilización a medio día.



Figura 18-3. Procedimiento empleado en los cruzamientos controlados de yuca.

conocer el origen del polen), la fecha y el número de flores polinizadas (Figura 18-4). Las flores femeninas de un mismo racimo que no hayan abierto al momento de la polinización se eliminan, con el fin de evitar que posteriormente se confundan con las que sí han sido polinizadas. La información de todos los cruzamientos de un día se tabula y se pasa luego a un sistema de tarjetas o a uno electrónico. De



Figura 18-4. Etiquetas usadas para identificar los distintos tipos de polinización y las bolsas con que se cubren las flores y los frutos.

este modo se pueden organizar los cruzamientos, primero por el progenitor femenino y después por el masculino, siguiendo un orden alfanumérico asignado a cada clon que haya sido utilizado como progenitor.

Las flores polinizadas se pueden cubrir inmediatamente con una bolsa de tela o de papel. Se pueden dejar descubiertas ya que, aparentemente, la frecuencia de contaminación, con otras fuentes de polen de las flores que se dejan expuestas es muy baja o nula. Se ha observado que cuando las flores se cubren después de la polinización, el porcentaje de frutos formados disminuye con frecuencia, posiblemente porque el aumento de temperatura dentro de la bolsa alcanza a “quemar” la flor. Pasadas 3 semanas, los frutos formados se deben cubrir con bolsas de tela para evitar el ataque de la mosca de la fruta (*Anastrepha pickeli*) y también para recoger las semillas cuando ocurra la dehiscencia de las cápsulas (Figura 18-4). Los frutos alcanzan la madurez, aproximadamente, 3 meses después de la polinización.

Cruzamientos abiertos (policruzamientos)

En la polinización abierta, únicamente el progenitor femenino se conoce porque el polen puede provenir de cualquiera de las plantas circundantes. Existe, por ello, la posibilidad de que, ocasionalmente, ocurran autopolinizaciones. La progenie que resulta de la polinización abierta de un mismo progenitor femenino constituye una familia de **hermanos medios**, ya que no se tiene certeza del progenitor masculino. Las plantas de esta familia tienen algunas similitudes fenotípicas, pero menos que las de los hermanos completos provenientes de cruzamientos controlados.

Se puede coleccionar semilla proveniente de polinización abierta de cualquier cultivo de yuca, pero se sabe que existe una mezcla de numerosos materiales genéticamente diferentes. Hay distintos métodos para aumentar la posibilidad de que la fuente de polen sea la deseada. El procedimiento más común es plantar un conjunto de clones seleccionados en bloques aislados, para que se crucen exclusivamente entre ellos y no con polen de variedades indeseables. En la semilla recolectada de plantas individuales se mantiene

el registro del progenitor femenino. Tal sistema se llama “policruzamiento”.

En el CIAT se utiliza un sistema de bloques de policruzamientos, en el cual se sigue un arreglo espacial diseñado para favorecer una polinización homogénea entre las variedades incluidas. Los planos de campo para las parcelas de policruzamiento siguen la metodología propuesta por Wright en 1965.

Este diseño permite la misma posibilidad de cruzamiento a las variedades seleccionadas, con un distanciamiento de siembra de 1.5 m entre plantas y 2 m entre líneas. Para asegurar que los cruzamientos se realizan entre las variedades que se desea cruzar, estos bloques se rodean con barreras de plantas andro-estériles (de 8 m de ancho) plantadas a 1 m entre plantas y 1 m entre líneas. Estas barreras reducen el flujo de polen de un bloque a otro y disminuyen la posibilidad de que el polen de plantas indeseables intervenga en la polinización.

Los frutos generados por este sistema se recogen cuando tienen suficiente madurez fisiológica, o sea, alrededor de 2 meses después de la fecundación. En ese momento, los frutos presentan un color verde opaco debido a la pérdida de su brillo natural. Posteriormente, la cáscara se desprende con facilidad de la cápsula del fruto porque comienza la deshidratación, y las aristas se van separando hasta desprenderse totalmente, momento en que la cáscara toma un color café (Figura 18-5).



Figura 18-5. En el sentido de las agujas del reloj, frutos de 1, 2 y 3 meses después de la polinización; abajo, semillas de yuca.

Recolección de la semilla y codificación de cruzamientos

Los frutos secos y seccionados dentro de bolsas previamente colocadas se recogen del campo y se selecciona la semilla retirando todos los residuos de cáscara. La semilla proveniente de cruzamientos se organiza, primero, según el orden del progenitor femenino, y luego por el progenitor masculino; cuando proviene de polinización abierta, se ordena por el progenitor femenino, que es el único conocido. La semilla obtenida se somete a prueba de densidad en una solución de hipoclorito de sodio al 2%, para descartar aquellas de baja densidad o que no son viables y, además, para hacer una desinfección de aquellos patógenos que eventualmente estén adheridos al exterior de la semilla.

Códigos

Para facilitar el manejo de los datos, se asigna un código a cada cruzamiento, de acuerdo con los progenitores en cuestión. El CIAT utiliza un código de dos letras para indicar el tipo de cruzamiento y los progenitores empleados. En cruzamientos controlados han utilizado desde hace tiempo diferentes siglas como CG o CM. En los cruzamientos dirigidos a partir del año 2001 se han comenzado a usar las siglas GM. Después de las letras sigue un grupo hasta de cuatro dígitos que contiene el registro consecutivo de los cruzamientos efectuados en el CIAT. Este número identifica a la familia de hermanos completos que tiene en común los mismos progenitores. Por ejemplo, la familia CM 6740 identifica a toda la progenie derivada del cruzamiento entre MCOL 1505 y MPAN 51. El mismo cruzamiento puede realizarse durante varios años; ahora bien, si se utilizan los mismos progenitores, la progenie producida siempre tendrá el mismo código, sin que importe el año en que aquel se realice.

Cada individuo de una familia de hermanos completos es genéticamente diferente; por ello, los individuos de una misma familia se distinguen por un guión seguido de un número consecutivo. Por ejemplo, CM 6740-7 identifica el clon recientemente liberado como “Reina”. Además, de CM 6740-7 se obtuvieron varios individuos dentro de esa familia, pero sólo el séptimo se distinguió lo suficiente como para ser liberado como una nueva variedad. Otro ejemplo

interesante es el de la familia CM 3306, que produjo una excelente progenie que condujo a la liberación de la variedad ICA-Negrita (CM 3306-4) y, más recientemente, otra de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA), la CM 3306-19. Asimismo, el clon CM 3306-9 mostró un comportamiento excepcional en la Guajira frente a condiciones de severo estrés hídrico, típicas de esa región.

En polinización abierta

Cuando la semilla proviene de polinización abierta se usaron las siglas SG primero, y actualmente las siglas SM. Estas letras también van seguidas de cuatro números que representan un índice consecutivo, el cual identifica una determinada parcela de policruzamiento (es decir, un mismo grupo de progenitores) y la madre de la cual se obtuvo la semilla. Por ejemplo, SM 1219 identifica toda la progenie derivada de la madre CG 1450-4 que participó en la parcela de policruzamientos del año 1987. El código, por lo tanto, identifica no sólo al progenitor femenino del que se deriva esta familia de hermanos medios, sino también al grupo de individuos entre los que se encuentran los progenitores masculinos.

Igual que en los cruzamientos dirigidos, el código de familia de hermanos medios va seguido de un guión y de un número que distingue los distintos individuos que componen la familia. Por ejemplo, el clon SM 1219-19 se destacó entre sus hermanos medios por su superioridad en ambientes de valles de alturas intermedias. Al contrario de lo que sucede en los cruzamientos controlados, los distintos individuos de una familia SM pueden tener diferentes progenitores masculinos.

Almacenamiento y tratamiento de semilla

La semilla botánica de yuca almacenada a la temperatura del ambiente mantiene una alta viabilidad alrededor de un año después de la cosecha. En el almacenamiento a mediano plazo (hasta varios años), se conserva a un rango de 5 a 10 °C y a 60% de humedad relativa.

Las semillas se empaquetan en sobres pequeños y se identifican con el nombre del cruzamiento, el nombre de los padres, la fuente de la semilla,

la fecha de cosecha de los frutos y el número de semillas que contiene la bolsa. Durante el almacenamiento, la semilla se trata con fungicidas e insecticidas; además, algunas veces se ha recomendado el tratamiento de un horno seco a un rango de 55 a 60 °C por 10 a 14 días, para eliminar el riesgo potencial de plagas y de patógenos de la semilla. Tal tratamiento ayuda también a romper la latencia que tiene la semilla de yuca hasta 2 meses después de la cosecha.

Sobre las condiciones óptimas de almacenamiento de la semilla existe poca información. Se ha observado que, bajo condiciones ambientales, la germinación se reduce drásticamente después de 2 años de cosechada la semilla y llega a ser casi nula hacia el tercer año (Kawano, 1978). Sin embargo, Martín y Ruberte (1976) encontraron que el almacenamiento en seco (en cloruro de calcio) y en condiciones de laboratorio, produciría buena germinación aun después de almacenar la semilla más de 2 años. En el Instituto Internacional de Agricultura Tropical (IITA), en Nigeria, en 1979, un estudio de germinación de semillas almacenadas por más de 7 años a 5 °C y 60% de humedad relativa, no indicó ninguna disminución de la viabilidad de semillas que tenían entre 0 y 7 años de edad.

Siembra de la semilla sexual y trasplante de plántulas

Como se mencionó anteriormente, el manejo de la semilla sexual requiere ciertos cuidados especiales, particularmente en las primeras etapas de desarrollo de la plántula. Debe considerarse primero la época en que se siembren las semillas.

Siembra. Normalmente, la siembra en bandejas debe hacerse de 6 a 8 semanas antes de la fecha en que se iniciará el cultivo en la zona, de modo que el trasplante al campo coincida con esa época. Si hay varias épocas de plantación se puede escoger la que sea más conveniente o tenga más importancia relativa de cada región.

La semilla se siembra en bandejas (Figura 18-6), en bolsas plásticas o en una cama preparada en el campo. El porcentaje de germinación, cuando la siembra se realiza directamente en el campo, es más bien bajo; por



Figura 18-6. Bandeja utilizada para la siembra de semilla botánica de yuca; las plántulas permanecen en ella hasta su trasplante al campo.

tanto, se debe evitar esta práctica en lo posible. Deben preferirse las bandejas con compartimentos individuales para cada plántula. Un tamaño ideal de compartimento es el de alrededor de 3 x 3 x 6 cm (profundidad). También se pueden utilizar bandejas sin separaciones, aunque se debe tener cuidado de mantener la identificación exacta de cada semilla.

