

CAPÍTULO 9

El mejoramiento del arroz¹

*Edgar A. Torres
César P. Martínez*

Contenido

	Página
Resumen	142
Abstract	142
Introducción	143
Mejoramiento genético	144
Componentes y objetivos	144
Competencia	145
Sistemas o métodos de mejoramiento	146
Método masal ('bulk')	146
Método del retrocruzamiento	148
Método del retrocruzamiento limitado	148
Método genealógico o del pedigrí	149
Otras técnicas de mejoramiento	151
Mutaciones	151
Selección recurrente	152
Obtención de híbridos	153
Selección 'asistida' por marcadores	155
Cultivo de anteras	159
Mejoramiento genético de características agronómicas y morfológicas	160
Enanismo y tolerancia al volcamiento	160
Vigor vegetativo	161
Habilidad de macollamiento	162
Caracteres relacionados con la hoja	162
Caracteres relacionados con la panícula	164
Calidad del grano	168
Apariencia del endosperma	168
Longitud, forma y calidad de molinería del grano	169
Efecto del retraso de cosecha	171
Contenido de amilosa	171
Contenido de proteína	172

1. Este capítulo es una versión actualizada del capítulo "El mejoramiento de arroz", escrito por P.R. Jennings, W.R. Coffman y H.E. Kauffman del libro "Arroz: Investigación y producción", publicado por el CIAT en 1985.

	Página
Mayor resistencia a las plagas	173
Importancia en los trópicos	173
Resistencia estable	173
Tolerancia de condiciones edáficas desfavorables	175
De la salinidad y la alcalinidad	175
De la toxicidad del hierro	176
De la deficiencia de zinc	176
Referencias bibliográficas	176

Resumen

Se describen e ilustran con ejemplos las principales ventajas y desventajas de los métodos más usados por los fitomejoradores en su esfuerzo por desarrollar variedades que respondan a las necesidades de los cultivadores, los molineros, los consumidores y los productores de semilla del sector arrocero regional y mundial. Las variedades modernas de arroz han sido desarrolladas empleando métodos de selección fenotípica, que no poco consideran su constitución molecular. Puesto que muchos factores limitantes de la producción de arroz están controlados por un buen número de genes, cada día es más difícil emplear la selección convencional para desarrollar mejores variedades. Por fortuna, los avances logrados en la biología molecular, en la genómica y en la informática hacen posible la combinación de los métodos tradicionales de mejoramiento con las herramientas moleculares (los genes marcadores), para elevar la eficiencia y la efectividad de los procesos de selección de plantas y de desarrollo de mejores variedades de arroz. El capítulo es apenas una introducción al extenso tema del mejoramiento vegetal moderno. Los principales temas tratados incluyen: mejoramiento genético; sistemas o métodos de mejoramiento (método masal, retrocruzamiento, retrocruzamiento limitado, método genealógico o del pedigrí); otras técnicas de mejoramiento (mutaciones, selección recurrente, hibridación, selección asistida por marcadores y cultivo de anteras); mejoramiento genético de características agronómicas y morfológicas; calidad del grano; mayor resistencia a las plagas; y tolerancia de condiciones edáficas desfavorables.

Abstract

Rice improvement

The main advantages and disadvantages of the methods most used by plant breeders in their attempt to develop varieties that respond to the needs of rice farmers, millers, consumers, and seed producers of the regional and global rice sector are described and illustrated with examples. Modern rice varieties have been developed using methods of phenotypical selection that little consider molecular structure. Because many of the factors limiting rice production are controlled by a large number of genes, it is increasingly difficult to use conventional selection methods to develop improved varieties. Fortunately, the advances made in molecular biology, genomics, and informatics allow traditional breeding methods to be combined with molecular tools (marker genes) to improve the efficiency and effectiveness of plant selection and development of improved rice varieties. The chapter is merely an introduction to the extensive topic of modern plant improvement. The main topics addressed include: genetic improvement; breeding systems or methods (bulk selection, backcrossing, limited backcrossing, pedigree method); other improvement techniques (mutation, recurrent

selection, hybridization, marker-assisted selection, anther culture); genetic improvement of agronomic and morphological characteristics; grain quality; greater pest resistance; and tolerance to unfavorable soil conditions.

Introducción

El objetivo primordial de un fitomejorador y su justificación como actor social es desarrollar variedades más productivas de especies cultivadas, que puedan ser adoptadas por la agricultura comercial. El éxito de un fitomejorador depende directamente de su habilidad para realizar las siguientes acciones: identificar las prioridades de su investigación con los factores que limitan la producción de un cultivo, definir sus objetivos, orientar correctamente sus actividades, y alcanzar las metas propuestas.

Los diversos problemas que limitan la producción de arroz en los trópicos obligan a los fitomejoradores a adoptar un *enfoque interdisciplinario* para encontrar soluciones. El científico ideal sería, ante todo, especialista en producción de arroz y, en segundo lugar, por ejemplo, agrónomo, fitomejorador, patólogo, entomólogo. Este equipo de investigación debe incluir también al agricultor; aunque muchas veces se omite su participación, su experiencia es una fuente de información práctica que le permite a los científicos orientar sus objetivos a problemas que no se encuentran, normalmente, en las parcelas experimentales.

El fitomejorador debe entender el ecosistema al que se dirigen las variedades mejoradas, los sistemas de producción empleados en él, y las dificultades que tenga allí la siembra comercial. Debe también comunicarse con los agricultores, porque es difícil para él/ella entender plenamente un resultado obtenido en las parcelas pequeñas de

una estación experimental. Uno de los mejores medios de comunicación con el agricultor es el *ensayo en las fincas*, donde se prueban los mejores materiales obtenidos por el fitomejorador. Este ensayo tiene además las siguientes ventajas:

- Da información adicional al equipo investigador sobre la interacción genotipo/ambiente en las condiciones de la finca.
- Sugiere sitios para una serie de días de campo en que los agricultores vecinos pueden evaluar variedades y prácticas de cultivo nuevas que consideren adecuadas para ellos.
- Permite a los investigadores validar los resultados obtenidos en las parcelas experimentales, someter sus materiales a las condiciones reales de cultivo y difundir sus resultados con mayor rapidez.

El mejoramiento del arroz implica años de *trabajo constante* y difícil, donde los fracasos son muchos y los éxitos escasos. De 500 o más cruces, uno solo dará quizás origen a una nueva variedad que llegue a manos de los agricultores; por cada nueva variedad, decenas de miles de líneas fueron evaluadas y descartadas. No hay una forma fácil de mejorar la producción de arroz; esta labor exige paciencia, dedicación, continuidad y una entrega total, física y mental, al trabajo de campo. Los mejoradores del arroz que triunfan viven en compañía de sus plantas; los que delegan el trabajo pesado no obtienen resultados. Los acecha a todos, no obstante, la paradoja de que, en cuanto adquieren experiencia y son reconocidos por sus contribuciones, aumentan las

oportunidades y las tentaciones de dedicar su tiempo a actividades alejadas del campo. Todas sus privaciones serán finalmente recompensadas por la satisfacción de que la nueva variedad que obtuvieron será aceptada por los agricultores y los consumidores.

Es muy importante pensar en la formación de *nuevos fitomejoradores*. Debería existir, por tanto, un trabajo rotativo entre fitomejoradores con experiencia y nuevos investigadores, para que siempre haya personal idóneo y experimentado al frente de los programas de mejoramiento.

Mejoramiento genético

Componentes y objetivos

El fitomejoramiento dará buenos resultados si se tienen en cuenta cuatro factores principales, que representan además sus fines o propósitos:

- Identificar con precisión el *objetivo* ('target'), es decir, el área geográfica (en que se cultivará el arroz), el sistema de producción de arroz, y el mercado (del arroz producido).
- Definir claramente los *objetivos específicos* del trabajo.
- Disponer de suficiente *variabilidad* genética y de un *banco* de germoplasma bien mantenido y con accesiones bien caracterizadas.
- Disponer de una *metodología* adecuada, tanto en el campo como en el laboratorio, para poder identificar bien los genotipos superiores.

Un fin u objetivo amplio e impreciso —por ejemplo: "*Hacer mejoramiento para lograr alto rendimiento*"— producirá solamente frustraciones y fracasos. La pregunta pertinente, en este caso, sería: "*¿Qué factores limitan el rendimiento del cultivo?*" La respuesta incluiría

seguramente uno o varios de los siguientes factores:

- Tallos débiles y volcamiento de la planta.
- Macollamiento deficiente.
- Panículas pequeñas.
- 'Autosombreado' de las hojas (las superiores dan sombra a las inferiores) debido a una morfología foliar imperfecta.
- Sensibilidad a problemas del suelo.
- Sensibilidad a las temperaturas bajas.
- Sensibilidad a la luminosidad restringida.
- Susceptibilidad al ataque de enfermedades o insectos.

La limitación del rendimiento puede deberse también a una combinación de éstos y otros factores. Una vez conocidos los *problemas básicos*, pueden establecerse los *objetivos específicos* del mejoramiento genético.

Una variedad nueva es aceptada por los productores, los molineros y los consumidores, si tiene las características específicas —tales como resistencia a factores ambientales adversos, buena productividad y tipo de grano— que son *preferidas* en el mercado (local o regional). Es más fácil cambiar las características del grano que determinan la calidad que alterar las preferencias humanas.

El conocimiento del control genético de un carácter es fundamental para el progreso de un programa de mejoramiento. Sin embargo, los fitomejoradores del arroz no tienen tiempo, generalmente, para hacer estudios genéticos adicionales. Cuando trabajan con un carácter de herencia desconocida, no pueden esperar los análisis genéticos para iniciar los cruzamientos y la selección. Se puede

inferir que esta *información genética* no es indispensable para el éxito del mejoramiento, como lo comprueban la extraordinaria labor de mejoramiento del arroz realizada por los agricultores en épocas pasadas, y las variedades mejoradas recientemente por los científicos dedicados a este cultivo.

A pesar de ello, la información genética sobre las formas de herencia y el cálculo de la heredabilidad hacen más efectivos tanto los procedimientos de selección como la formulación de los objetivos del mejoramiento. Si el fitomejorador desea obtener esta información, un requisito fundamental es la utilización de poblaciones relevantes para el programa de mejoramiento. Las conclusiones derivadas de poblaciones adecuadas para un estudio genético, pero no adaptadas a las condiciones de cultivo o no utilizadas en el programa de mejoramiento, serán de poca utilidad.

Competencia

Las plantas de arroz de las generaciones segregantes tempranas compiten intensamente entre sí. Esta competencia es un factor crítico en la elección de un sistema de mejoramiento genético. La habilidad competitiva del arroz está relacionada negativamente con su valor agronómico, cuando en el área sembrada hay un control razonable del agua. La altura de las plantas, principalmente, hace que sean más competitivas las de menor valor productivo; por su parte, las competidoras débiles rinden más cuando se cultivan como líneas puras en condiciones normales. Las tasas diferenciales de crecimiento y el tamaño de las plantas vecinas hacen que las plantas pequeñas emitan pocas macollas, produzcan tallos débiles y delgados, tengan menor producción de biomasa, presenten un envejecimiento prematuro en sus hojas, y muestren una notoria esterilidad.

Objetos de competencia

El arroz compete principalmente por *luz*; esta competencia empieza temprano, en la etapa de macollamiento, y su intensidad aumenta en proporción al crecimiento de la planta y a la densidad de siembra del cultivo. Aumenta además por el espaciamiento corto, por la duración y la intensidad de la época lluviosa, por la acción de las malezas, y por otros factores que reducen la penetración de la luz en el dosel.