El medio de siembra empleado en las bandejas, ya sea suelo o una mezcla artificial, debe ofrecer un buen drenaje y estar libre de insectos, patógenos o semillas de malezas. Para mayor seguridad, se recomienda esterilizar el suelo con vapor o con fumigación. El medio debe estar bien equilibrado en nutrientes y tener, especialmente, un nivel adecuado de fósforo. Después de preparar las bandejas (o llenar las bolsas) con el medio (suelo) se siembran las semillas sistemáticamente a una profundidad de 1 a 1.5 cm. Se recomienda ordenar los paquetes de semilla en orden ascendente según su código, y sembrarlas siguiendo dicho orden. Cada familia se identifica con una estaquita plástica o de madera en la que se escribe el respectivo código.

La semilla de yuca tiene requerimientos específicos para su germinación, que puede ser muy baja si aquellos no se cumplen. Los dos más importantes son: temperatura apropiada y buena humedad del medio.

El régimen óptimo de temperatura alterna es entre 25 y 35 °C (noche/día), si se trabaja en un sitio donde se pueda controlar la temperatura; de lo contrario, en un invernadero o en casa de malla se alcanzan temperaturas hasta de 38 °C durante el día. El medio se debe mantener húmedo, pero no saturado con agua, y las plantas crecen mejor con el sol a intensidad normal, sin sombra.

Trasplante al campo

Entre 6 y 8 semanas después de la siembra de las semillas o cuando las plántulas tengan, en promedio, 20 cm de altura, éstas se trasplantan al campo. El suelo debe estar bien preparado y es preferible que tenga caballones. La distancia para plantar depende del sistema de selección que se implemente. En cada sitio de trasplante se hace un hueco pequeño. Se deben extraer las plántulas de la bandeja causando el mínimo daño posible a las raíces y se hace el trasplante en el mismo orden que la siembra de la semilla, o sea, en orden ascendente según el número del cruzamiento. La forma más fácil de hacer el trasplante es en **serpentina**, plantando a lo largo del campo y retornando en dirección opuesta. Entre cruzamientos diferentes se deja un espacio libre donde se coloca una estaca con la identificación de los mismos.

Si el suelo no tiene suficiente humedad en el momento del trasplante, es recomendable regar individualmente cada plántula. Durante el primer mes, hasta que las plantas se establezcan bien, hay que mantener el suelo con buena humedad. Durante este período de establecimiento, las plántulas son muy susceptibles al daño causado por insectos trozadores, babosas y otros agentes adversos, por lo que se requieren revisiones continuas y frecuentes tratamientos de protección. En áreas donde los trips pueden causar daño hay que proteger las plantas con un insecticida en los primeros meses, pues las plántulas jóvenes no forman pubescencia, que es la forma más común de resistencia, en las hojas del cogollo.

Durante el ciclo de crecimiento se llevan a cabo las prácticas normales de cualquier ensayo de yuca. Sólo durante los primeros 2 ó 3 meses, las plantas derivadas de semilla sexual son más delicadas que las provenientes de estacas; después de este período, estas plantas logran un desarrollo casi normal.

Mejoramiento Genético de la Yuca en Colombia

Se describe aquí brevemente el proceso de mejoramiento genético de la yuca, apuntando a ambientes específicos de Colombia. En esta sección, el lector podrá entender mejor el esquema complejo de mejoramiento de la yuca y la necesidad de disponer de recursos adecuados en forma continua.

Selección de padres para cruzamientos

Una de las principales decisiones que se toman en el mejoramiento genético de los cultivos es la elección de los materiales que serán empleados como padres para obtener nuevas variedades, cuyo potencial productivo sea mayor y cuya adaptación a las condiciones ambientales donde serán cultivados sea la más adecuada. El CIAT tiene el enorme privilegio de ser el depositario del Banco Mundial de Germoplasma de Yuca. Este Banco obtiene más de 6000 variedades provenientes de África, Asia y América, que representan una gran parte de la variabilidad genética, no sólo de *Manihot esculenta*, sino también de numerosas especies silvestres de las que se pueden extraer valiosos genes. Los materiales de este Banco de Germoplasma son contribuciones de muchos países y se consideran patrimonio de la humanidad; su utilización permite desarrollar materiales no sólo para Colombia sino también para el resto del mundo.

No toda la variabilidad genética del Banco es aprovechable, pues muchas de las variedades contenidas en él carecen de las características que las hacen aptas para ser consideradas como progenitores. Sin embargo, se conserva esa variabilidad como una forma de garantizar la competitividad o la utilidad futura del cultivo, en caso de que ocurriera algún fenómeno nuevo que las variedades actuales no pudieran superar. Se trata, específicamente, de la posibilidad de que una nueva enfermedad o plaga haga una aparición repentina. Sólo entonces algunos materiales, que hasta el momento no ofrecían ventaja alguna, pueden convertirse en un valioso recurso genético.

Un hecho reciente puede servir para ilustrar la importancia estratégica de los Bancos de Germoplasma. En varias regiones de los

departamentos de Cauca, Valle del Cauca y Tolima, el problema de las moscas blancas ha ido evolucionando de manera gradual y constante en los últimos años, hasta convertirse en una verdadera limitante de la producción en esas regiones.

Como una reacción ante este creciente problema, el CIAT comenzó a evaluar materiales del Banco de Germoplasma, con la esperanza de encontrar uno que pudiera ofrecer algún tipo de resistencia o tolerancia a las moscas blancas. Pudo detectarse así una variedad proveniente de Ecuador (MECU 72) que poseía un excelente nivel de resistencia contra estos insectos (Bellotti et al., 1999). Se confirmó posteriormente que la resistencia presente en MECU 72 es del tipo antibiosis. A partir de este descubrimiento y con el apoyo del Gobierno de Colombia (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADR), esa variedad ha sido incluida como progenitor en los cruzamientos destinados a los valles interandinos, región donde con más frecuencia se ha presentado este problema. La antibiosis de MECU 72 es la primera fuente de resistencia reportada en los cultivos que son afectados por moscas blancas.

Además de los materiales del Banco de Germoplasma, se utilizan también, y en una gran proporción, clones de yuca provenientes del programa de mejoramiento genético que empezó en el CIAT a comienzos de la década de 1970. Muchos de los genotipos elegidos como progenitores se caracterizan por su alta productividad de MS (por ejemplo, MTAI 8, SM 1565-15 y SM 1219-9).

Otros progenitores presentan una excelente calidad para la industria de alimentos procesados para consumo humano (MPER 183 y SM 1460-1), reconocida capacidad combinatoria para producir buenas progenies (SM 805-15 y SM 1565-17) o características especiales como la resistencia a la pudrición de las raíces (CM 4574-7). Desde el año 2000 se incluyeron con más frecuencia en el programa los materiales cuya pulpa tiene una intensa coloración amarilla que indica un alto contenido de carotenos; esta importante modificación se introdujo en la yuca recientemente. Es posible que estos materiales tengan un destino específico en la industria, por las siguientes ventajas:

- no presentan necesariamente altos niveles de HCN y reducen así el problema del secado de la yuca en la industria de concentrados;
- tienen mayor valor nutritivo;
- la presentación del producto resulta más atractiva para la industria de pasabocas (**chips** de yuca frita).

Otra novedad de los progenitores que serían utilizados en la producción de nuevos genotipos es la introducción de materiales de Africa (del IITA) que poseen resistencia al mosaico africano de la yuca (ACMV, por su sigla en inglés). Esta enfermedad, por fortuna, no está presente en las Américas pero su insecto vector (*Bemisia tabaci*) ha sido detectado recientemente en Brasil, Ecuador, República Dominicana y Puerto Rico y se alimentaba de yuca (Bellotti et al., 1999). Por lo tanto, se considera prudente iniciar el proceso de la introducción de la resistencia a esta severa enfermedad antes de su eventual aparición. Es importante destacar que las variedades americanas de yuca son muy susceptibles al ACMV.

No se puede hacer selección por resistencia puesto que la enfermedad no está presente; se usarán, por tanto, marcadores moleculares identificados en el CIAT. Los materiales introducidos para este proyecto provienen del rescate de embriones de semilla sexual; hay seguridad, por tanto, de que no existen riesgos de introducir, por descuido, la enfermedad en el país. Ya se mencionó que las enfermedades virales no se transmiten a través de la semilla botánica. Se han tomado, además, medidas especiales de prevención fitosanitaria.

Plantas obtenidas de semilla botánica y selección de progenies

Una vez producidas las semillas recombinantes de yuca, las progenies que ellas representan deben ser evaluadas para seleccionar, entre ese número masivo de genotipos, los pocos que superen en una o muchas características los mejores materiales actualmente disponibles. Este proceso es lento, costoso, pero sumamente importante: permite reducir, de manera gradual, el número de genotipos por evaluar y, al mismo tiempo, aumentar la cantidad de 'semilla' vegetativa para las sucesivas evaluaciones o multiplicaciones.

La yuca se caracteriza por una notable interacción **genotipo por ambiente** que genera una marcada especificidad en la adaptación de las variedades a las condiciones ambientales. Por ejemplo, las variedades del Caribe subhúmedo no se adaptan, generalmente, al Caribe húmedo o a los Llanos Orientales de Colombia. Por lo tanto, es importante que la selección se haga en cada región ecológica. En este sentido, el país está muy favorecido por el hecho de que el CIAT realiza gran parte de sus actividades de selección en Colombia. Esto garantiza una excelente adaptación del germoplasma de yuca a las condiciones ambientales prevalentes. El CIAT, por su parte, resulta muy favorecido por contar con ambientes tan contrastantes dentro de un mismo país como los que ofrece Colombia.

Para cada ecorregión se hace un esquema de evaluación propio. La Figura 18-7 ilustra la manera como se realizan estas evaluaciones en la actualidad.

A. Etapa F_1 : siembra y trasplante

Las plántulas derivadas de semilla sexual o botánica se mantienen en casas de malla para evitar una posible transferencia de enfermedades, como el **cuero de sapo**, que son posiblemente transmitidas por moscas blancas (se sospecha que por *Bemisia tuberculata*); las plántulas son trasplantadas al campo a los 2 meses de edad.