La competencia por *nitrógeno* puede presentarse en las etapas de crecimiento posteriores al macollamiento, pero puede superarse agregando un fertilizante al suelo. Ahora bien, el N añadido agrava la competencia por luz, puesto que estimula el crecimiento de las plantas y, por consiguiente, la altura de la planta.

Efectos en poblaciones

El efecto de la competencia en las poblaciones segregantes depende de la divergencia genética de los progenitores y del tipo de cruzamiento realizado. Por ejemplo:

- En un *cruzamiento simple*, cuya variabilidad es muy grande, es difícil identificar y seleccionar las plantas deseables en la F_2 , incluso cuando no están sujetas a competencia. Esta dificultad aumenta en los cruces de 'línea alta x línea enana'. Cuando la competencia se extiende hasta que el grano madure, el proceso de selección llega a ser casi imposible, pues la mayoría de las plantas que serían muy deseables reciben tanta sombra, que se vuelven parcialmente estériles o desarrollan anomalías; esta situación hace parecer inservibles a las sobrevivientes, que son (erróneamente) descartadas.
- En el *retrocruzamiento simple* o en el *cruzamiento de tres líneas*, dos tipos de cruzamiento en que hay menos variabilidad, es posible hacer una

selección previa respecto a la altura y al tipo de planta en la F_1 , con el fin de eliminar las plantas de arroz altas y frondosas. Las plantas enanas que se seleccionen aquí individualmente producen en el campo familias F_2 que son enanas homocigotas o que segregan respecto a la altura de la planta. La competencia no afecta mucho estas familias F_2 enanas, que son homogéneas, pero afecta a las familias que segreguen como altas y enanas (en la proporción 3:1) y a las poblaciones F_2 de los cruces simples.

Los efectos de la competencia se pueden reducir de dos maneras:

- En las plantas F_2 , con las siguientes prácticas: dejando espaciamentos amplios, no aplicando N, y eliminando las plantas altas y frondosas antes de hacer la selección. Ahora bien, las dos primeras no son satisfactorias porque reducen el tamaño de las plantas genéticamente altas.
- En los cruzamientos simples y en los retrocruzamientos que involucren progenitores altos y enanos, la siguiente práctica es muy útil:
 - Inspeccionar las plantas cuando comienza la floración y cortar a ras del suelo, bajo el nivel del agua, los fenotipos altos.
 - Hacer una segunda ronda después de que hayan florecido todas las plantas, y eliminar las plantas altas que hayan quedado del primer corte.
 - Hacer avanzar (o ‘avanzar’) luego a la generación F_2 en el campo, únicamente las plantas enanas, para obtener así poblaciones muy uniformes en cuanto a su altura.

Cuando se desee obtener plantas de altura intermedia, la práctica de eliminar plantas de mayor altura requiere de una supervisión estricta del fitomejorador,

aunque esta práctica no es tan satisfactoria como en el primer caso.

Es importante no confundir la habilidad competitiva con la selección por adaptabilidad, ni hacer que la una sea equivalente de la otra; esto puede ocurrir en poblaciones mejoradas que se cultiven en ambientes donde las temperaturas bajas presenten problemas y las condiciones edáficas sean desfavorables.

Sistemas o métodos de mejoramiento

Los textos de fitomejoramiento describen detalladamente los procedimientos básicos, las ventajas y las desventajas de los tres sistemas de mejoramiento más utilizados: el masal, el de pedigrí y el de retrocruzamiento. Se discutirán entonces en este capítulo las características de estos sistemas que se relacionen específicamente con los programas de mejoramiento de arroz. Otros métodos de mejoramiento, como la selección recurrente y el avance generacional rápido, se aplican en ciertos casos al arroz y, por ello, también se describen en este capítulo.

Método masal (‘bulk’)

El método de selección masal no ha permitido lograr avances importantes en la productividad del arroz tropical porque los científicos agrícolas, en general, no han sido plenamente concientes de dos principios básicos del mejoramiento del arroz:

- La influencia de la *morfología de la planta* en la capacidad de ésta para dar rendimiento y, en consecuencia, la necesidad de reemplazar los fenotipos altos y frondosos por otros más productivos cuyo tipo de planta sea diferente y mejor.

- El efecto perjudicial de la *competencia* en las poblaciones segregantes, cuya consecuencia directa es la pérdida de segregantes valiosos.

Los fitomejoradores que han reconocido las interacciones entre el tipo de planta, la habilidad de la planta para dar rendimiento, y la competencia de las plantas han terminado, en su mayoría, evitando completamente, o modificando, el sistema masal convencional. Actualmente se acepta que el mejoramiento masal (en "bulk") sin restricciones es inútil si el objetivo es aumentar el rendimiento de cruzamientos que segregan ampliamente respecto al tipo de planta.

Ahora bien, un *método masal modificado* tiene buenas posibilidades para el mejoramiento del arroz. En tal sistema se seleccionarían una o dos panículas de cada una de las mejores plantas de cada población a partir de la generación F_2 . Se sigue aplicando la selección masal hasta la F_4 o la F_5 , generación en que las plantas superiores se seleccionan y se purifican; posteriormente, la evaluación continúa por el sistema de pedigrí. La selección masal modificada es, probablemente, más satisfactoria que la selección genealógica o de pedigrí, cuando el cultivo se encuentra en un área en que se obtiene una productividad moderadamente baja. Por ejemplo, en los programas de mejoramiento de arroz de secano enfocados a combinar la tolerancia de la sequía, de las enfermedades y de las condiciones adversas del suelo.

El sistema masal modificado fue empleado con éxito, desde el final de la década de los 70 y durante los años 80, por el programa de mejoramiento de arroz del CIAT; se dieron los pasos siguientes:

- El objetivo inicial fue exponer las generaciones segregantes a *condiciones naturales* que favorecieran la infección de enfermedades como piricularia y hoja blanca, en los Llanos Orientales de Colombia (CIAT, 1979).
- Posteriormente, surgió la idea de producir *poblaciones masales* heterogéneas empleando el método de selección masal modificado, para acumular factores de resistencia a piricularia, y producir poblaciones genéticamente diversas pero con tipo de planta semienano (Martínez, 1985).
- Luego se utilizó el método en América Central, donde se combinó con la selección en sitios contrastantes, para buscar resistencia a enfermedades secundarias y adaptación a las condiciones locales.

El resultado de este intenso trabajo fue la obtención de muchas variedades comerciales; por ejemplo, Oryzica 1, Oryzica 2, Oryzica 3, Oryzica Caribe 8, Araure 4, Fonaiap 1, Palmar, ICTA Motagua, Panamá 1048 y Panamá 3621. Se demostró así que el método masal modificado puede ser útil para manejar poblaciones segregantes de arroz no sólo en los ecosistemas aptos para el arroz de secano sino también en los cultivos con riego.

El método masal modificado tiene una *desventaja*; no permite hacer evaluaciones tempranas de la resistencia a sogata, de la calidad del grano y de otras características, evaluaciones que serían la respuesta a problemas muy limitantes del cultivo. Esta desventaja puede superarse manejando la F_2 por el sistema de pedigrí, en el que se evalúan plantas individuales por familia o por cruce, y procediendo luego a hacer avanzar las plantas seleccionadas, que se someten a selección masal modificada hasta la quinta generación.

Método del retrocruzamiento

Este método permite transferir un carácter de herencia simple a una variedad mejorada, la cual se usa repetidas veces como progenitor recurrente. Los fitomejoradores del arroz han empleado el retrocruzamiento, aunque en menor grado que otros métodos. La principal desventaja del método es que ninguna variedad está tan cerca del ideal que sólo necesite perfeccionar un solo carácter para ser mejorada.

El retrocruzamiento convencional es muy útil para responder a ciertos problemas específicos. Uno de ellos es la resistencia del arroz a los *herbicidas de control total*; éste es un carácter de alto valor comercial porque permite controlar, en un cultivo de arroz, las malezas de la misma especie o grupo taxonómico. Los siguientes resultados se han obtenido con este método:

- En la Universidad de Louisiana se desarrolló una variedad de arroz resistente a los herbicidas del grupo de las imidazolinonas utilizando mutación química (Croughan, 2003).
- Investigadores de la Federación de Arroceros de Colombia (Fedearroz) emplearon el método del retrocruzamiento convencional para transferir esa resistencia a la variedad *Oryzica Yacú 9*; así desarrollaron la variedad CF 205, que fue aprobada para uso comercial en Colombia en el 2005.
- Investigadores del Instituto Riograndense del Arroz (IRGA), en Brasil, desarrollaron, empleando el retrocruzamiento convencional y el mutante mencionado anteriormente, y partiendo del cultivar IRGA 417, la variedad IRGA 422CL, que es resistente a los herbicidas antes mencionados.

En los tres casos se definieron claramente varios aspectos fundamentales: el objetivo del trabajo; la herencia del carácter (la resistencia, en este caso, está controlada por un gen simple); y la metodología de selección, que discrimina con precisión los genotipos resistentes.

Método del retrocruzamiento limitado

En general, los fitomejoradores desean tener alta variabilidad genética en sus poblaciones; sin embargo, en algunos casos, esta condición no es lo adecuado. Cuando se hace un cruzamiento simple entre progenitores muy divergentes —por ejemplo, entre uno enano y otro alto y frondoso— se producen segregaciones muy amplias; por ello, y dado el tamaño reducido de las poblaciones que se emplean en estos trabajos, es difícil identificar segregantes útiles en la generación F_2 . En consecuencia, se recurre al procedimiento de hacer uno o dos retrocruzamientos al progenitor cuyo tipo de planta es bueno, o sea, al progenitor adaptado. Es decir, se prefiere el método del retrocruzamiento limitado porque en él se logra una reducción positiva de la variabilidad genética presente en la población.

Reducir la variabilidad genética en una población tiene ventajas. La apariencia de la F_2 de un cruzamiento simple es una ilustración bastante acertada del valor del retrocruzamiento. En ocasiones, la F_2 de un cruce simple produce pocos segregantes deseables, mientras que la F_2 de un retrocruzamiento es excelente. Esto indica que si se hacen uno o dos retrocruzamientos hacia el progenitor adaptado o de buen tipo de planta, se obtienen una segregación adecuada y una recombinación suficientemente amplia, que darán muchos segregantes en los que las características de la planta y de los granos serán superiores a las

respectivas características de los progenitores recurrentes.

El éxito de un retrocruzamiento está directamente relacionado con el tamaño de la población BC_xF_1 investigada y con la intensidad de selección aplicada a la población. El procedimiento para obtener un número adecuado de plantas (seleccionando, en este caso, respecto a la altura de la planta) es el siguiente:

- Se producen, generalmente, de 100 a 150 (a veces más) semillas en el retrocruzamiento.
- Se siembra la BC_1F_1 , y se descartan las plantas que sean altamente estériles, de maduración tardía, de poco macollamiento y cuyas panículas sean pequeñas o tengan granos de forma o tamaño deficiente.
- En algunos programas de mejoramiento, se hacen avanzar a la F_2 las plantas altas que exhiban características aceptables, junto con las mejores plantas enanas.
- De cada familia F_2 se cultivan de 200 a 400 plantas; las familias F_2 que se derivan de las plantas altas de la F_1 retrocruzadas, segregan en plantas altas y enanas en una proporción de 3:1.
- Las plantas altas se desechan, para reducir la competencia y asegurar la supervivencia de las enanas deseables.

Para evitar la evaluación de las plantas altas en la F_2 , un procedimiento sencillo es obtener un número mayor de semillas en la F_1 , o sea, de 150 a 200, y hacer avanzar a la F_2 únicamente las plantas enanas, fértiles y de buen grano.

El método del retrocruzamiento limitado ha sido empleado con éxito en la *introgresión*, en el arroz cultivado, de caracteres útiles del arroz silvestre. Las especies silvestres del género *Oryza*, especialmente las que portan el genoma

AA, como *Oryza rufipogon*, son fuente de caracteres útiles en el mejoramiento del arroz. En la década de los 90, el programa de mejoramiento de arroz del CIAT cruzó las especies silvestres *O. rufipogon*, *O. barthii* y *O. glaberrima* con las variedades comerciales BG90-2, Oryzica 3 y Caiapo, con el fin de ampliar la base genética del arroz cultivado en América Latina (Martínez et al., 2006). Se hicieron de dos a tres retrocruzamientos hacia las variedades comerciales antes de iniciar el proceso de formación de familias y la selección. Se han obtenido los siguientes resultados de esos cruces:

- Respecto al *rendimiento*: varias líneas BC_2F_6 del cruzamiento BG90-2/*O. rufipogon* rindieron más que el progenitor (el 'parental') recurrente, en ambientes específicos.
- Respecto a las *enfermedades* fungosas: varias líneas avanzadas BC_2F_5 del cruzamiento Oryzica 3/*O. rufipogon* demostraron tolerancia de la enfermedad rizoctoniasis (*Rhizoctonia* sp.), y algunas de ellas se están cruzando con progenitores élite para producir nuevas variedades comerciales.
- Respecto a la adaptación a *ecosistemas*: por lo menos una línea derivada del cruzamiento Caiapo/*O. glaberrima* está cerca de ser liberada como nueva variedad para las condiciones de secano de Nicaragua; para condiciones similares, en Bolivia, se está considerando la liberación de un genotipo derivado del cruzamiento Oryzica 3/*O. rufipogon*.

Método genealógico o del pedigrí

El método del pedigrí (= 'pata de grulla', francés antiguo, por la forma del registro genealógico en el papel) ha sido el más usado y el que ha tenido más éxito en el mejoramiento del arroz, aunque todavía tiene algunos inconvenientes, entre ellos los siguientes:

- Consume mucho *tiempo*, porque deben evaluarse periódicamente las líneas durante la época de cultivo y hay que mantener bien los registros en que se basa la selección que se hace al llegar la madurez del cultivo; ahora bien, dado que cada planta seleccionada se maneja de manera independiente, el material para evaluar crece en forma piramidal y la carga de trabajo se incrementa de manera considerable.
- Es muy *laborioso*, porque cada selección se debe preparar no solamente para su siembra en el campo, sino también para su evaluación en el laboratorio y en viveros especiales respecto a la calidad del grano, a la resistencia a enfermedades e insectos dañinos y a otros caracteres.
- Exige un *conocimiento* muy estrecho (familiaridad) del material investigado y de los efectos del genotipo y del medio ambiente en la expresión del carácter en cuestión; es mucho mayor esta exigencia que en los demás métodos.
- Un requisito esencial para que los resultados sean buenos es (como en todo método de mejoramiento) la acertada elección de los *progenitores*.

Sin embargo, las muchas ventajas del método del pedigrí explican el uso extenso que ha tenido. Pueden destacarse las siguientes:

- Las *generaciones tempranas* del material que se selecciona en el campo pueden evaluarse en pruebas especiales respecto a caracteres como la resistencia a factores adversos y ciertas características del grano (apariencia y contenido de amilosa).
- Los programas de *computador* ('software') disponibles facilitan enormemente el trabajo de manipular la información, mantener los registros y manejar los libros de campo.

- Es posible descartar *genotipos indeseables* y concentrarse en el material útil porque la información obtenida proporciona una base sólida para hacerlo. Por ejemplo:
 - Los datos de la evaluación de las progenies de plantas individuales se reciben mientras las nuevas líneas de pedigrí crecen en el campo; las líneas que, por ejemplo, resulten de mala calidad o sean susceptibles a plagas, se *eliminan* inmediatamente de los libros de campo para no perder tiempo con ellas.
 - El fitomejorador puede conocer el comportamiento de un carácter mejorado volviendo, mediante los registros del pedigrí de generaciones previas, a los surcos en que se hizo la selección. Esta información temprana le permite *predecir*, hasta cierto punto, ese comportamiento en un vivero de campo.

En ocasiones, alguna de estas pruebas falla y da resultados inciertos. Para reducir este riesgo, es esencial que el criterio de selección empleado en el método del pedigrí sea estricto. Hay que aplicar, por tanto, las siguientes reglas:

- Rechazar las líneas que no sean *satisfactorias* respecto a uno o más caracteres fundamentales. El objetivo es aumentar la eficiencia del método. No se deben mantener líneas de inferior calidad pensando que darán plantas deseables en la próxima generación, algo que rara vez ocurre en la práctica. En el arroz, la mayoría de los caracteres importantes se fija en las generaciones tempranas. Es preferible concentrar la actividad y el esfuerzo en los materiales más valiosos.
- Retrasar la selección respecto a *caracteres cuantitativos* hasta las

generaciones avanzadas. La selección por el método genealógico es, a veces, inefectiva respecto a esos caracteres porque dependen más que otros de la dominancia genética y de la interacción genotipo/ambiente. En las generaciones avanzadas, en cambio, hay poca variación dentro de las líneas y es posible evaluar repeticiones en varios ambientes.

- Hacer selección estricta en generaciones tempranas respecto a caracteres controlados por *genes mayores*. Al mismo tiempo, el fitomejorador debe mantener cierta variabilidad que le permita lograr avances en la selección que haga, en generaciones avanzadas, respecto a algún carácter cuantitativo.

Otras técnicas de mejoramiento

Mutaciones

Existe actualmente la tendencia, especialmente entre investigadores que desconocen la variabilidad natural, de proponer la inducción de mutaciones en el arroz como fuente de variabilidad de una característica. Una revisión de literatura sobre el mejoramiento genético del arroz por mutación muestra que la mayor parte de ese trabajo se ha hecho para inducir *caracteres comunes* que abundan en la naturaleza, como el tallo corto, la precocidad, el tamaño del grano, la resistencia al desgrane o un número alto de macollas. No se justifica la inducción de mutaciones —empleada como fuente adicional de caracteres en sustitución de las prácticas convencionales de mejoramiento— cuando la mayoría de las fuentes naturales no haya sido aún explotada.

Si se hace una evaluación realista de las prioridades de mejoramiento basadas en las necesidades de la industria arrocera y de los consumidores de arroz, se hallaría

lo siguiente: el mejoramiento genético por mutación es, en general, más *perjudicial* que *benéfico* durante los primeros años del programa de mejoramiento de una región, tanto en la zona intertropical como en las zonas templadas. Las mutaciones inducidas deberían hacerse exclusivamente en *programas bien establecidos*, muy productivos y que hayan agotado la mayoría de las fuentes naturales de caracteres. Por ejemplo, la inducción de tallos sólidos, de resistencia a los herbicidas, de endospermo amarillo o de glumas frágiles (como las del trigo) sería una contribución extraordinariamente valiosa al mejoramiento del arroz

Los siguientes caracteres fueron logrados por mutaciones y han tenido un gran valor comercial:

- En 1979 se obtuvo en Estados Unidos la variedad semienana Calrose 76 aplicando rayos gamma a la variedad Calrose. La variedad mutante, cuyo enanismo es controlado por un gen recesivo similar a sd_1 (dgwg), ha dado rendimientos de 9 t/ha y ha sido usada en varios programas de mejoramiento para producir nuevas variedades semienanas de mayor potencial de rendimiento (Chao, 1993).
- El caso más relevante de resistencia a herbicidas por mutación es la variedad de arroz resistente al grupo de las imidazolinonas. Fue obtenida (de manera independiente) en la Universidad de Louisiana (Croughan, 2003) y en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), de Argentina (Livore, 2006).
- Se han obtenido también resultados interesantes, aunque están aún en un nivel experimental, en la búsqueda de arroz resistente al herbicida glifosato mediante mutaciones (Zhou et al., 2006).

Selección recurrente

La selección recurrente se ha empleado también en el mejoramiento del arroz. En forma general implica los siguientes pasos:

- Formación de una población base, que puede originarse en cruzamientos biparentales o involucrar varios progenitores.
- Desarrollo de algún tipo de progenie derivada de esa población, como medios hermanos, familias S_1 o simplemente plantas individuales.
- Evaluación de estas progenies para los caracteres objetivo, en uno o varios ambientes.
- Selección de las progenies superiores de la población utilizando el promedio de un carácter o un procedimiento más sofisticado, como un índice de selección que incluya varios caracteres.
- Recombinación de las progenies seleccionadas para dar origen a la población mejorada.
- Repetición de este proceso durante varios ciclos.

Este método, que se aplica al mejoramiento de especies de polinización cruzada, procura aumentar la frecuencia de los *alelos favorables* en una población. Tiene mucha utilidad para el mejoramiento de caracteres cuantitativos, porque en las especies autógamas (especialmente en el arroz) existen ciertas desventajas en relación con las especies alógamas:

- Hay poca recombinación después de un cruzamiento porque el sistema reproductivo funciona por autopolinización.
- Siendo además una especie diploide, en la que se utilizan principalmente cruzamientos biparentales, el número de alelos diferentes en la población segregante es pequeño.

- Las fuertes presiones de selección y el tamaño efectivo reducido de las poblaciones manejadas conducen, frecuentemente, en el arroz a la deriva genética, y ésta trae consigo la pérdida de alelos valiosos.

Casos

El programa de mejoramiento de arroz del CIAT ha utilizado el método de la selección recurrente con varios objetivos:

- En 1982 se fijó el objetivo de aumentar la *recombinación* entre factores genéticos provenientes de diversas fuentes de resistencia a piricularia y, para lograrlo, se propuso emplear la fuente de androesterilidad IR36 en un programa de selección recurrente; en éste se utilizó un esquema de selección masal fenotípica que comprendía los pasos siguientes (CIAT, 1982):
 - el cruzamiento de 19 materiales con la fuente de androesterilidad;
 - la siembra de la generación S_0 en la estación experimental La Liberta (del ICA, en los Llanos Orientales de Colombia), donde había una alta presión de enfermedades;
 - la selección de plantas S_0 fértiles; y
 - posteriormente, la recombinación, mediante la cosecha de las plantas S_1 estériles.
- Más tarde (década del 90) se fijó el objetivo de *ampliar la base genética* del arroz cultivado. Para lograrlo, se desarrollaron varias poblaciones, tanto para el sistema con riego como para el de secano —entre ellas, PCT-6 y PCT-8 (Martínez et al., 1997). Estas poblaciones sirvieron de base para el desarrollo de nuevas poblaciones, y algunos cultivares se han obtenido de estas últimas.

Manejo de poblaciones

El manejo de las poblaciones de arroz obtenidas por selección recurrente requiere de *metodologías* y conceptos un tanto diferentes de los que se emplean en el mejoramiento convencional de ese cultivo; entre otras, las siguientes:

- En la recombinación de las progenies seleccionadas es posible utilizar cruzamientos manuales, pero es más práctico servirse de un sistema natural que garantice la esterilidad masculina al hacer el cruzamiento.
- Para crear una buena población, deben identificarse progenitores que estén adaptados tanto respecto al sitio (adaptación espacial) como a la época del cultivo (adaptación temporal).
- Sería deseable, además, tener previamente información acerca del valor de los genes que transmite a la progenie cada progenitor para asegurarse de que la futura población tenga un promedio y una varianza genética altos para los caracteres de interés; estos valores son fundamentales para lograr un progreso genético en este método.
- Es necesario utilizar un tamaño poblacional efectivo adecuado, para reducir la pérdida de alelos valiosos que ocurriría por la deriva genética debida al muestreo.