El trasplante se hace en lotes aislados para mantener los materiales tan libres como sea posible de vectores de enfermedades, particularmente de las moscas blancas; así se reduce al máximo la probabilidad de que contraigan enfermedades transmisibles. A los 10 meses, estas plantas se cosechan y de ellas se obtienen ocho estacas o 'cangres'. Todas las estacas de una misma planta se juntan en un paquete, se identifican adecuadamente y así se transportan a la zona de adaptación específica (por ejemplo, Caribe subhúmedo). Al colectar las estacas se revisan las raíces para comprobar que no tengan síntomas de enfermedades como el **'cuero de sapo'**. Las ocho estacas se plantan en surcos individuales (diseñados para ocho plantas) en ensayos denominados **Campos de observación**.

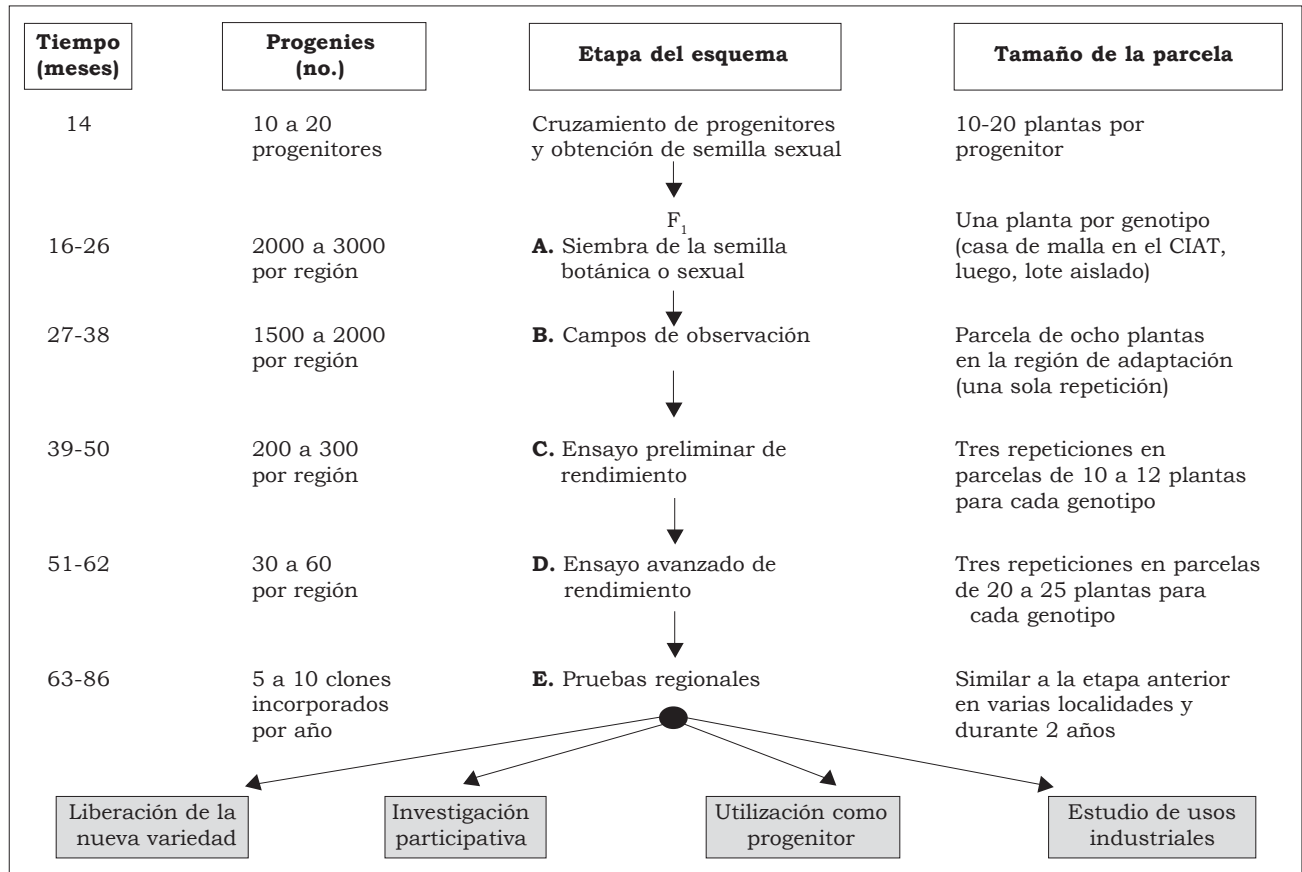


Figura 18-7. Esquema básico de mejoramiento de yuca que se aplica en cada una de las regiones típicas de producción de yuca en Colombia.

B. Campos de observación

En esta etapa se aprecia la enorme variabilidad genética obtenida de tantos cruzamientos entre los progenitores seleccionados. Para explotarla, es necesario evaluar un número muy grande de familias segregantes. En la actualidad se plantan entre 1500 y 2000 familias en estos ensayos, y se espera que muchas presenten diferentes características que las hacen indeseables. Por ello, en esta etapa se efectúa una selección muy estricta que reduce hasta un rango de 200 a 300 los clones que pasarán a la siguiente etapa de evaluación y selección. Cada genotipo está representado por un número relativamente pequeño de plantas (hasta ocho) plantadas en una sola repetición; por ello, la selección en los campos de observación se basa, principalmente, en características altamente heredables, como el tipo de planta, el contenido de MS de las raíces, la capacidad de producir raíces de almacenamiento, el índice de cosecha, la resistencia a insectos o enfermedades específicos y otros.

Las Figuras 18-8 y 18-9 ilustran la variación que puede observarse entre las familias evaluadas en un campo de observación. En la Figura 18-8 (Santo Tomás, Atlántico) se observa



Figura 18-8. Campo de observación de Santo Tomás, Atlántico, en el que se aprecia la variación en la capacidad de retención de hojas de las plantas.

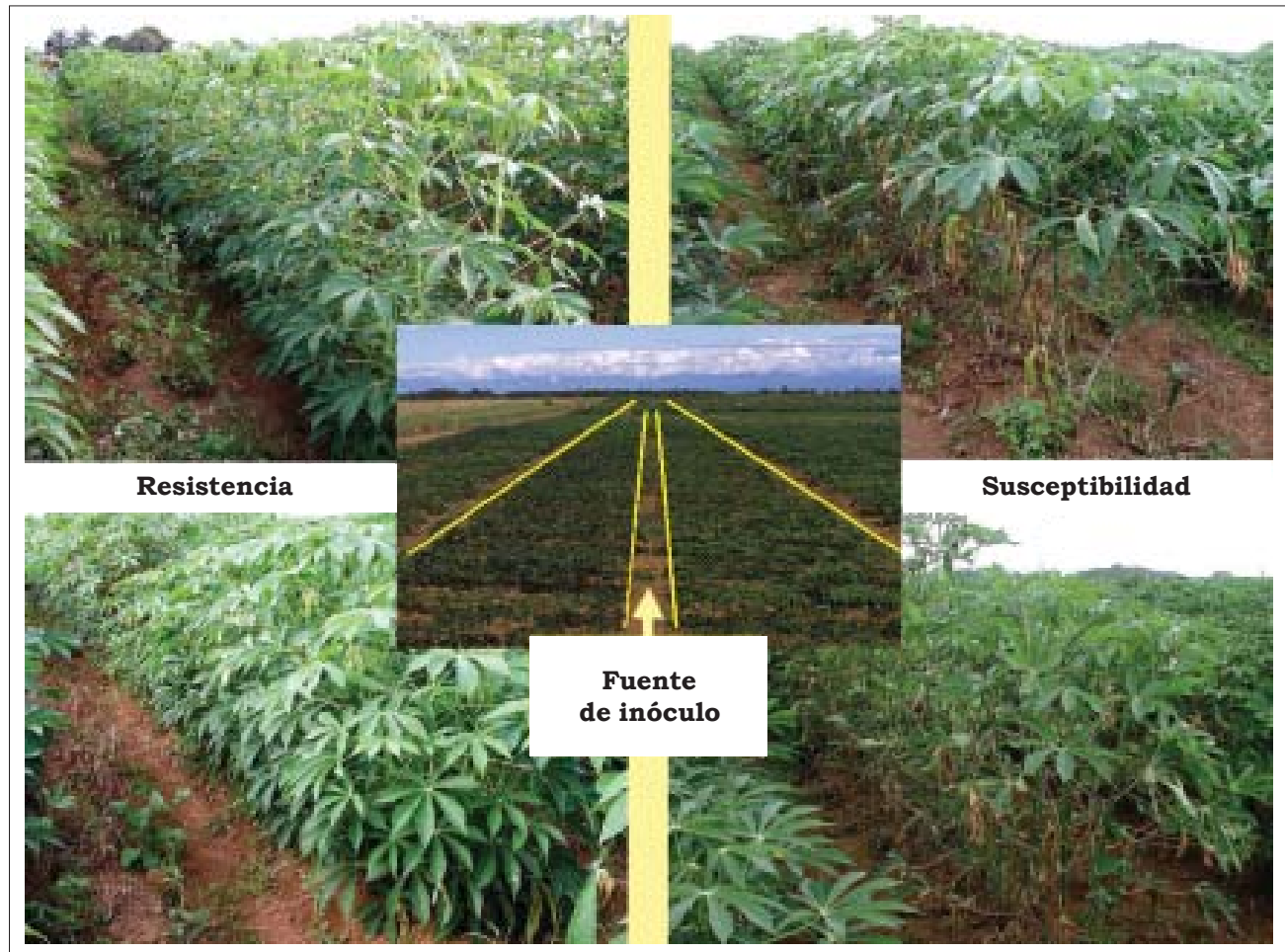


Figura 18-9. Campo de observación de CORPOICA-La Libertad, Villavicencio, Meta, en que se muestra la resistencia y susceptibilidad a las enfermedades foliares.

que en algunas familias, a los 5 meses de edad, las hojas tienden a desprenderse con bastante rapidez durante el desarrollo de la planta, ya sea por causas genéticas o por la presencia de factores bióticos o abióticos que las afectan; otras familias, en cambio, retienen sus hojas durante un período más largo. Se ha observado que esta capacidad de retención de las hojas favorece el rendimiento de MS de estas familias en aproximadamente 2 t/ha adicionales, cuando se hizo la cosecha 6 meses más tarde. En la Figura 18-9 (CORPOICA-La Libertad, Villavicencio, Meta) se ilustra la segregación por resistencia a enfermedades foliares típicas de la Orinoquia (bacteriosis y superalargamiento). En este caso se plantaron estacas de materiales altamente susceptibles para separar parcelas que estaban plantadas una detrás de la otra. Las plantas originadas de esas estacas sirven como fuente de inóculo ('esparcidoras') para que la

presión de las enfermedades sea relativamente alta y uniforme durante todo el ensayo.