El proceso de evaluación, selección y recombinación puede manejarse de diferentes maneras, es decir, pueden utilizarse varios esquemas que combinen, en forma diferente, unidades de selección y de recombinación. Lo fundamental, sin embargo, es emplear un esquema de selección que permita lograr lo siguiente:

- Aprovechar un porcentaje alto de la varianza genética aditiva.

- Evaluar adecuadamente las progenies dejando intervalos cortos entre los ciclos de selección.

Por otro lado, se piensa que los métodos de mejoramiento convencionales, como el genealógico (o del pedigrí), son poco eficientes para mejorar en el arroz los *caracteres cuantitativos* controlados por muchos genes, con efecto pequeño y altamente influenciados por el ambiente. No obstante, el mejoramiento convencional, en el que se reciclan constantemente las líneas élite, es un proceso cíclico similar a la selección recurrente y ha producido excelentes cultivares de arroz.

Obtención de híbridos

Los fitomejoradores buscan activamente formas alternas de mejoramiento para responder a la necesidad de incrementar constantemente el potencial de rendimiento del arroz. Una de estas alternativas es el uso del vigor híbrido, a través de la heterosis que se presenta cuando se cruzan dos líneas homocigotas genéticamente distintas.

Los híbridos de arroz han mostrado regularmente ventajas en rendimiento sobre las mejores variedades convencionales, que se calculan entre un 15% y un 20% (Virmani, 2005). Este mayor rendimiento ha sido atribuido a varias causas. Entre éstas, un incremento en la producción de *materia seca*, porque en el híbrido aumenta el área foliar y es mayor la tasa de crecimiento del cultivo; y un *índice de cosecha* mayor, que resulta de un mayor número de granos por panícula y de un aumento en el peso de los granos (Virmani, 2005).

El arroz híbrido posee también mayor estabilidad y resistencia a dos tipos de estrés: el biótico y el abiótico.

Estrategias

Para producir híbridos que sean utilizados como cultivares comerciales, los fitomejoradores de arroz deben cambiar sus metodologías y estrategias. Se sugieren los cambios siguientes:

- A diferencia del mejoramiento convencional, el objetivo fundamental del proceso ya no es el comportamiento de la línea *per se*, sino lograr el máximo nivel de *heterosis* cuando ésta se cruza con otra (u otras) líneas.
- Asimismo, y debido al sistema reproductivo del arroz, es fundamental la existencia de esterilidad masculina que permita producir, de manera práctica, la semilla híbrida. Actualmente existen tres sistemas, siendo el más utilizado el de las tres líneas (A, B y R), llamado también sistema genético-citoplasmático.
- En tercer lugar, en el desarrollo de líneas debería darse más importancia, en la expresión de la heterosis del arroz, a la dispersión de los *alelos favorables* entre los progenitores que a la dominancia genética, cuya relevancia puede ser menor en una especie autógama como el arroz.
- Finalmente, es necesario hacer un gran número de *cruzamientos de prueba* ('test crosses'), pues éstos permiten identificar la calidad de los genes que la línea pura trasmite a sus progenies y la forma en que estos genes interactúan con los genes de otros progenitores.

Los cruzamientos de prueba no se usan mucho en el mejoramiento convencional del arroz, pero son decisivos en la obtención de híbridos, por varias razones:

- Permiten identificar genotipos que pueden transformarse en nuevas líneas mantenedoras o utilizarse

como restauradores en nuevas combinaciones híbridas.

- Permiten identificar combinaciones de líneas que producen híbridos con alta heterosis.
- Permiten identificar patrones heteróticos, o grupos de líneas que producen alta heterosis cuando se cruzan con otros grupos de líneas.
- Son indispensables para identificar líneas de buena capacidad de combinación que se deben avanzar.
- Son la clave para mantener la pureza de las líneas androestériles.

Todo este trabajo requiere bastante mano de obra, suficientes recursos y mucha dedicación de los fitomejoradores.

Dificultades

El mejoramiento y producción de híbridos de arroz comerciales presenta algunas dificultades, por ejemplo:

- Los híbridos de arroz tienen heterosis positiva para la *altura de planta*, y por esta razón son más susceptibles al vuelco que las variedades convencionales.
- El grano producido por un híbrido es *semilla F₂*, que segrega y esto limita el desarrollo de híbridos que tengan suficiente heterosis para el rendimiento; y calidad del grano tal que lo haga aceptable en el mercado. Sin embargo, estas características pueden mejorarse haciendo cruzamientos y selección como lo muestran varios híbridos comerciales liberados recientemente en los Estados Unidos.
- Para desarrollar híbridos comerciales competitivos, el programa debe invertir recursos considerables en la fase de evaluación de rendimiento final (testing, en inglés), que incluya un gran número de ambientes y permita predecir adecuadamente el comportamiento de materiales en campos de producción.

- La mayor dificultad se encuentra en producir semilla híbrida a un *costo razonable*, pues el sistema reproductivo del arroz no está adaptado a la polinización cruzada, y las cantidades de semilla obtenidas en campos comerciales son pequeñas.

Programas institucionales

Varias instituciones de América Latina han establecido programas de mejoramiento de arroz para desarrollar híbridos comerciales.

- En Brasil, el programa de híbridos de la Empresa Brasileira de Investigación Agropecuaria (Embrapa) se inició en 1984 y llevó a cabo dos iniciativas interesantes:
 - emplear el carácter del estigma largo, obtenido de la especie *Oryza longistaminata*, para incrementar el porcentaje de polinización cruzada;
 - utilizar el método de selección recurrente recíproca para producir líneas mantenedoras y restauradoras (Neves y Rangel, 1994).

Este programa obtuvo híbridos experimentales cuyo rendimiento fue superior al de las variedades comerciales, varias líneas mantenedoras y algunas líneas restauradoras (Neves y Rangel, 1994); sin embargo, no se obtuvieron híbridos comerciales.

- En Colombia, la Federación de Arroceros de Colombia (Fedearroz) inició un programa de híbridos de arroz en 1983 y obtuvo los siguientes resultados de sus investigaciones:
 - varias líneas mantenedoras del IRRRI proporcionaban niveles adecuados de heterosis cuando eran cruzadas con variedades

comerciales colombianas, pero los cruces tenían dos defectos: carecían de resistencia a las principales plagas y enfermedades que limitan el rendimiento en el país, y su grano no era de buena calidad;

- se identificaron algunos genotipos que podían convertirse en mantenedores, y éstos se encontraron, principalmente, entre las variedades denominadas ‘criollas’ que pertenecen al grupo Japónica tropical;
- igualmente, se identificaron líneas con la capacidad de restaurar la fertilidad; éstas se hallaron principalmente entre las variedades comerciales del grupo Índica, como CICA 8, *Oryzica Caribe 8* y *Oryzica 1*.

Este programa logró también combinaciones híbridas experimentales cuyo rendimiento superó el de las variedades convencionales (Muñoz, 1994; Holguín et al., 1998).

A pesar de estos buenos resultados, ambos programas fueron abandonados.

Recientemente, el IRGA, en Brasil, y otras instituciones, como el CIRAD, en Francia, han recuperado el interés por la investigación de híbridos de arroz, y han obtenido resultados muy interesantes (Rosso et al., 2006).

Selección ‘asistida’ por marcadores

La biotecnología y, especialmente, los marcadores moleculares, son una herramienta que complementa el mejoramiento convencional del arroz y puede aportarle grandes beneficios al cultivo. El marcador molecular se define como un fragmento de ADN que se encuentra en una posición específica del

genoma y puede ser utilizado para señalar la posición de un gen en particular. La selección 'asistida' (o auxiliada) por marcadores se vale de éstos como 'marcadores de genes' (o 'marcadores genéticos'), es decir, como instrumentos para señalar o confirmar la presencia de genes específicos o de combinaciones de genes que confieren un fenotipo deseado (por ejemplo, la resistencia a alguna enfermedad o la resistencia a un insecto dañino). Es entonces un método de *selección indirecta*, en el que la asociación entre el marcador y el gen de interés es fundamental para sustituir el tamizado fenotípico o para ayudar a realizarlo.

Ventajas y condiciones

Entre sus ventajas y beneficios están los siguientes (Xu et al., 2005):

- Reduce el tiempo que se requiere para obtener un genotipo deseado.
- Permite incorporar, de manera efectiva y eficiente, caracteres de interés en genotipos adaptados.
- Permite mejorar, específicamente, caracteres difíciles de evaluar y de baja heredabilidad.
- Es un método más simple comparado con el tamizado fenotípico.
- Permite realizar la selección en estado de plántula, especialmente en el arroz, antes del trasplante.
- Es más confiable, pues los marcadores no están expuestos a los efectos ambientales y es posible discriminar entre genotipos homocigotos u heterocigotos.

La selección asistida da buenos resultados, si se tienen en cuenta, principalmente, los factores siguientes:

- Los caracteres bajo selección poseen valor comercial y la selección fenotípica ha demostrado ser poco efectiva.

- Existe un mapa genético con un número adecuado de marcadores polimórficos.
- Hay un ligamiento estrecho entre los marcadores y los genes de interés.
- Ocurre una recombinación adecuada entre los marcadores y el resto del genoma.
- Hay capacidad en el programa de mejoramiento para evaluar un número grande de plantas, analizar de manera conjunta los datos moleculares y fenotípicos, y tomar decisiones; de manera que la evaluación sea efectiva respecto a su costo y al tiempo que requiere.

Estrategias

La selección asistida por marcadores implica inicialmente un *esfuerzo* considerable en la identificación de marcadores asociados al carácter de interés antes de que éstos sean utilizados de manera rutinaria en un programa de mejoramiento. Ese esfuerzo comprende actividades como las siguientes:

- Desarrollar *poblaciones genéticas* para estudiar la herencia de los caracteres de interés (un trabajo necesario en la mayoría de los casos); estas poblaciones, diseñadas previamente con ese fin, son poblaciones F_2 , haploides dobles (DH, en inglés), líneas recombinantes endogámicas (las RIL, en inglés), entre otras. En ellas se ha elevado al máximo el polimorfismo entre los progenitores y el desequilibrio de ligamiento.
- Evaluar las *progenies* desarrolladas para los caracteres de interés, preferiblemente en varios *ambientes*, con el fin de establecer la influencia que tienen los genes y el ambiente en la expresión del carácter (o los caracteres) que interesa(n).
- Establecer la *huella genética* de estas progenies con un número adecuado de marcadores distribuidos de forma adecuada en el genoma.

- Realizar un análisis de *ligamiento* para establecer la segregación de los marcadores y calcular luego la localización de éstos en el mapa genético.
- Identificar *asociaciones* significativas entre el promedio del carácter y el genotipo del marcador, utilizando metodologías como el análisis de regresión, el mapeo de intervalo simple, el mapeo de intervalo compuesto, y otras.
- Hacer (en ciertos casos) un *estudio más detallado* que se denomina 'mapeo fino' para identificar marcadores estrechamente ligados con el carácter, y minimizar así el error causado por la recombinación entre los marcadores y el(los) gen(es) de interés.
- Insertar, finalmente, el procedimiento de selección asistida en el programa de mejoramiento; para lograrlo, se necesita establecer una *rutina de evaluación* con los marcadores moleculares que sea confiable y de bajo costo, y que produzca información en el menor tiempo posible.