Una vez hecha esta primera selección en el campo de observación, que permite reducir el número de familias por evaluar y aumenta la cantidad de semilla disponible, se inician las evaluaciones con parcelas más grandes y con repeticiones.

A medida que el proceso avanza (ver Figura 18-7), la selección se concentrará más y más en características de baja heredabilidad, tales como el rendimiento. Sólo con diseños experimentales especiales y con repeticiones y evaluaciones en varias localidades, es posible reducir satisfactoriamente los efectos ambientales que influyen en la expresión de las características de baja heredabilidad.

En la época típica en que debe realizarse la cosecha (meses de febrero y marzo en la costa norte) se cosechan las dos primeras plantas del surco para medir su contenido de MS (Figura 18-10). Esta característica varía mucho según el momento en que se cosechan las raíces; por lo tanto, debe medirse en la época más representativa (febrero-marzo). Las plantas restantes se dejan en el campo hasta el inicio de las lluvias, momento en que son cosechadas para evaluar su potencial de rendimiento en función del peso de las raíces producidas. Otras variables se integran en un **índice de selección**, que es procesado y analizado por computadora para elegir, con rapidez y eficientemente entre los 1500 a 2000 disponibles, los mejores 200 a 300 genotipos.



Figura 18-10. Campo de observación en Santo Tomás, Atlántico, después de la cosecha de las dos primeras plantas del surco para medir su contenido de materia seca.

C. Ensayo preliminar de rendimiento

Con la semilla de las seis plantas remanentes, proveniente sólo de materiales seleccionados, se conforma un **ensayo preliminar de rendimiento** diseñado con tres repeticiones en parcelas de 10 a 12 plantas. En ambientes como en los Llanos Orientales o en los valles interandinos, donde la época de sequía no está bien definida, las oscilaciones en el contenido de MS de los materiales no son muy notorias. Por lo tanto, todas las plantas de cada surco se cosechan en la época en que generalmente se planta el cultivo. Esto permite identificar los mejores clones, al tiempo que todas las plantas son también utilizadas como

fuente de semilla vegetativa. Las estacas que sobren de cada material porque no fueron plantadas en las tres repeticiones, se plantan en un vivero aparte; servirán como fuente de 'semilla' vegetativa para las etapas siguientes de evaluación.

D. Ensayo avanzado de rendimiento

Los 30 a 60 clones identificados como los mejores en el **ensayo preliminar de rendimiento**, se seleccionan y pasan a la siguiente etapa de selección, llamada **ensayo avanzado de rendimiento**. En estos ensayos se usan tres repeticiones, pero en las parcelas habrá de 20 a 25 plantas. A partir de esta etapa, las cosechas se hacen en el momento óptimo (por ejemplo, en febrero y marzo para la costa norte), pero sólo en las 6 a 9 plantas centrales de la parcela (Figura 18-11). Estas plantas tienen siempre a su alrededor otros individuos del mismo clon y al cosecharlas se pueden estimar las características del clon de manera más precisa.

Las restantes plantas periféricas (de 14 a 16) de cada parcela no se cosechan en ese momento sino que se dejan como fuente de semilla vegetativa, que será utilizada en el momento de plantación (por ejemplo, en mayo para la costa norte). Estas plantas están situadas en la parte externa de cada parcela y no sirven para evaluar el material de manera precisa porque están

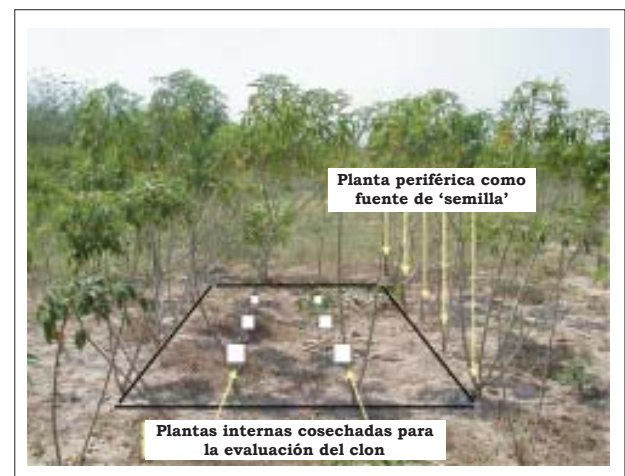


Figura 18-11. Parcelas en que las plantas internas fueron cosechadas y las periféricas están en pie y se usarán como fuente de semilla vegetativa.

compitiendo con plantas de otras variedades cuyo vigor o agresividad puede ser mayor o menor. En otras palabras, estas plantas se ven afectadas por sus vecinas y su comportamiento no es tan representativo de la variedad. Sin embargo, pueden usarse perfectamente como fuente de semilla vegetativa.

Este uso selectivo de plantas no se hace en las etapas anteriores del esquema de mejoramiento porque no hay suficientes estacas como para hacer parcelas de 20 a 25 plantas.

E. Pruebas regionales

Entre 5 y 10 de los mejores genotipos de los ensayos avanzados de rendimiento se incorporan a las **pruebas regionales**; se plantan en varios sitios representativos de cada ecorregión y con tres repeticiones por localidad. Cada año se inicia un nuevo ciclo de selección; esto significa que, en una determinada región, se desarrollan simultáneamente todas las etapas de selección antes descritas. Las pruebas regionales se manejan de manera continua. En ellas participan los mejores clones del momento de cada región, los cuales tienen distintos fines y destinos (consumo fresco, industria, etc.) y sirven como testigos en esas áreas.

Los materiales que después de 2 años de pruebas regionales, no logran superar los testigos, son eliminados de las pruebas; ocupan su lugar los nuevos genotipos promisorios que son identificados continuamente en los ensayos avanzados de rendimiento. Eventualmente, algunos clones nuevos logran superar, en una o varias características, a los testigos de las pruebas regionales. Estos materiales pasan a una evaluación que los conduce a su posible liberación como variedades. Normalmente, este proceso queda a cargo de CORPOICA.

Apoyo de la biotecnología

La segunda mitad del siglo XX fue testigo de un vertiginoso desarrollo tecnológico en un área que se ha llamado 'biotecnología'. Uno de los descubrimientos más significativos de la biología es la comprobación de que el código genético es universal. Esto significa que la información codificada en una bacteria, por ejemplo, puede ser interpretada por la mayoría de los organismos vivos del planeta, porque todos

utilizan el mismo código. Esto tiene importantes implicaciones en el campo de la agricultura.

En primer lugar, un gen de interés económico que pertenezca a cualquier organismo vivo puede ser eventualmente identificado, multiplicado y transferido a un cultivo, en el cual podrá expresarse como lo hacía en su entorno natural. Este es el caso de los genes de resistencia contra insectos o herbicidas. En segundo lugar, el desarrollo tecnológico que se logre en un cultivo sirve para otro. La yuca se ha beneficiado, en gran medida, de todo el conocimiento generado principalmente para los cereales (arroz, trigo, maíz) y para las leguminosas (soya, frijol).

Las herramientas de la biotecnología pueden agruparse en tres grandes categorías, cada una de las cuales tiene un uso específico: el cultivo de tejidos, los marcadores moleculares y la transformación genética. Para obtener más información sobre la biotecnología y sus aplicaciones en el cultivo de la yuca, el lector puede consultar el Capítulo 15 (Biotecnología para el Manejo de Plagas...).

Resultados de Pruebas Regionales

En esta sección se describen brevemente algunos resultados relevantes de las últimas etapas de selección de las pruebas regionales establecidas en distintas regiones del país. Cada caso comprende el cálculo de un **Índice de Selección (IS)**. Este parámetro condensa numerosas variables que el mejorador valora; permite además el uso de un factor de ponderación, es decir, en la que algunas variables pueden tener más peso que otras (Baker, 1986). En la actualidad se usa el siguiente índice:

$$IS = [RRF \times 10] + [MS \times 8] + [IC \times 3] + [- TP \times 3]$$

donde: RRF = rendimiento de raíces frescas

MS = contenido de materia seca

IC = índice de cosecha

TP = tipo de planta

Para obviar el problema de las unidades en que se miden estas variables, ya que influyen en

el peso de éstas en el IS, cada variable recibe un valor estandarizado según la fórmula estadística (Steel y Torrie, 1988):

$$(X_i - m)/s$$

donde: X_i = promedio de una determinada variedad

m = promedio de todos los clones

s = desviación estándar de los clones.

Los coeficientes de cada término (10 para RRF, 8 para MS y 3 para IC y TP) reflejan la importancia relativa de cada variable en la expresión del IS. Esta ponderación es subjetiva y puede variar de una evaluación a otra.

Las variables incluidas en la expresión del IS son las más importantes, aunque no las únicas, en el proceso de selección. Se buscan materiales que tengan alto potencial de rendimiento (rendimiento de raíces frescas), pero también se prefieren clones cuyas raíces tengan un alto contenido de MS (%), ya que éste favorece los procesos de extracción de almidón y de secado de la yuca picada (cuando la yuca se destina a las dietas animales).

El IC mide la parte de la biomasa total producida por la planta que corresponde a las raíces. Esta variable es muy importante en las etapas iniciales de selección, cuando no se cuenta con suficientes repeticiones de cada genotipo (Kawano, 1998). Finalmente, el cuarto factor incluido en la fórmula es el tipo de planta; esta variable se mide usando una escala visual que va desde 1 (excelente) hasta 5 (muy indeseable). Se prefieren aquí los valores bajos, mientras que en las primeras tres variables el objetivo era aumentar todo lo posible su expresión; por esta razón, el término tiene signo negativo en la expresión.

El IS permite ordenar los materiales para facilitar el proceso final de selección. Sin embargo, otras variables no incluidas en el índice (por ejemplo, resistencia a plagas o enfermedades) se estudian en los materiales. Un material de excelente IS podría ser descartado por otras razones que lo hacen totalmente inaceptable. Un IS cercano a cero indica variedades de comportamiento promedio; un IS

positivo indica variedades superiores: cuanto más grande el valor positivo, mayor será la superioridad genética del material; un IS negativo refleja un comportamiento inferior al de la media de los materiales evaluados (cuanto más grande el valor negativo, peor será el comportamiento del material).

Región Caribe

Se presentan aquí los datos de tres pruebas regionales llevadas a cabo en localidades de la costa norte en condiciones subhúmedas: Pitalito, Santo Tomás y Molineros (Cuadro 18-2), las tres en el departamento de Atlántico.

En este cuadro se ordenan los clones según el promedio de sus respectivos IS en cada una de las tres localidades. Se presentan los resultados de las mejores 15 variedades evaluadas (entre 60), así como de algunos testigos que representan los materiales disponibles para los agricultores.

El clon MTAI8 (conocido en Asia como Rayong 60) es el resultado de la colaboración entre el CIAT y el Gobierno de Tailandia (Kawano, 1992). Este clon era el mejor material disponible para fines industriales en una amplia zona de la costa atlántica del país, pero en las pruebas regionales ocupó el décimo lugar. Este resultado sugiere que una nueva generación de materiales podrá superar pronto el excelente comportamiento de MTAI8. Algunos de estos materiales CM 4919-1 ya se han difundido espontáneamente y otros han demostrado que se adaptan bien a otros ambientes; por ejemplo, SM 1411-5 se destacó en la zona del bajo Cauca, en Caucasia, Antioquia.

En el Cuadro 18-2 se observa también el déficit comportamiento de los materiales en Molineros, donde su rendimiento promedio fue de 13.1 t/ha de raíces frescas; en Pitalito y Santo Tomás rindieron 33.7 y 26.8 t/ha, respectivamente. Este resultado se debió a una severa sequía ocurrida en Molineros que se insinuó 2 meses antes de la época en que normalmente cesan las lluvias. Por esta variación, que afecta de manera frecuente e impredecible las actividades agrícolas, las evaluaciones deben realizarse en diferentes ambientes y, de ser posible, durante más de un ciclo.

Cuadro 18-2. Resultados de tres pruebas regionales de yuca en sendas localidades del departamento de Atlántico. Cada prueba se componía de tres repeticiones con parcelas de 25 plantas cada una, que incluían los 60 genotipos dichos y numerosos testigos locales^a.

Clon	En Pitalito					En Santo Tomás					En Molineros				
	RF (t/ha)	MS (t/ha)	MS (%)	IS	OM	RF (t/ha)	MS (t/ha)	MS (%)	IS	OM	RF (t/ha)	MS (t/ha)	MS (%)	IS	OM
SM 1438- 2	52.8	19.8	37.6	34.9	1	38.7	14.2	36.9	20.3	4	18.4	6.4	34.1	22.7	4
SM 1665- 2	49.9	17.3	34.7	22.9	5	47.7	15.7	32.9	23.9	1	19.2	5.5	28.7	16.3	9
SM 1669- 7	37.4	14.1	37.7	23.2	4	30.3	12.0	39.5	17.5	7	17.2	5.7	32.6	21.1	6
SM 1778-45	41.2	14.4	34.9	14.9	9	36.3	12.5	34.1	16.0	10	16.7	4.9	29.2	12.4	13
CM 4919-1	37.0	13.0	35.1	17.0	7	34.0	12.0	35.2	18.2	5	12.3	3.9	31.9	7.1	21
SM 1669- 5	31.5	11.6	36.9	8.4	16	33.8	12.3	36.5	16.8	8	15.1	4.6	30.9	15.2	10
SM 1411- 5	34.9	12.5	35.4	7.7	17	33.1	11.1	33.5	8.7	18	22.9	7.0	30.5	32.1	2
SM 1565-17	48.6	15.4	31.6	9.9	14	36.3	10.5	29.2	8.3	21	23.3	6.2	26.5	24.3	3
SM 1511- 6	34.9	12.3	35.2	7.5	18	29.9	11.5	38.5	14.6	12	15.8	4.6	29.2	14.7	11
M TAI 8	33.3	11.8	35.6	7.2	20	33.0	11.6	35.1	15.9	11	14.9	4.6	31.1	10.6	16
CM 6119-5	30.6	11.5	37.6	12.6	11	29.1	11.0	37.6	13.2	15	12.7	3.8	29.8	2.6	27
CM 3306-19	42.7	12.7	29.8	-1.5	34	33.4	10.3	30.9	8.7	19	23.8	7.6	32.2	39.0	1
SM 1778-53	34.0	11.9	35.0	3.0	23	23.5	8.5	36.3	1.2	32	19.9	5.8	29.2	21.2	5
SM 1973-25	43.6	16.7	38.1	26.0	3	36.0	13.3	37.6	16.5	9	10.2	2.8	27.4	-15.4	50
M VEN 25	32.0	11.3	35.0	0.7	31	40.8	14.4	35.2	22.3	2	12.2	3.8	30.7	1.3	29
Promedio ^b	39.0	13.7	35.3	13.0	14.2	34.4	12.1	35.3	14.8	11.6	17.0	5.1	30.3	15.0	13.8
D.E.	7.1	2.5	2.3	10.2	10.0	5.6	1.8	2.8	6.0	8.3	4.3	1.3	2.0	13.2	13.3
CG 1141-1	24.0	8.7	36.2	-7.2	43	22.0	7.6	34.7	-5.7	42	14.7	4.2	29.0	6.5	23
CM 3306-4	30.4	11.1	36.3	1.4	28	20.4	7.5	36.6	-10.7	48	12.2	3.7	30.8	-3.2	36
MCOL 1505	28.3	9.6	33.9	-10.7	46	30.0	10.2	34.1	1.9	31	11.2	3.0	27.3	-7.0	41
MCOL 2215	21.5	7.9	36.8	-11.8	49	19.8	7.3	36.4	-9.6	47	12.1	4.0	33.4	6.10	24.0
Promedio ^c	27.2	9.7	35.6	-5.5	39.4	26.6	9.4	35.4	-0.4	34.0	12.5	3.8	30.2	0.7	30.6
D.E.	4.4	1.5	1.2	6.2	9.3	8.9	3.0	1.1	13.6	19.1	1.3	0.4	2.3	5.9	7.8
Promedio ^d	33.7	11.7	34.8	0	30.5	26.8	9.3	34.0	0	30.5	13.1	3.8	29.1	0	30.5
D.E.	8.3	3.0	2.0	14.7	17.5	8.6	3.0	5.1	18.0	17.5	4.3	1.4	3.0	16.0	17.5

a. RF = raíces frescas, rendimiento; MS = materia seca; IS = índice de selección; OM = orden o posición según su mérito.

b. De los 15 mejores materiales.

c. De los testigos (incluyen algunos de los 15 mejores materiales).

d. De los 60 materiales evaluados.

A través de los ambientes y del tiempo, los materiales genéticamente superiores y de producción estable son gradualmente identificados. Se observa también en el Cuadro 18-2 que en Molineros el contenido de MS (29.1%) fue bastante menor que el de las otras dos localidades (34.8% y 34.0%). La razón es que el comienzo de las lluvias también se anticipó a la época normal y la cosecha se hizo cuando ya podía observarse rebrote en las plantas. El contenido de MS de las raíces de yuca disminuye fuertemente cuando, después de un período prolongado de sequía, hay un rebrote. Ocurre así porque la planta consume parte de las reservas de la raíz para iniciar nuevamente su crecimiento.

En promedio, los 15 mejores clones rindieron en las tres localidades 10.3 t/ha de MS, mientras que el promedio para los tres experimentos y para los testigos fue, respectivamente, de 8.3 y 7.6 t/ha. Estos datos reflejan el enorme potencial que posee el mejoramiento genético del cultivo. Ahora bien, no todos los materiales resultan satisfactorios, aún en las etapas avanzadas de selección. Un aspecto fundamental en las pruebas regionales es su expansión, es decir, la inclusión de numerosas localidades. Conviene advertir que, cuando estos materiales son transferidos al campo de los agricultores, ocurre generalmente una disminución de su productividad por varias causas, muchas de las cuales pueden ser controladas por el agricultor.

En las etapas avanzadas de selección, cuando el número de materiales por seleccionar ha disminuido considerablemente, se inicia la evaluación de características que sólo pueden medirse en un número reducido de progenies. Por ejemplo, se hacen pruebas de calidad culinaria y de contenido de los glucósidos cianogénicos que definen si la yuca es 'amarga' o 'dulce'. De esta manera, cuando terminan las pruebas regionales se tiene la seguridad de contar con genotipos de excelente comportamiento agronómico y de productividad estable; asimismo, se tendrá información sobre diferentes características que permitirán definir el uso potencial de dichos materiales; por ejemplo, producción de almidón, fuente de energía para dieta de animales, mercado fresco y otras.

El clon SM 1433-4 ilustra la importancia de evaluar materiales en diferentes ambientes. Este

clon estuvo entre los 60 descritos en el Cuadro 18-2 (pero su comportamiento no pudo apreciarse porque no se halló entre los 15 mejores). Este clon tiene un buen desempeño en las condiciones del Caribe subhúmedo, donde las escasas precipitaciones limitan el desarrollo del añublo bacteriano (*Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*).

Sin embargo, en condiciones más húmedas, este patógeno puede propagarse con más facilidad, como ha sucedido en los departamentos de Sucre y Córdoba: allí el clon se ha mostrado excesivamente susceptible a esta enfermedad.

Para ilustrar el tipo de compromisos que el fitomejorador debe hacer de manera continua, este material ha mostrado un gran potencial de rendimiento estableciendo lo que, posiblemente, sea una marca en el rendimiento comercial de la yuca en Colombia: 84 t/ha en un área mayor que 9 ha (Figura 18-12).

Llanos Orientales

Los materiales adaptados a este ambiente se caracterizan por ser tolerantes a los suelos ácidos. El añublo bacteriano y el hongo que causa el superalargamiento (*Sphaceloma manihoticola*) son las principales enfermedades que afectan la yuca en este ambiente. Muchos de los materiales desarrollados para este ambiente han demostrado un excelente comportamiento en otras regiones del país (Quindío, Antioquia, Huila y Tolima).



Figura 18-12. El clon SM1433-4 produjo 84 t/ha frente a 12 t/ha que, en promedio, producen las mejores variedades de yuca.