Recientemente, se han propuesto *nuevas estrategias* para encontrar asociaciones entre marcadores y caracteres de interés que podrían aplicarse en los programas de mejoramiento convencionales:

- Una de ellas es el '*mapeo por asociación*', que hace uso de la asociación no aleatoria entre alelos situados en diferentes loci (o desequilibrio en el ligamiento, LD); es el resultado de todos los eventos de recombinación que han ocurrido desde el origen de un alelo por mutación, en una población, con el fin de encontrar asociaciones entre marcadores y caracteres de interés (Zhu et al., 2008). En este caso se emplean las poblaciones desarrolladas rutinariamente por los

programas de mejoramiento (Parisseaux y Bernardo, 2004), las colecciones de germoplasma y el material de los viveros (Malosetti, 2006), en vez de las poblaciones F_2 , haploides dobles o RIL (ver antes) para el mapeo de genes. Este mapeo tiene las siguientes ventajas:

- hay mayor resolución, es decir, más eventos de recombinación han ocurrido en la historia de la población;
- se estudia un mayor número de alelos segregantes en la población, en vez de dos alelos en las poblaciones biparentales;
- se emplea menos tiempo en la investigación (Zhu et al., 2008).

Pueden aparecer, sin embargo, falsos positivos debido a la estructura de la población; además, para un fitomejorador, el empleo de esta estrategia con germoplasma no adaptado puede ser de poco valor (Bernardo, 2008).

Esta estrategia sería muy útil en un programa convencional de mejoramiento en que se desarrollen cientos de líneas al año, que luego serán evaluadas extensivamente en múltiples ambientes (Arbelbide et al., 2006).

De cualquier forma, el fitomejorador debe centrar su interés en el desarrollo de cultivares que hayan sido mejorados a través de la introgresión o la selección de esos bloques de genes favorables, y no debería enfocarse tanto en el simple descubrimiento de nuevos QTL y en el reporte que haga de éstos (Bernardo, 2008).

Empalme con mejoramiento

La combinación entre los métodos de mejoramiento convencional y la selección asistida por marcadores se puede realizar utilizando varios esquemas; pueden mencionarse los siguientes:

- **Retrocruzamiento asistido** por marcadores (MAB). El objetivo de este método o esquema es transferir un carácter específico a un progenitor recurrente. En cada generación BC_xF_1 , la selección se realiza en dos fases: inicialmente para el(los) marcador(es) asociado(s) al gen de interés proveniente del donador; y posteriormente para otros marcadores asociados al genoma del progenitor recurrente. Las plantas que porten el gen de interés y tengan la mayor cantidad proporcional del genoma del progenitor recurrente se cruzan nuevamente con el progenitor recurrente; luego se continúa el proceso. Las ventajas principales del método son las siguientes:
 - se hace una selección efectiva del locus que interesa al investigador;
 - se minimiza el arrastre de genes no deseados;
 - se acelera la recuperación del genoma del donante; y
 - se reduce el tiempo requerido para obtener el producto deseado.
- **Acumulación sucesiva** de genes ('piramidación'). Este método se emplea para combinar, en un mismo genotipo, varios genes, los cuales confieren, generalmente, resistencia a diversas enfermedades o razas de un patógeno. El método consta de los siguientes pasos:
 - se cruzan donantes de genes de interés con un mismo genotipo receptor o se cruzan entre ellos;
 - se obtienen luego líneas fijas (utilizando cultivo de anteras o SSD), y en éstas se identifican (usando marcadores moleculares) las que poseen los genes de interés;
 - más adelante, estas líneas son entrecruzadas, autofecundadas y seleccionadas en forma sucesiva,

hasta acumular en un mismo genotipo todos los genes de interés.

- **Selección con marcadores** en generaciones tempranas: en este caso, la selección asistida se utiliza como herramienta para mejorar la eficiencia de la selección practicada mediante un método convencional, como el pedigrí. La selección con los marcadores se hace en una generación temprana, como la F_2 o la F_3 , donde se identifican, y se hacen avanzar a la siguiente generación, las plantas que porten los alelos deseables; el objetivo aquí es fijar los caracteres de interés.

Entretanto, las plantas que exhiban combinaciones de genes no deseadas son eliminadas; de este modo, los recursos del programa se concentran en unos pocos genotipos valiosos.

Caracteres de genes múltiples

Las metodologías mencionadas anteriormente se emplean actualmente en varios programas de mejoramiento para manipular los genes mayores o los QTL que explican una parte proporcionalmente grande de la varianza de la población.

Los caracteres complejos controlados por muchos genes o muchos QTL, que son de efecto pequeño y están altamente influenciados por el ambiente, son más difíciles de manipular. Por esta razón, pocos programas emplean en este trabajo la selección asistida. Sin embargo, se han propuesto varios métodos en que interviene dicha selección, por ejemplo:

- **Incremento de alelos** favorables en poblaciones F_2 . La selección asistida es utilizada, en este caso, para aumentar la frecuencia de líneas recombinantes que posean, en las generaciones avanzadas de endogamia, la mayor cantidad de alelos favorables (Bernardo, 2008). La población base es la generación F_2

derivada, ya sea de cruzamientos simples, retrocruzamientos limitados o cruzamientos de tres o cuatro líneas. En esta generación se eliminan todos los individuos que sean homocigotos para los marcadores asociados con la disminución del carácter; entretanto, las plantas restantes son sometidas a autofecundación hasta obtener la homocigosis. De esta forma, en la población de líneas recombinantes aumenta la frecuencia esperada de individuos homocigotos para todos los alelos que incrementen el carácter deseado, los cuales tendrán promedios de valor superior (Bernardo, 2008).

- **Selección recurrente asistida** por marcadores (MARS). El método contempla ciclos múltiples de selección asistida por marcadores seguida de una o varias recombinaciones, con el fin de aumentar la frecuencia de los alelos favorables en la población y de desarrollar, simultáneamente, líneas fijas de comportamiento superior (Bernardo, 2008). El método consta de los siguientes pasos:
 - identificar con marcadores moleculares las plantas F_2 o las progenies derivadas $F_{n:2}$, que posean los alelos estudiados, para incrementar el carácter deseado en todos o casi todos los loci o los QTL que sean objeto de selección;
 - a partir de estas plantas o progenies, se desarrollan líneas recombinantes endogámicas;
 - estas líneas se entrecruzan más adelante para obtener la población mejorada, en la que se hace de nuevo la selección asistida;
 - el proceso se repite hasta realizar dos a tres ciclos más (Bernardo, 2008).

Proyectos institucionales

Varios programas de mejoramiento están empleando la selección asistida por marcadores de manera rutinaria, especialmente para mejorar características de calidad del grano y de resistencia a enfermedades; se mencionan los siguientes:

- El programa de mejoramiento de arroz de la Universidad de Arkansas utiliza el método de pedigrí junto con selección asistida para mejorar el contenido de *amilosa* del grano y la resistencia del arroz a la enfermedad *piricularia*. Para el contenido de *amilosa* emplean el marcador RM 190 descrito por Bermang et al. (2001); para la *piricularia* emplean los marcadores RM 208 (gen *Pi-b*), AP5659-1 (gen *Pi-z*), y *Pi-indica* junto con el SNP YL183 (gen *Pi-ta*). Las poblaciones base son las familias F_3 , en las cuales se evalúan siete plantas por familia en forma masal y se eliminan las familias homocigotas respecto al bajo contenido de *amilosa* o a la susceptibilidad a la enfermedad. La extracción del ADN se hace en las semillas y para la lectura del polimorfismo se utiliza un secuenciador automático (Boyett et al., 2007).
- El programa de arroz del CIAT está desarrollando un método de selección asistida por marcadores respecto al *añublo* o *piricularia*; el objetivo es transferir a materiales élite los genes *Pi1(t)*, *Pi2(t)* y *Pi33(t)*, que confieren resistencia a las razas de *Piricularia grisea* predominantes en América Latina (CIAT, 2006).

Cultivo de anteras

Los fitomejoradores de arroz han desarrollado nuevos métodos de mejoramiento con el objetivo de aumentar la *eficiencia de la selección*. El

cultivo de anteras es uno de tales métodos y con él se busca producir rápidamente líneas fijas provenientes de un cruzamiento. El procedimiento es el siguiente:

- Las anteras de plantas F_1 se colocan en un medio apropiado, donde las células de polen haploides producen tejido no diferenciado (callo).
- Se agregan al medio las hormonas apropiadas, y el callo sostenido en él regenera plantas.

Aunque algunas de esas plantas pueden ser haploides, en otras tantas ocurre una duplicación espontánea de los cromosomas y se obtienen plantas diploides normales. La estructura genética de la población de haploides dobles es similar a la que se obtiene mediante la descendencia de una semilla única, pero la ventaja en que su producción tarda menos tiempo (Mackill et al., 1996).

El programa de mejoramiento del CIAT ha hecho bastante uso del cultivo de anteras y ha obtenido buenos resultados (algunos relevantes, como el primero que se menciona a continuación):

- Produjo germoplasma tolerante a *temperatura bajas* y con buena *calidad* de grano, que provenía de cruzamientos entre algunos genotipos chilenos y la variedad americana Lemont (CIAT, 1987).
- Produjo germoplasma para los ecosistemas de *secano*, con el fin de acelerar la ampliación y la diversificación de la *base genética* del arroz en América Latina, y de facilitar la elaboración de mapas de marcadores moleculares de genes de importancia económica (Lentini et al., 1997).

Si se hace selección en líneas haploides dobles, que sean homocigotas, se pueden

lograr dos resultados con este método: mayor ganancia genética —porque se aprovecha en su totalidad la varianza aditiva— y mayor heredabilidad—porque los efectos de la dominancia no existen. Otras dos ventajas tiene el uso del cultivo de anteras (Lentini et al., 1997):

- El tiempo necesario para obtener una línea fija se reduce de 3 a 1½ años.
- La metodología es sencilla y se puede adoptar fácilmente por un programa de mediana capacidad.

Hay, sin embargo, limitaciones en el uso del cultivo de anteras porque no todos los genotipos responden a él de igual manera. En general, las variedades del grupo Japónica, tanto templado como tropical, responden mejor que los genotipos del grupo Índica (Lentini et al., 1997). Por tal razón, el cultivo de anteras de variedades de tipo Japónica da muy buenos resultados (Mackill et al., 1996).

Mejoramiento genético de características agronómicas y morfológicas

Enanismo y tolerancia al volcamiento

El acame o volcamiento temprano de los tallos largos y delgados de un cultivo de arroz es un fenómeno que altera la distribución de las hojas en las plantas, aumenta así la sombra que unas hojas hacen a otras, interrumpe el transporte de nutrientes y de fotosintatos, causa esterilidad en la planta, y reduce finalmente el rendimiento. Los tallos cortos, gruesos y fuertes son el carácter de la planta que más resiste el volcamiento (o vuelco); además, estos tallos determinan las siguientes características:

- Una relación proporcional grano/paja favorable.

- Una buena respuesta al N.
- Una reducción en pérdidas respiratorias en los tallos.
- Una alta capacidad de rendimiento.

Desafortunadamente, facilita también el ataque de patógenos como *Rhizoctonia* sp.