En el Cuadro 18-3 se presentan los promedios de tres pruebas regionales realizadas en Restrepo, Matazul y La Libertad (todas en el departamento de Meta). El efecto de interacción **genotipo por ambiente**, es decir, el comportamiento diferencial de los genotipos en distintos ambientes no permite identificar con facilidad materiales que tengan un excelente desarrollo en las tres localidades. Sin embargo,

puede apreciarse el excelente comportamiento de CM 6438-14 7 y de CM 6740 (CORPOICA-Reina), que superaron al material testigo (Brasilera). Otros clones tuvieron un buen comportamiento en esta evaluación y en la de años anteriores (SM 1363-11, SM 1821-7 y SM 1143-18). El clon CM 4574-7 tuvo un buen desempeño y además presentó resistencia a la pudrición de raíces.

Cuadro 18-3. Valores promedio de las variables más relevantes de los clones de yuca evaluados en tres pruebas regionales de la Orinoquia (Restrepo, CORPOICA-La Libertad y Matazul, en el departamento de Meta). El ordenamiento se basó en el índice de selección (IS) de los tres ambientes.

Clon	Rendimiento de raíces frescas (t/ha)	Contenido de MS (%)	Rendimiento de MS (t/ha)	Tipo de planta (1 a 5)	Índice de cosecha, IC (0 a 1)
SM 1363-11	24.44	36.61	8.90	3.00	0.51
SM 1152-13	23.89	35.34	8.42	4.00	0.54
SM 1794-18	22.19	36.14	8.09	3.33	0.50
CM 6438-14	20.59	35.90	7.49	3.67	0.52
SM 1821-7	23.27	33.88	7.98	3.00	0.53
SM 1143-18	21.88	32.18	7.11	4.00	0.59
SM 1854-23	22.10	32.28	7.22	3.67	0.58
MBRA 502	21.54	33.91	7.30	3.33	0.49
CM 6921- 3	18.49	34.84	6.54	4.33	0.48
CM 6740-7	18.73	34.19	6.42	3.33	0.55
Brasilera	18.80	33.90	6.49	3.67	0.52
CM 4574-7	19.38	34.03	6.58	3.00	0.53
SM 1483-1	22.93	32.07	7.42	2.67	0.48
SM 2219-11	21.64	31.48	6.84	3.00	0.53
CM 6975-14	19.14	34.80	6.70	2.00	0.47
SM 1241-12	18.89	31.08	5.82	3.67	0.58
CM 523- 7	14.54	34.03	5.09	4.00	0.54
SM 1862-25	17.07	33.31	5.56	3.33	0.51
SM 1697-1	20.32	31.09	6.46	3.33	0.48
CM 7052- 3	19.66	30.52	6.08	3.00	0.52
SM 1812-69	18.02	30.72	5.71	3.33	0.56
SM 1694-2	14.41	34.21	4.92	4.00	0.44
SM 1565-15	17.25	33.09	5.82	2.67	0.47
CM 2177- 2	16.27	32.30	5.28	4.00	0.45
SM 1674-1	14.91	32.39	5.02	3.67	0.53
SM 1859-26	19.10	30.14	5.81	2.33	0.54
CM 7073- 7	14.10	33.45	4.74	3.00	0.47
CM 5306- 8	14.85	32.44	4.76	3.33	0.42
SM 2068-3	17.01	30.65	5.27	2.00	0.45
SM 1881-17	13.86	28.91	4.11	3.33	0.42
Minimo	13.86	28.91	4.11	2.00	0.42
Máximo	24.44	36.61	8.90	4.33	0.59
Promedio	18.98	33.00	6.33	3.30	0.51
D.E.	3.10	1.91	1.19	0.58	0.04

Los clones CM 4574-7 y CM 6438-14 están bien adaptados a las condiciones de sabana, mientras que el clon CM 6740-7 se adapta mejor a condiciones menos extremas, como las que predominan en la estación experimental de La Libertad (Villavicencio) y en el piedemonte. Cabe destacar que estos clones experimentales (a excepción de CM 6438-14) están entre los materiales seleccionados como progenitores para los cruzamientos realizados durante el año 2000.

En el 2002, CORPOICA liberará el clon CM 6438-14 con un nombre que honra la memoria del agricultor Juan Vergara, quien impulsó de manera constante el cultivo de la yuca en la Orinoquia y compartió su experiencia y su visión progresista con el equipo que hacía el mejoramiento genético de este cultivo. CM 6438-14 tiene un alto nivel de resistencia al añublo bacteriano y al superalargamiento que le permite, al momento de la cosecha, exhibir un gran volumen de follaje tierno.

El clon CM 6740-7 o CORPOICA-Reina (Figura 18-13) tiene un extraordinario potencial de producción de raíces frescas y de MS. Este material reemplazará al último cultivar liberado para la región (CM 523-7 o *Catumare*) porque su superioridad es incuestionable. Brasileña, por su parte, ha sido utilizada hasta ahora para la producción de croquetas precocidas de yuca; sin embargo, CM 6740-7 la aventaja en mayor contenido de MS y en mayor potencial de rendimiento. CORPOICA-Reina no sólo servirá,



Figura 18-13. Clon 6740-7 o CORPOICA-Reina, recientemente liberado para la Orinoquia colombiana pero cuya adaptación a otras regiones del país ha sido excelente.

por tanto, para la alimentación animal, sino también para la industria de alimentos procesados para humanos.

Valles interandinos

Este ecosistema participa de muchas características de los Llanos Orientales: algunas de sus localidades presentan suelos ácidos y las enfermedades típicas son las mismas en ambos (bacteriosis y superalargamiento). Por lo tanto, no es una sorpresa que el clon CM 6740-7 tenga también un comportamiento destacado en esta región. Para este ambiente se está haciendo selección por alto rendimiento de MS; el clon SM 1219-9, por ejemplo, ha mostrado un excelente potencial. También se están buscando materiales de buena calidad culinaria como los híbridos MPER 183 y MBRA 383; no sólo tienen éstos alto potencial de rendimiento, sino también muy buena calidad culinaria y buenas características para la industria de la yuca destinada al consumo humano.

En el Cuadro 18-4 se presenta el rendimiento de los mejores clones de la prueba regional manejada en CIAT-Palmira y cosechada en mayo del año 2000. En promedio, los clones evaluados rindieron más de 7 t de MS. Los mejores 10 clones tuvieron rendimientos de MS escasamente inferiores a 10 t/ha (9.77 t/ha), mientras que los cinco testigos (incluyendo la variedad *Catumare* o CM 523-7) rindieron, en promedio, 6.35 t/ha de MS.

En el Cuadro 18-5 se presentan los resultados de cosechas consecutivas de variedades adaptadas a este ecosistema; la prueba se realizó en el municipio de Jamundí, al sur de la ciudad de Cali. La primera cosecha se hizo a los 7 meses de haber plantado las estacas y ya en ese momento el comportamiento general del cultivo era ampliamente satisfactorio: rindió, en promedio, 11.2 t/ha de MS.

El propósito de las cosechas consecutivas es identificar clones de alto rendimiento en etapas tempranas de su desarrollo. Por ser una planta perenne, la yuca puede cosecharse en cualquier momento; no hay indicaciones fisiológicas o de senescencia que determinen la época óptima de cosecha. Se exceptúa el contenido de MS, que tiende a ser inferior cuando la planta rebrota después de estar expuesta a algún factor adverso como la sequía.

Cuadro 18-4. Resultados de los mejores genotipos evaluados en la prueba regional de los valles interandinos en CIAT-Palmira, con 48 variedades.

Clon	Rendimiento (t/ha) de:		MS (%)	Evaluación de follaje (1 a 5)	Índice de cosecha, IC	Índice de selección, IS
	Raíces frescas	Materia seca, MS				
CM 8370-11	31.89	13.07	41.00	2.00	0.63	13.60
SM 1855-15	23.67	10.00	42.25	2.00	0.65	9.70
SM 1602-13	32.19	12.10	37.60	2.67	0.61	9.01
SM 1636-24	27.93	10.95	39.20	3.00	0.59	6.38
SM 1741-1	19.30	8.01	41.50	2.00	0.60	5.84
SM 2141-1	19.59	8.62	44.00	2.33	0.56	5.71
SM 1557-17	21.52	8.70	40.45	2.33	0.61	5.33
SM 1871-33	23.56	9.54	40.50	3.00	0.58	4.42
CM 3306-4	18.07	7.94	43.95	3.00	0.62	3.95
CM 8370-10	20.81	8.72	41.90	2.67	0.54	3.95
Promedio ^a	23.85	9.77	41.24	2.50	0.60	6.79
D.E.	5.14	1.76	1.98	0.42	0.03	3.09
CM 523-7	22.41	9.36	41.75	3.00	0.63	5.27
BRA 12	18.19	6.66	36.65	3.00	0.58	-1.35
PER 183	19.78	6.78	34.30	3.00	0.60	-1.49
COL 1505	14.19	5.45	38.45	3.00	0.53	-3.22
COL 1468	9.89	3.48	35.20	4.00	0.51	-9.75
Promedio ^b	16.89	6.35	37.27	3.20	0.57	-2.11
D.E.	4.92	2.14	2.96	0.45	0.05	5.36
Promedio ^c	18.17	7.03	38.50	2.91	0.56	0
D.E.	4.93	2.10	3.10	0.41	0.07	5.17

a. Promedio y desviación estándar de los 10 mejores materiales.

b. Promedio y desviación estándar de los cinco testigos.

c. Promedio y desviación estándar de los 48 materiales evaluados.

Para muchos agricultores es estratégico poder contar con variedades precoces y tardías, de modo que exista una producción más o menos continua de raíces. También durante estas cosechas se toman datos sobre producción de follaje tierno. En promedio, esta localidad presenta pequeñas variaciones a lo largo del tiempo (oscilando alrededor de las 8 t/ha), pero dependiendo de cada variedad la producción de follaje puede oscilar entre 6 y 14 t/ha al momento de la cosecha de las raíces. Esta información también es útil para determinar las épocas de cosecha óptimas para cada variedad, es decir, teniendo en cuenta tanto la producción de raíces como la de follaje.

Difusión y liberación de variedades

Cuando un material demuestra su superioridad genética en numerosos ambientes y durante

varios años, se perfila como candidato para ser liberado oficialmente por las instituciones acreditadas para tal fin en el país. En Colombia, el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) y, más tarde CORPOICA, han cumplido tradicionalmente con esta importante misión. Existe, por tanto, una estrecha colaboración entre el CIAT y estas instituciones.

Existen dos modalidades de evaluación final de los materiales, la cual confirma sus bondades genéticas. El **esquema tradicional** implica el establecimiento de ensayos con repeticiones, durante varios años y en distintas localidades, que permiten confirmar la superioridad de las nuevas variedades. En este caso siempre se plantan “**testigos**” que representan adecuadamente los mejores clones disponibles en ese momento para los agricultores. Una nueva variedad debe ser superior a los testigos

Cuadro 18-5. Datos de las cosechas sucesivas de 15 clones élite de yuca a partir del séptimo mes de edad del cultivo. Los datos provienen de parcelas localizadas en Jamundi, Valle del Cauca, Colombia.

Clon	Cosecha a la edad de:												Media MS (t/ha)
	7 meses			8 meses			9 meses			10 meses			
	Rend. raíces frescas (t/ha)	MS (%)	Rend. MS (t/ha)	Rend. raíces frescas (t/ha)	MS (%)	Rend. MS (t/ha)	Rend. raíces frescas (t/ha)	MS (%)	Rend. MS (t/ha)	Rend. raíces frescas (t/ha)	MS (%)	Rend. MS (t/ha)	
CM 7951-5	40.5	36.5	14.8	41.1	34.8	14.3	57.3	36.3	20.8	63.0	39.8	25.0	18.73
SM 1741-1	45.1	36.7	16.5	35.3	31.2	10.8	38.3	37.0	14.2	44.4	38.8	17.2	14.68
SM 1460-1	38.1	34.1	13.0	32.8	34.5	11.3	38.1	35.0	13.3	46.5	35.2	16.4	13.50
SM 1557-17	37.0	34.8	12.9	39.8	33.0	13.1	36.6	35.4	13.0	41.5	34.6	14.3	13.33
SM 909-25	33.8	34.7	11.7	34.8	30.9	10.5	42.5	35.9	15.2	39.4	37.8	14.9	13.08
MBRA 383	33.9	28.5	9.7	38.4	34.9	13.4	34.5	36.8	12.7	41.3	38.7	16.0	12.95
SM 1219-9	34.5	34.0	11.7	44.4	32.3	14.3	33.5	32.4	10.8	39.8	36.3	14.4	12.80
SM 1543-16	32.3	34.8	11.2	26.8	33.2	9.0	36.0	34.9	12.6	49.3	35.8	17.6	12.60
CM 7514-7	29.1	39.1	11.4	29.6	38.5	11.4	28.4	40.7	11.5	36.3	41.2	14.9	12.30
CM 3306-4	35.1	37.4	13.1	29.8	36.6	10.9	30.5	38.0	11.6	34.8	39.1	13.6	12.30
MPER 183	33.9	28.5	9.7	38.4	34.9	13.4	36.0	30.1	10.8	50.8	30.1	15.2	12.28
CM 6740-7	23.9	32.6	7.8	37.5	33.4	12.5	34.0	34.4	11.7	29.1	36.3	10.6	10.65
CM 523-7	29.6	34.4	10.2	33.0	34.0	11.2	36.1	35.7	12.9	23.8	34.8	8.2	10.63
CM 849-1	19.9	33.9	6.7	25.1	32.5	8.3	21.3	33.8	7.2	22.0	35.5	7.7	7.48
SM 653-14	23.9	32.6	7.8	33.9	16.9	5.8	22.5	35.0	7.8	19.8	36.4	7.3	7.18
Promedio	32.2	34.8	11.2	33.6	33.4	11.2	35.0	35.4	12.4	38.8	36.7	14.2	12.30
Mínimo	19.9	28.5	6.7	25.1	16.9	5.8	21.3	30.1	7.2	19.8	30.1	7.3	7.18
Máximo	45.1	39.1	16.5	44.4	38.5	14.3	57.3	40.7	20.8	63.0	41.2	25.0	18.73

en una o más características y demostrar suficiente estabilidad frente a condiciones ambientales variables. Por ello, las nuevas variedades son liberadas oficialmente sólo después de haber sido evaluadas durante varios años y en distintos ambientes; esta evaluación permite conocer su estabilidad y su tolerancia o resistencia a distintos factores limitantes de la producción, tanto de origen biótico como abiótico.

Otra modalidad de validación de superioridad genética de un material se conoce como **investigación participativa**. Los materiales segregantes se entregan a los agricultores, quienes se encargan de hacer su selección final según sus propios criterios. Este método tiene la gran ventaja de que, una vez que la variedad es seleccionada por el agricultor (o por un grupo de ellos), ésta no necesita ser promocionada pues será adoptada, generalmente, por el agricultor en forma inmediata. Tiene además la ventaja de ser más específico respecto a ciertos ambientes uniformes; por ejemplo, una determinada vereda o municipio. El esquema tradicional de mejoramiento está dirigido a ambientes objetivos más amplios; por ejemplo, la región Caribe, la Orinoquia, etc.

Sea cual fuere el método de mejoramiento utilizado, siempre contiene las etapas descritas en el presente capítulo:

- Primero, seleccionar progenitores que tengan caracteres deseables y explotables.
- Cruzar los progenitores entre sí para producir un gran número de progenies segregantes. Cada semilla resultante de una polinización constituye una nueva entidad genética; por ello, el resultado de los cruzamientos es la producción de una gran variabilidad genética.
- Seleccionar los materiales genéticamente superiores a partir de esa gran variabilidad; esta es la actividad más costosa y demorada del proceso. Los desarrollos tecnológicos actuales permiten hacer el proceso de selección más eficiente y efectivo en cuanto al aprovechamiento de los recursos disponibles.

De los miles de cruzamientos hechos cada año, el CIAT identificará unos pocos clones como superiores; de éstos, algunos serían liberados como variedades por CORPOICA.

Cambios para Implementar en el Mejoramiento Genético de la Yuca

Desde el punto de vista de la genética cuantitativa, el esquema de mejoramiento de yuca descrito en el presente capítulo se basa, fundamentalmente, en la selección de numerosos clones segregantes a partir de un cruzamiento entre dos progenitores que han sido elegidos por una diversidad de razones y propósitos. Esta selección está basada en características fenotípicas cuya variancia (s^2_F) puede desglosarse de la siguiente manera:

$$s^2_F = s^2_A + s^2_D + s^2_E$$

donde,

s^2_A = variancia debida a efectos genéticos aditivos,

s^2_D = variancia debida a efectos genéticos de dominancia,

s^2_E = variancia debida a efectos ambientales (error experimental), así como todos los componentes de la interacción genotipo por ambiente.

Sólo la fracción aditiva de la variabilidad observada en la que se basa la selección de genotipos puede ser aprovechada por el presente sistema de selección recurrente.

Tanto la s^2_D como la s^2_E introducen una “distorsión” porque, si bien influyen en el comportamiento de un determinado genotipo, estos efectos no pueden transmitirse a la descendencia, como sucede con los genes de efectos aditivos. Por lo tanto, cualquier método que permita aumentar la proporción de efectos aditivos en el proceso de selección aumentaría grandemente la eficiencia del mismo. Otra alternativa, igualmente válida, es la de implementar un método de mejoramiento que pueda aprovechar también los efectos de dominancia. A continuación se presentan

algunas alternativas para el mejoramiento de la yuca que podrían implementarse en el futuro próximo.

Carga genética

Los esquemas de mejoramiento que incluyen etapas de autofecundación ofrecen algunas ventajas que han sido claramente reportadas en la literatura. Al autofecundar sucesivamente se obliga a los diferentes **loci** del genoma a que progresivamente vayan alcanzando el estado de homocigosis. Esto es perjudicial para el comportamiento del individuo (particularmente en el caso de cultivos de polinización cruzada como la yuca o el maíz) porque el vigor y la productividad disminuyen grandemente. Sin embargo, este proceso tiene las ventajas de permitir la eliminación de genes deletéreos o indeseables de la población, los que permanecen “escondidos” debido a la heterocigosis generalizada de ese tipo de cultivos en sus estados naturales. La totalidad de los efectos de estos genes indeseables se conoce como “**carga genética**” y se estima que en el caso de la yuca es prominente. Por otra parte, a medida que se progresa en el grado de endocria de las poblaciones segregantes, aumenta la proporción de la variancia aditiva dentro de la variancia fenotípica total (Hallauer y Miranda, 1988).

En el Cuadro 18-6 se ilustran los efectos de sucesivas autopolinizaciones en la partición de la variancia genética. Resulta obvio que con una homocigosis total se ha logrado eliminar la s^2_D como componente de la variancia fenotípica. También resulta obvio que los efectos aditivos presentes en la F_1 (familia de hermanos completos) ahora tienen el doble de influencia que en la situación original. Desde el punto de vista genético, una línea homocigota es estable

(al ser utilizada como progenitor no ocurre la segregación genética a la que se hizo mención anteriormente), al contrario de lo que sucede con el híbrido F_1 , el cual, si bien puede reproducirse vegetativamente, su utilización como progenitor se ve afectada porque los efectos genéticos de dominancia no pueden ser transmitidos a su descendencia.

La industria de híbridos del maíz se basa precisamente en el diseño de progenitores, los que al combinarse específicamente producen un material de excelente comportamiento en el campo. El proceso de autofecundación de yuca, por lo tanto, ofrece dos ventajas muy atractivas: (a) contribuiría a la reducción automática de la “carga genética” en las poblaciones mejoradas por una parte, y (b) permitiría diseñar padres para que produzcan híbridos más competitivos. El énfasis actual del mejoramiento se concentra en producir e identificar buenos híbridos a partir de progenitores selectos. En el futuro, el énfasis será producir individuos especialmente diseñados para ser óptimos progenitores y poder así generar híbridos sobresalientes. La gran ventaja es que este proceso garantiza un progreso genético más sostenido y, al menos desde el punto de vista teórico, rápido.

Ahora bien, existen algunos problemas que justifican el hecho de que hasta ahora estas ideas no hayan sido implementadas:

- La carga genética en la yuca es de tal magnitud que resulta difícil llegar a grados altos de homocigosis con plantas que puedan sobrevivir. Si bien esto es una limitación en la actualidad, es también una justificación en la necesidad imperiosa de comenzar un proceso de limpieza de la carga genética en el cultivo cuanto antes. Cabe destacar que es

Cuadro 18-6. Partición de la variancia genética entre familias y dentro de ellas, a medida que aumenta la endocria mediante autopolinizaciones sucesivas.