La resistencia de la planta de arroz al volcamiento está entonces relacionada directamente con la poca altura de la planta, aunque depende también de *otros caracteres* como el diámetro del tallo, el espesor de las paredes y el grado en que las vainas de las hojas se adhieren a sus entrenudos. Ahora bien, el fitomejorador no puede evaluar fácilmente en el campo esas características anatómicas ni la adherencia de la vaina al tallo, pero puede, por ejemplo, aplicar niveles altos de N y observar la altura y el grosor que adquieren los tallos en respuesta al fertilizante. Existen materiales de arroz semienanos que son susceptibles al vuelco y hay también genotipos de altura intermedia y de tallos fuertes y flexibles que lo toleran.

Las *condiciones ambientales* en que se haga la selección (respecto al volcamiento) influyen también en la tolerancia de este fenómeno que exhiban los materiales estudiados. Las líneas desarrolladas en condiciones de secano o las trasplantadas en el sistema con riego muestran mayor susceptibilidad al vuelco que aquellas cuyo avance generacional se realiza en condiciones de siembra directa con semilla seca o en el sistema de pregerminado.

Vigor vegetativo

El vigor vegetativo inicial es una característica de la planta que le permite llenar rápidamente los espacios entre plantas y entre surcos en el terreno en que crece. El carácter es deseable si no conduce a un crecimiento excesivo de la

planta y, por ende, a la sombra ('sombreado') que se hacen mutuamente las hojas después de que empiezan a formarse las panículas. El vigor vegetativo se da en asociación con otros caracteres, por ejemplo:

- Emergencia y desarrollo rápido de las plántulas.
- Desarrollo precoz y un número considerable de macollas.
- Hojas moderadamente largas e inicialmente flácidas.
- Aumento temprano y rápido en la altura de las plántulas.

Los niveles de vigor vegetativo y las variedades de arroz que los demuestran son los siguientes:

- *Nivel bajo*: se da en los materiales moderadamente cortos, de escaso macollamiento; entre ellos, las variedades de los Estados Unidos y de Surinam, y la mayoría de las variedades de secano y del grupo Japónica.
- *Nivel alto inicial*: ocurre en algunas variedades altas, de pocas macollas y adaptadas a la siembra directa; en las variedades tropicales no mejoradas cuyo follaje suele ser excesivo en la floración y son demasiado altas y propensas al acame.
- *Nivel excelente*: se observa en varios tipos enanos del grupo Índica, incluyendo las variedades CICA 4, INTI y CICA 8, en las que se combina con flacidez inicial de las hojas, hábito erecto de la planta adulta, y una tasa de crecimiento lenta después de que la planta alcanza el área foliar crítica.

El *momento* en que se evalúan los materiales respecto a este carácter, varía del modo siguiente:

- La evaluación debería realizarse de 40 a 50 días después de la germinación, cuando se observen diferencias claras

en el vigor inicial de las plantas, en los viveros en que se aplica el método del pedigrí.

- Más de 50 días después de la germinación de la semilla, en áreas poco cálidas o que sean deficientes en N.
- La evaluación debería iniciarse en la F_3 , se anota el vigor de cada línea y se siguen evaluando hasta los ensayos de rendimiento, aunque es difícil evaluar el vigor de las plantas individuales.

Habilidad de macollamiento

Si la habilidad de la planta para producir muchas macollas se combina con la disposición de los tallos en un arreglo semicompacto, las macollas reciben mucha más radiación solar y, por consiguiente, el sombreado mutuo de las hojas por unidad de superficie no es tan grave. El macollamiento abundante se prefiere al intermedio o al escaso en las variedades mejoradas porque, siendo éstas semienanas en su mayoría, no tienen un índice de área foliar óptimo y el número alto de macollas no conduce, por tanto, a un crecimiento excesivo de la planta y al sombreado mutuo de sus hojas.

Si la densidad de siembra es alta, las variedades que macollan profusamente formarán más tallos por planta, y darán una producción mayor de grano que las variedades de escaso macollamiento. Un buen número de macollas compensará las plantas que se pierdan cuando la densidad de siembra sea baja; esta plasticidad de respuesta no la tienen las variedades cuya habilidad de macollamiento es limitada. Ahora bien, un *macollamiento excesivo* puede implicar la producción de tallos no productivos y sería, entonces, indeseable.

El mejoramiento de plantas de buen tipo y con una gran habilidad de

macollamiento es relativamente sencillo y ha presentado los siguientes resultados:

- Si se reduce el tamaño de la planta (menor altura), su capacidad de macollamiento no disminuye, generalmente y, en algunos casos, puede aumentar.
- Si en un cruzamiento hay un progenitor de buen macollamiento, los segregantes obtenidos macollan bien casi siempre.

El macollamiento abundante, como objetivo de mejoramiento, requiere especial cuidado cuando se hace siembra directa. Existe evidencia empírica contundente de que ocurre una selección natural contra el buen macollamiento en las poblaciones avanzadas en este sistema de siembra y, eventualmente, se producen genotipos de bajo macollamiento. Esta pérdida puede contrarrestarse del modo siguiente:

- Sembrar con densidad baja la F_2 para facilitar la identificación de las plantas que macollan abundantemente.
- Hacer luego una selección estricta respecto a una gran habilidad de macollamiento.
- Cuando sea posible, utilizar periódicamente el sistema de trasplante en la F_2 y las parcelas de observación.

En todo caso, hay que tener en cuenta que un macollamiento excesivo puede conducir a un crecimiento exuberante y, en consecuencia, al *sombreado mutuo* de las hojas, lo que finalmente limitará el rendimiento.

Caracteres relacionados con la hoja

Hoja erecta

El carácter genético más importante de la hoja es su posición erguida después

de la iniciación de la panícula, el cual está asociado con una alta capacidad de rendimiento. Las hojas erectas permiten que penetre mucha *luz solar* en el follaje y que se distribuya en él adecuadamente, lo que trae consigo un incremento de la fotosíntesis (Yoshida, 1981). Hay razones teóricas y pruebas experimentales evidentes de que la fotosíntesis de un cultivo de arroz alcanza un nivel óptimo, cuando las plantas combinan hojas superiores cortas y erectas con hojas inferiores gradualmente flácidas y más largas (Yoshida, 1981).

Longitud, anchura y grosor de la hoja

La longitud de las hojas es variable en un cultivo de arroz. Por otra parte, el ángulo que forma la hoja con el tallo está asociado directamente con su longitud; por ejemplo, las hojas cortas tienen una *distribución* más uniforme, de tal suerte que la sombra que se harían mutuamente es menor, lo que les permite utilizar la luz con más eficiencia. En consecuencia, las hojas angostas contribuyen a aumentar el rendimiento de grano de la planta.

El grosor de la hoja ha sido relacionado con la capacidad de rendimiento alta, porque está asociado con una tasa fotosintética mayor que la de una hoja delgada, por unidad de área foliar. Sin embargo, algunas variedades muy productivas tienen hojas relativamente delgadas. Estas observaciones sugieren que esta característica no tiene una relación directa importante con el potencial de rendimiento.

Rigidez, color y senescencia de la hoja

La *rigidez* de las hojas es deseable únicamente en áreas en que hay vientos intensos que las desgarran y las parten. Este carácter parece estar asociado directamente con el grosor de la hoja y con la lignificación de los tejidos foliares.

El *color verde oscuro* de las hojas está asociado, según algunos investigadores, con una buena capacidad de rendimiento, aunque la asociación no es muy clara. Por ejemplo:

- Fedearroz 50 tiene un potencial de rendimiento excelente y mantiene las hojas de color verde oscuro durante todo el ciclo del cultivo.
- Epagri 108, en cambio, es igualmente muy productiva y, sin embargo, sus hojas son de color verde pálido.

Entretanto, existen cuatro tipos de *senescencia* retardada y sólo dos de ellos son funcionales. Esto indica que existen fenotipos 'stay green' que pueden ser cosméticos y este carácter no se relaciona con el rendimiento.

Algunos fitomejoradores opinan que la senescencia lenta de las dos o tres hojas superiores de la planta es deseable porque, teóricamente, mantiene activa la *fotosíntesis* y permite así que el grano alcance su madurez completa. Además, en esas plantas la sanidad de las hojas es mucho mayor que en las plantas corrientes. En el CIAT se han estado seleccionando líneas de arroz que presenten esas dos características de las hojas: senescencia lenta y sanidad hasta el momento de la cosecha.

Hay que tener en cuenta que la senescencia lenta es el resultado de un *equilibrio* entre la conservación del aparato fotosintético y la degradación de proteínas requerida para el llenado del grano. Cuando no hay N disponible, la planta necesita degradar las proteínas de las hojas; por consiguiente, para que haya senescencia lenta, es muy importante que la planta continúe absorbiendo N hasta la etapa final del llenado del grano; el sistema radical desempeña aquí, por tanto, un papel clave.

Hojas glabras

Las hojas y las espiguillas de la mayoría de las variedades de arroz son pubescentes, y sólo las de unas pocas variedades son glabras, es decir, tienen pocos tricomas bicelulares o no tienen ninguno. Ahora bien, ninguna variedad de arroz tiene hojas pubescentes y glumas lisas, o viceversa.

Las variedades glabras no irritan la piel de los cultivadores durante la cosecha, el desgrane, el secamiento y la molinería; por consiguiente, la condición de planta glabra es bastante deseable. Por otro lado, las hojas, espiguillas u otras partes de las plantas que no tengan pelos (lisas) no están, aparentemente, asociadas con el potencial de rendimiento o con la reacción de la planta al ataque de insectos o enfermedades. Hay variedades enanas glabras o lisas, de buen comportamiento, que son preferibles al material proveniente de los Estados Unidos; algunas están disponibles en el IRRI.

Hoja bandera

La hoja bandera es importante en relación con la capacidad de rendimiento de la planta, porque suministra los productos de la fotosíntesis directamente a la panícula. Ayuda también a estabilizar el rendimiento reduciendo el daño ocasionado por los pájaros, ya que una hoja bandera erecta y moderadamente larga protege bastante bien el grano maduro. La hoja bandera de las variedades altas rara vez cubre totalmente la panícula.

La longitud y la rigidez de la hoja bandera son variables. Muchas variedades enanas tienen hoja bandera corta y erecta; en otras, esta hoja es larga y flácida y las hojas inferiores son cortas y rectas. Así pues, parece que el tamaño de la hoja bandera es independiente del tamaño de las hojas más bajas.

Algunos investigadores chinos sugieren la posibilidad de desarrollar un *superhíbrido* de arroz de altísimo potencial de rendimiento, en el que las tres últimas hojas, incluyendo la hoja bandera, sean largas (más de 50 cm.), angostas y en forma de V, tengan un peso específico elevado y sean de color verde oscuro (Yuan, 2001). Lo interesante de esta sugerencia es que las variedades Fedearroz 50, Fedearroz 60 y otras desarrolladas recientemente en Colombia y otros países de América Latina ya poseen esas características.

Caracteres relacionados con la panícula

Tamaño de la panícula

Debería esperarse un rendimiento alto de las líneas que combinan un buen macollamiento con panículas largas. Sin embargo, hay una asociación negativa entre el tamaño de la panícula y el número de panículas por unidad de área, y esta asociación dificulta el desarrollo de genotipos que tengan muchas macollas y panículas excepcionalmente largas. Además, los caracteres de la panícula no determinan, estrictamente hablando, el rendimiento de la planta. No obstante, algunas observaciones de campo recientes sugieren que es posible desarrollar genotipos de arroz de buen macollamiento y de panículas largas que posean una capacidad de rendimiento más alta que otras variedades conocidas.