Familia	Proporción de homocigosis	Entre las familias		Dentro de cada familia	
		s^2_A	s^2_D	s^2_A	s^2_D
Hermanos completos	0	1/2	1/4	1/2	3/4
F_2	50.00	1	1/4	1/2	1/2
F_3	75.00	3/2	3/16	1/4	1/4
F_4	87.50	7/4	7/64	1/8	1/8
F_8	100.00	2	0	0	0

posible aumentar la tolerancia a la endocría en cultivos de polinización cruzada, como lo demuestra de manera irrefutable el caso del maíz. No existe ninguna razón científica para asumir que lo mismo no pueda lograrse con la yuca.

- Debido al peculiar modo de reproducción de la yuca, el proceso de autofecundación sería muy demorado. Para alcanzar un alto grado de homocigosis, se necesitan por lo menos cuatro ó cinco autofecundaciones sucesivas. En la yuca, esto requeriría unos 10 años, aproximadamente. Sin embargo existe un procedimiento ampliamente utilizado en otros cultivos que permitiría la obtención inmediata de materiales totalmente homocigóticos, conocido con el nombre de “**haploides-duplicados**” (Griffing, 1975). Este procedimiento normalmente incluye la utilización de tejido gametofítico, el cual es sometido a cultivo de tejidos inicialmente haploide y luego con una duplicación, automática o inducida, del número de cromosomas (Lentini, 1994).

Por las razones arriba expuestas, el proyecto de mejoramiento genético de yuca del CIAT está planeando cambios en la forma en que se realizará esta actividad en el futuro. A continuación se describe brevemente el esquema que podría implementarse durante los próximos años. Debe enfatizarse que él mismo se encuentra en su fase preliminar de definición y muchos cambios seguramente serán introducidos dependiendo de cómo el cultivo responda en las distintas etapas, las que implementarán de manera más o menos secuencial.

Definición de poblaciones

Cada híbrido constituye un material que contiene una enorme variabilidad genética. Cuando él mismo se autofecunda, esa variabilidad genética se manifiesta produciendo una gran diversidad de individuos genéticamente diferentes (la **segregación** descrita al comienzo del presente capítulo). Se elegirá un número de híbridos a ser mejorados por su capacidad como progenitores. La generación F_2 de cada híbrido, por tanto, se constituirá en una población. En la selección de estos materiales se incluirán clones cuyas virtudes como progenitor ya hayan podido

ser identificadas de manera empírica luego de 30 años de mejoramiento genético de la yuca en el CIAT. También se incluirán híbridos modernos caracterizados por un excelente comportamiento per se, aunque no se tengan datos voluminosos de su comportamiento como progenitor. Se incluirán además otros materiales que ofrecen características relevantes como resistencia a mosca blanca, bacteriosis, alto contenido de MS en las raíces, etc.

Mejoramiento intra-poblacional

Cada híbrido será autofecundado para originar una F_2 . Se espera que en esta etapa un gran número de genes deletéreos emerjan entre la gran segregación genética típica de este tipo de generación. El vigor de las plantas se verá reducido de manera proporcional a la **carga genética** y la susceptibilidad a la endocría contenidos en el híbrido original. Muchas plantas no sobrevivirán y otras serán eliminadas por características indeseables. Las pocas plantas que sobrevivan serán seleccionadas y autofecundadas nuevamente. Así se producirá una generación F_3 , la cual nuevamente expondrá una reducción adicional en el vigor. Para aprovechar las ventajas de la selección recurrente, un grupo selecto de plantas F_3 será recombinado para consolidar el progreso logrado hasta este punto. A partir de esta recombinación se iniciará un nuevo proceso de, por lo menos, dos autofecundaciones sucesivas. Esta etapa busca fundamentalmente disminuir la carga genética contenida en cada híbrido, aumentar su tolerancia a la endocría, al tiempo que se prepara cada población para el trauma que implicaría la homocigosis total a través de un proceso como en el de **haploides-duplicados**. Paralelamente, cada población se irá definiendo genéticamente como progenitor.

Aprovechamiento de aptitud combinatoria general

Por definición, al eliminar genes deletéreos en cada población segregante, se mejora su característica como progenitor, pues esos genes ya no podrán ser transmitidos a la descendencia. Existen diseños genéticos que permiten, de manera sistemática y eficiente, mejorar los genes de efectos aditivos, los que de manera integral definen la **aptitud combinatoria general** de cada individuo o población.

Grupos Heteróticos y Aprovechamiento de la Aptitud Combinatoria Específica

Una vez que se ha logrado reducir la **carga genética** en las poblaciones, el proceso de mejoramiento puede comenzar a concentrarse en producir progenitores que se complementen mutuamente desde el punto de vista genético. Esto implica comenzar a producir materiales que cuando son cruzados entre sí tienden a producir híbridos excepcionales. Esto es precisamente lo que ocurre cuando se cruzan los padres de híbridos comerciales de maíz, los que han sido diseñados y gradualmente mejorados para producir cada vez híbridos más productivos y de comportamiento más estable.

Este proceso inevitablemente deriva en la definición de grupos heteróticos, es decir, grupos que se caracterizan por demostrar un buen vigor híbrido cuando se cruzan entre sí. Como en la yuca no se ha determinado aún la presencia de grupos heteróticos, una forma razonable de comenzar con el proceso sería definiendo las distancias genéticas entre las líneas producidas a partir de la última etapa descrita arriba. Una vez que se han definido los grupos heteróticos se puede comenzar a efectuar una selección dirigida no sólo a aprovechar los efectos aditivos (s^2_A), sino también los de dominancia (s^2_D). Estos últimos se conocen también como efectos de **aptitud combinatoria específica** y el método de mejoramiento que puede explotarlos eficientemente se conoce como selección recurrente recíproca (Hallauer y Miranda, 1988).

Bibliografía

- Baker RJ; Rodgers D. 1986. Selection indices in plant breeding. CRC Press, Boca Raton, Florida, E.U. 218 p.
- Beebe S; González AV; Rengifo J. 2000. Research on trace minerals in the common bean. Food and Nutrition Bulletin 21(4):387-391.
- Bellotti AC; Smith L; Lapointe SL. 1999. Recent advances in cassava pest management. Annual Review of Entomology 44:343-370.
- Chávez AL; Bedoya JM; Sánchez T; Iglesias C; Ceballos H; Roca W. 2000. Iron, carotene and ascorbic acid in cassava roots and leaves. Food and Nutrition Bulletin 21(4):410-413.
- CONPES (Consejo Nacional de Política Económica y Social). 2000. Documento CONPES 3076, mayo de 2000.
- Dudley JW; Lambert RJ; Alexander DE. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein concentration in the maize kernel. En: Dudley JW (ed.). Seventy generations of selection for oil and protein in maize. Crop Science Society of America, Madison, WI, E.U. 212 p.
- Echeverri J; Chávez AL; Sánchez T; Calle F; Ceballos H; Roca W. 2001. Exploring the genetic potential to improve micronutrient content of cassava. En: XX IVACG Meeting, Hanoi, Vietnam, febrero del 2001. Afiche.
- Fehr WR (ed.). 1987. Genetic contributions to yield gains of five major crop plants. Crop Science Society of America, Madison, WI, E.U. 101 p.
- García L R; Herrera J. 1998. Producción de leche a base de pastos y suplementación con forraje de planta integral de yuca (*Manihot esculenta*) o de boniato (*Ipomoea batata*). Revista Cubana de Ciencia Agrícola (Cuba) 32(1):29-32.
- Griffing B. 1975. Efficiency change due to use of double-haploids in recurrent selection methods. Theoretical and Applied Genetics 46:367-386.
- Hallauer AR; Miranda FO. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. 2a. ed. Iowa State University Press, Iowa, E.U. 468 p.
- Hernández R LF. 1993. Participación de los productores en la selección de variedades de yuca. Yuca Boletín Informativo 17(1):1-4.
- IITA (International Institute of Tropical Agriculture). 1979. Annual Report. Ibadán, Nigeria.

- Jennings DL. 1970. Cassava in Africa. Field Crop Abstracts 23(3):271-275.
- Kawano K. 1978. Genetic improvement of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) for productivity. Yatabe, Tsukuba, Ibaraki, Ministry of Agriculture and Forestry. Tropical Agriculture Research Series no. 11. 21 p.
- Kawano K. 1992. CIAT cassava germplasm and its role in cassava varietal improvement in Asia. En: Howeler RH (ed.). Regional Workshop on Cassava Breeding, Agronomy and Utilization Research in Asia, 3d, Malang, Indonesia, 1990. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Regional Cassava Program for Asia. p. 170-184.
- Kawano K; Narintaraporn K; Narintaraporn P; Sarakarn S; Limsila A; Limsila J; Suparhan D; Sarawat V; Watananonta W. 1998. Yield improvement in a multistage breeding program for cassava. Crop Science 38(2):325-332.
- Kleese RA. 2000. Designing crops for added value: A vision, a mision. En: Murphy CF; Peterson DM (eds.). Designing crops for added value. American Society of Agronomy, Madison, WI, E.U. 267 p.
- Lentini Z; Reyes P; Martínez CP; Núñez VM; Roca W. 1994. Mejoramiento del arroz con cultivo de anteras: Aplicaciones en el desarrollo del germoplasma adaptado a ecosistemas latinoamericanos y el Caribe. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 79 p.
- Martin FW; Ruberte R. 1976. Germination and longevity of the cassava seeds. Tropical Root and Tuber Crops Newsletter 9:54-56.
- Munyikwa TRI. 1997. Isolation and characterisation of starch biosynthesis genes from cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Tesis. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Holanda. 128 p.
- Steel RGD; Torrie JM. 1988. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill/ Interamericana de México. 622 p.
- Vasal SK. 2000. The quality protein maize story. Food and Nutrition Bulletin 21(4):445-450.
- Wright CE. 1965. Field plans for a systematically designed polycross. Record of Agricultural Research, Belfast 14:31-41.
- Ye Xudong S; Al-Babili A; Klöti J; Zhang P; Lucca P; Bayer I P. 2000. Engineering the provitamin A (b-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. Science 287(5451):303-309.
- Zhang Zhang P; Jaynes JM; Potrykus I; Gruissem W; Pounti-Kaerlas J. 2001. Transfer and expression of an artificial storage protein (ASP1) gene in cassava (*Manihot esculenta* Crantz): Towards improving nutritive value of storage roots. En: Taylor NJ; Ogbe F; Fauquet CM (eds.). Proceedings of the Fifth International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network, St. Louis, Missouri, E.U.