En realidad, los dos caracteres importantes relacionados con la panícula son el número de *granos llenos* por panícula y el peso de los mismos, pues existen genotipos con panículas largas, pero con pocos granos.

Para producir genotipos cuya capacidad de rendimiento sea alta y esté basada en un número considerable de granos por panícula, es necesario que las plantas posean la habilidad para llenar esos

granos. Por ejemplo, el nuevo tipo de planta del IRRI no respondió a las expectativas de rendimiento que había suscitado porque produce poca biomasa y sus granos no se llenan bien (Peng, 2004). Asimismo, es fundamental que esos genotipos sean de tallos gruesos y fuertes para que soporten el peso de panículas más grandes.

Exerción de la panícula

Las panículas deben emerger completamente de la vaina de la hoja bandera, condición denominada a veces 'exerción' de la panícula (del inglés 'exertion' = proyección). Se acepta que el carácter de panícula completamente emergida es dominante sobre el de panícula parcialmente encerrada, aunque la temperatura del aire y, posiblemente, la sombra que reciba la planta modifican notablemente la expresión del carácter.

En muchas líneas y variedades, las panículas sobresalen completamente si el tiempo atmosférico es cálido después de su iniciación, pero si es un poco frío, la emergencia de las panículas es incompleta.

Duración del tiempo de llenado del grano

Se ha observado, muchas veces, que el tiempo que emplean los granos para desarrollarse completamente (etapa o período de llenado del grano) está asociado con una diferencia en el rendimiento, aunque no se ha comprobado esta relación. Es razonable pensar que rinde más una planta que haya tenido la oportunidad de acumular mayor cantidad de materia seca.

Se ha observado la siguiente variación en el período que va de la floración a la maduración del grano:

- En regiones templadas, fluctúa entre 45 y 60 días.

- En los trópicos es de 30 días, en promedio, porque varía de 25 a 35 días según la variedad de arroz.
- En las variedades del grupo Japónica, este período (llenado del grano) es ligeramente más largo, en general, que en las del grupo Índica.

Peso del grano

El peso del grano de arroz varía, aproximadamente, entre 10 y 50 mg por grano. Este carácter se expresa más comúnmente como el peso de 1000 granos al 14% de humedad. El peso de la cáscara del grano representa, normalmente, de 20% a 21% del peso total del grano.

No es posible, al parecer, mejorar el rendimiento del arroz molinado reduciendo el peso de la cáscara; podría incrementarse, en cambio, si se hace aumentar el peso del grano, ya que las variedades de grano grande acumulan más eficientemente el almidón durante el período en que el grano madura. Las variedades de mayor potencial para este tipo de mejoramiento son las de grano largo (6.61 a 7.50 mm).

Fertilidad de las espiguillas

La fertilidad de las espiguillas es un requisito obvio del rendimiento alto. El porcentaje de granos llenos y fértiles está determinado por dos caracteres: el número de granos fertilizados y la capacidad de la planta para llenarlos. Puesto que la esterilidad normal de las espiguillas está entre el 10% y el 15%, un porcentaje mayor debe preocupar al fitomejorador. Las causas de la *esterilidad* común del arroz son las siguientes:

- Falta de luz durante la fase reproductiva y en una parte de la etapa de llenado del grano.
- Temperaturas extremas durante la fase reproductiva.

- Volcamiento de la planta, enfermedades y plagas.
- Incompatibilidad genética.

Los *híbridos* de una variedad tropical del grupo Índica y de otra del grupo Japónica (o del grupo Javánica) son, por lo regular, parcialmente o totalmente estériles; sin embargo, también hay esterilidad en los híbridos lejanos de Índica x Índica. Aunque la generación F_1 muestra comúnmente, de 20% a 80% de espiguillas fértiles, en algunos casos es completamente estéril. En este caso, la producción de una gran cantidad de plantas F_1 para cosechar suficiente semilla para la F_2 no es una decisión práctica; la alternativa sería procesar estos cruzamientos por el método del cultivo de anteras; de esta forma se evitan las interacciones entre los alelos de incompatibilidad del grano de polen y del óvulo y se obtienen plantas fértiles.

Los fitomejoradores deben adoptar un doble enfoque al seleccionar plantas de arroz respecto a la fertilidad:

- En las generaciones *iniciales* (F_2 a F_5), seleccionar plantas de panículas largas, muy fértiles, de granos pesados que indiquen un buen llenado del grano, y cuya maduración sea uniforme.
- En líneas *avanzadas*, la decisión debe basarse en el comportamiento de la línea a través de las localidades y de los semestres de siembra.

Existen variedades muy sensibles a la luz de baja intensidad que presentan un nivel alto de esterilidad, como Fedearroz 50. Estas variedades no son las adecuadas cuando la siembra se hace durante la época de lluvias.

Maduración y fotoperiodismo

Las condiciones climáticas y agronómicas predominantes determinan

el número ideal de días desde la siembra del arroz hasta su cosecha, o sea, el ciclo del cultivo. El germoplasma de arroz varía ampliamente en el tiempo total que requiere hasta su maduración, lo que permite a los fitomejoradores crear variedades adecuadas a las condiciones y prácticas de cultivo de cada localidad. Por ejemplo:

- Las variedades que se siembran en los trópicos son insensibles al fotoperíodo y su tiempo de maduración fluctúa entre 90 y 160 días; en estos cultivares, la variación del ciclo está determinada por la temperatura.
- El ciclo de cultivo más adecuado para el arroz parece estar entre 110 y 135 días, pues las variedades que maduran en este tiempo rinden más, habitualmente, que las que maduran antes o después de él (en la mayoría de las condiciones agronómicas favorables).

La *precocidad* como objetivo de mejoramiento es adecuada para escapar de las causas de estrés ambiental, como la sequía o la temperatura baja durante la fase reproductiva. Además, un período vegetativo corto permite hacer un uso más eficiente del agua de riego. Ahora bien, combinar en una variedad el carácter de precocidad con niveles óptimos de macollamiento, de vigor y de capacidad de rendimiento es todavía un desafío fascinante para los fitomejoradores.

Hay buenas fuentes de maduración muy precoz (90-105 días) para los trópicos entre las variedades del grupo Japónica tropical (África), que son insensibles al fotoperíodo, y entre algunas variedades de arroz del sur de Estados Unidos y del IRRI. Los materiales estadounidenses son mejores que los de tipo Japónica porque, aunque emiten pocas macollas y no son muy vigorosos, se combinan mejor con las variedades tropicales del grupo Índica.

Las variedades modernas tienen, en su mayoría, un tiempo de maduración intermedio entre el tardío y el precoz. La *insensibilidad* al fotoperíodo fue una de las razones principales de que muchas variedades enanas modernas se adaptaran a tanta diversidad de ambientes. Gracias a este carácter, los cultivadores de arroz de la zona tropical pueden sembrar en diversas latitudes, producir dos o tres cosechas al año, y disponer de mayor flexibilidad en la elección de la fecha de siembra. Sin embargo, en una variedad insensible al fotoperíodo, la *temperatura* determina el ciclo de vida de la planta: si la temperatura es alta, la variedad florece más rápido, y si es baja, ocurre lo contrario. Esta característica dificulta la adaptación del germoplasma tropical de arroz a las zonas templadas o a las áreas relativamente altas de los trópicos.

Todas las variedades de arroz importantes en el trópico de América Latina son insensibles, o poco sensibles, a la duración del día.

Pigmentación del grano

Este carácter ha recibido más atención que ningún otro, aunque con muy poca justificación. La pigmentación del grano, en cualquiera de sus posibles combinaciones, no parece estar relacionada con el desarrollo del cultivo, ni con la resistencia a plagas, ni con el rendimiento del grano o cualquier otro carácter importante del crecimiento o de la calidad. El color básico de la cáscara del arroz es pajizo o dorado. El color dorado de la cáscara, que es recesivo respecto al color pajizo, es muy común en las variedades comerciales. En realidad, los patrones de pigmentación y su herencia se han convertido en un pasatiempo para algunos genetistas.

Hay dos casos excepcionales en que la pigmentación del grano importa:

- En el arroz precocido, porque un apículo o una cáscara pigmentados puede manchar el endospermo.
- En los cruzamientos en que el progenitor femenino es la variedad de cáscara dorada, porque la herencia simple del color de la cáscara es aquí útil para verificar la autofertilización de las plantas F_1 .

Aristas

Casi todos los fitomejoradores seleccionan granos sin aristas, porque éstas son duras, persistentes e inconvenientes en el desgrane y en la molinería (ver Capítulo 4 de esta obra). La arista apenas contribuye en algo al llenado del grano, no lo protege de los pájaros y, aparentemente, no cumple una función útil. Además, los productores asocian las aristas del grano con el arroz rojo y, por ello, una variedad aristada tendría poca aceptación.

En su mayoría, las variedades de arroz no tienen granos con aristas o sólo unos pocos muestran aristas pequeñas, de modo que este carácter rara vez constituye un problema en el mejoramiento. Si se desechan los individuos completamente aristados en las poblaciones F_2 y F_3 , se elimina, casi del todo, la dificultad que se presentaría en los cruces en que, ocasionalmente, un progenitor es completamente aristado.

Desgrane

El desgrane o caída del grano desde la panícula, depende del grado de adherencia de la espiguilla a su pedicelo. Este carácter tiene gran importancia económica y es uno de los principales objetivos del mejoramiento genético. La adherencia de la espiguilla se clasifica como fuerte, intermedia o débil.

Si una variedad se cultiva en un área donde los *vientos* son fuertes, los tallos y las panículas deben resistir sacudidas

cuando el grano esté maduro. Por tanto, la resistencia al desgrane es especialmente importante en las variedades de tallos rígidos que son resistentes al acame, porque estos tallos erectos, a diferencia de los que se vuelcan, no pueden evadir las sacudidas fuertes. Ahora bien, si la resistencia al desgrane es exagerada, dificulta la cosecha y causa pérdidas de grano. Lo deseable es, por tanto, una *resistencia intermedia* al desgrane, que permita hacer una cosecha mecánica con muy pocas pérdidas de grano y una trilla del grano más fácil que la corriente.

Las variedades del grupo Japónica y algunas del grupo Índica son muy resistentes al desgrane; el arroz rojo, en cambio, es muy susceptible. La mayoría de las variedades del grupo Índica tienen una resistencia intermedia entre esos dos extremos.

Los fitomejoradores no disponen de un método efectivo para evaluar la facilidad para el desgrane que tiene una planta. La mejor técnica, aunque está lejos de ser la ideal, es sostener las panículas de una planta flojamente con la mano, apretarlas suavemente con los dedos y calcular luego el número de granos desprendidos.

Latencia de la semilla

La latencia de la semilla de arroz es una reducción o suspensión de la habilidad de germinación del grano viable, que ha sido recientemente cosechado. Ésta es, a la par con el desgrane y la presencia de aristas, una característica primitiva del arroz que favorece la supervivencia de la especie en la naturaleza. De otro lado, la latencia del grano es *deseable* en la actividad agronómica de casi todos los ambientes arroceros, porque evita que el grano germine en la panícula días antes de la cosecha si se presentan lluvias o si la humedad ambiental es alta.

Las variedades del grupo Japónica tienen poca o ninguna latencia del grano. En la mayoría de las del grupo Índica existe esa latencia y en muchas de ellas, especialmente las del Asia tropical, la latencia es fuerte.

En condiciones normales, la latencia es *controlada*, en gran parte, por la lema y la pálea y, en menor grado, por el pericarpio y el embrión. El medio ambiente afecta también fuertemente esta característica.

La latencia del grano tiene una duración que debería precisarse solamente cuando se den recomendaciones a los agricultores sobre una nueva variedad; nunca la determina el fitomejorador para un material segregante porque esta labor sería muy dispendiosa. Cuando se estudie esta característica, es importante probar lotes de semilla de distintas áreas de producción de arroz.

Calidad del grano

Apariencia del endosperma

La apariencia de los granos de arroz 'molinados' es importante para el consumidor y, por consiguiente, para el productor y el molinero. Las variedades que tienen un comportamiento superior en el campo no son fácilmente aceptadas por la industria molinera, si el grano tiene una apariencia deficiente una vez molinado. De ahí que esta característica sea de suma importancia en el mejoramiento.

Las áreas opacas del grano se conocen como 'panza blanca', centro blanco o dorso blanco, según su localización en el endospermo. Para evaluar los materiales que están en proceso de mejoramiento, es más conveniente agrupar las manchas bajo el término panza blanca que bajo tres clasificaciones diferentes. La opacidad del grano no debe confundirse

con una apariencia similar de la superficie del arroz glutinoso o céreo, o con la apariencia de los granos inmaduros (de color de yeso) que se cosechan con un alto contenido de humedad antes de su madurez fisiológica o que deben esa apariencia a la acción de algunas plagas.

El carácter panza blanca y su intensidad tienen un control genético parcial, porque algunos *factores ambientales* influyen notoriamente en su expresión; por ejemplo:

- En una misma panícula, los granos individuales pueden diferir en opacidad.
- En algunas variedades, como Oryzica 1 y Fedearroz 60, la panza blanca del grano se desarrolla poco, aun en ambientes de alta presión (ambiental o biótica).
- En otras variedades, como CICA 4 y CICA 8, el endospermo se presenta claro en algunos ambientes y considerablemente opaco en otros.
- En la variedad IR 8 y en otras similares, el endospermo resulta muy marcado por la panza blanca en casi todos los ambientes de cultivo.

El principal factor ambiental que influye en la opacidad del endospermo parece ser la *temperatura* del medio inmediatamente después de la floración. Por tanto, los materiales que se seleccionen respecto al endospermo claro en áreas de temperatura relativamente fresca, deben examinarse rigurosamente

en ambientes más calientes que los anteriores. En realidad, el llenado del grano es un proceso delicado y cualquier estrés que afecte la planta en esa etapa hace presente la panza blanca o centro blanco en el grano.

La selección que se hace respecto al grano translúcido debe contar con condiciones de alta presión (alta temperatura y luz de baja intensidad durante el llenado), pues ellas permiten discriminar los genotipos que tendrán granos translúcidos en la mayoría de las condiciones de cultivo.

Longitud, forma y calidad de molinería del grano

Las normas para evaluar el grano de los materiales de mejoramiento respecto a su longitud y su forma varían entre los países y entre las regiones en que el arroz se mercadea. El Cuadro 1 muestra una clasificación razonable y útil del grano de arroz, que puede usarse en las evaluaciones rutinarias de los proyectos de mejoramiento.

Longitud del grano

En América Latina se prefiere, en general, el grano largo, delgado y translúcido, aunque hay excepciones:

- En Argentina se prefieren las variedades de arroz de grano largo y grueso, conocidas como 'doble Carolina'; por ello, su precio es mayor que el del arroz de grano largo y fino.

Cuadro 1. Clasificación del grano de arroz 'molinado', según su longitud y su forma.

Longitud (denominación)	Medida (mm)	Escala	Forma	Relación largo/ancho	Escala
Extralargo	> 7.50	1	Delgado	> 3.0	1
Largo	6.61 – 7.50	3	Intermedio	2.1 – 3.0	3
Intermedio	5.51 – 6.60	5	Ovalado	1.1 – 2.0	5
Corto	< 5.50	7 – 9	Redondo	< 1.1	7 – 9

- En Brasil tienen aceptación las variedades de arroz de grano corto y bajo nivel de amilosa, por la influencia cultural de los inmigrantes japoneses.
- En México se ha desarrollado un mercado particular que prefiere granos cortos que tengan centro blanco notorio, como los de la variedad IR 8.

La anchura, el grosor y la forma del grano son menos variables y menos importantes que su longitud, aunque los mercados de arroz de alta calidad suelen exigir granos cuya forma esté entre delgada e intermedia (entre 1 y 3 de la escala, ver Cuadro 1). El grano ovalado (5 en la escala) es rechazado con frecuencia porque se parte durante la molinería. Usualmente, aunque no siempre, los granos de longitud corta a intermedia (de menos de 5.5 a 6.6 mm) se parten menos en la molinería que los granos largos. Por consiguiente, el tamaño (longitud y grosor) y la forma del grano están estrechamente relacionados con el 'índice de pilada' o rendimiento de grano entero en la molinería.

Los fitomejoradores deberían hacer más énfasis en mejorar el arroz respecto a la obtención de *granos enteros* en la molinería que respecto al rendimiento total, puesto que, en términos comerciales, es una característica más importante que presenta, además, diferencias genotípicas estables y coherentes y, probablemente, más fáciles de mejorar.

El entrecruzamiento de líneas élite durante varios ciclos y la selección estricta respecto al tipo de grano y al endospermo claro ha producido variedades cuyos granos tienen una apariencia y una calidad excelentes. Un ejemplo reciente es la variedad Fedearroz 60, que posee las siguientes características:

- Grano extralargo (más de 7.5 mm, grado 1).
- Grano casi translucido en todos los ambientes de cultivo.
- Buen rendimiento de grano entero en la molinería.
- Contenido de amilosa intermedio.
- Elongación del grano durante la cocción.

No obstante, el rendimiento de grano entero de las variedades tropicales mejoradas es, en general, menor que el de las variedades de los Estados Unidos.

Las mediciones directas de la *calidad de molinería* comienzan, habitualmente, con el grano de las líneas superiores F_5 ó F_6 , que han sido seleccionadas tentativamente para incluirlas en ensayos preliminares de rendimiento. La evaluación que se hace en estos ensayos debe incluir variedades testigo, bien conocidas, que se someten a todas las pruebas estándar de rendimiento y multiplicación. El procedimiento aplicado comúnmente es el siguiente:

- Se secan varias muestras de grano de 1 kg hasta que lleguen a menos de 14% de humedad.
- Las muestras se descascaran y se pulen (molinería) con el equipo de laboratorio, siguiendo cuidadosamente las recomendaciones del fabricante del equipo sobre el tiempo de molinado y sobre el peso aplicado al molino.
- Si la línea da un rendimiento de arroz entero excesivamente bajo, se comprueba dos veces el resultado, y se descartan las variedades confirmadas como no satisfactorias.

La correlación entre los resultados obtenidos con 1 kg de arroz molinado en el laboratorio y con muestras obtenidas en grandes molinos comerciales es generalmente satisfactoria.

Es imprescindible hacer una evaluación, al menos, de la calidad de molinería (lo ideal es hacer más de una) en un molino comercial, antes de liberar una nueva variedad de arroz a los agricultores. Puesto que esta evaluación requiere de 2 a 4 toneladas de arroz, hay que hacerla con el grano producido en la primera etapa de multiplicación de semilla en gran escala. Esta prueba debe repetirse (cuando sea posible hacerlo) después de que el arroz ha estado almacenado de 3 a 4 meses, ya que el almacenamiento aumenta al máximo tanto la dureza del grano como el rendimiento de arroz entero en la molinería.

Efecto del retraso de cosecha

La tolerancia del retraso de cosecha es una característica fundamental de una variedad de arroz que pretenda lograr la aceptación de los agricultores. La variedad susceptible tiende a presentar fisuras en los granos cuando éstos, una vez alcanzada la humedad óptima de cosecha, son rehidratados. Si la cosecha no se hace oportunamente y el grano se humedece nuevamente (por una lluvia inesperada), habrá una disminución considerable de granos enteros y, por ende, del rendimiento.

Los genotipos de arroz difieren notablemente respecto a esta característica. Por ejemplo, las variedades IRGA 409 y Fedearroz 50 son altamente resistentes al retraso de cosecha, mientras que Fundarroz PN1 y Fedearroz 2000 son altamente susceptibles.

En el Fondo Latinoamericano para el Arroz de Riego (FLAR) se ha desarrollado una metodología sencilla para evaluar líneas avanzadas y caracterizar progenitores respecto al carácter en cuestión. Consta de los siguientes pasos:

- Los materiales que se evaluarán se cosechan a la humedad óptima del grano (entre 20% y 24%).
- Ese grano se somete al secado normal, empleando un secador de aire, hasta que tenga de un 12% a un 13% de humedad, esta muestra se divide en dos sub-muestras, cada una de 125 g.
- Con la primera se hace la molinería del grano en el tiempo oportuno.
- Con la segunda se hace la prueba de retraso; para ello se remoja el grano durante 2 horas, y luego se lleva nuevamente a 13% de humedad con aire caliente.
- Se dejan reposar las muestras durante 8 días, y se someten al proceso de molinería.
- Se compara el rendimiento de grano entero entre la muestra molinada a tiempo y la muestra molinada después de ser sometida a remojo.

En un material resistente al retraso de cosecha, la reducción en el rendimiento de grano entero puede estar entre un 0% y un 20%; en un material susceptible; en cambio, la reducción puede llegar a ser mayor que el 50% (Berrío et al., 2002).

Los resultados obtenidos en el programa de mejoramiento del FLAR indican que es fácil mejorar esta característica. Se han producido líneas altamente resistentes en las cuales la reducción es de menos del 5%.

Contenido de amilosa

La amilosa es la fracción lineal del almidón y la amilopectina su fracción ramificada; ambas se encuentran, en distinto porcentaje, en todos los almidones. Las variedades de arroz pueden agruparse, según el contenido de amilosa del endospermo de sus granos, en glutinosas (1% a 2% de amilosa), bajas en amilosa (8% a 20% de amilosa) e

intermedias (21% a 25% de amilosa). Si su almidón contiene más de 25% de amilosa, la variedad se clasifica como alta.

En su mayoría, las variedades de arroz del mundo no son glutinosas; por tanto, el contenido de amilosa de sus granos está en un intervalo amplio de 8% a 37%, aunque fluctúa, generalmente, entre 13% y 32%.

Las condiciones del *medio ambiente* modifican parcialmente el contenido de amilosa del arroz; por ejemplo:

- La temperatura alta durante la maduración del grano hace disminuir el porcentaje de amilosa de éste.
- Entre una época (o semestre) de siembra y otro diferente, el contenido de amilosa de una variedad puede variar hasta en un 6%.

En general se evita emplear en los cruzamientos a progenitores con bajo contenido de amilosa. La selección para el contenido de amilosa se inicia con la semilla F4.

Actualmente, existen marcadores moleculares que permiten realizar la selección por el contenido de amilosa —y por otras características relacionadas con la calidad culinaria del arroz— de forma indirecta y, probablemente, a menor costo (Boyett et al., 2006). Estos marcadores ayudan a evaluar el contenido de amilosa sin la interferencia de efectos ambientales y a identificar individuos heterocigotos.

Calidad de cocción

Las variedades de arroz se clasifican en grupos amplios según su calidad de cocción, y ésta se determina mediante una evaluación complementaria del contenido de amilosa, de la consistencia del gel y de la temperatura de

gelatinización. Dentro de cada uno de esos grupos, las variedades de arroz difieren en gustosidad (o 'palatabilidad'), diferencia que siempre detectan los consumidores. Por tal razón, los fitomejoradores deben cocinar y probar el arroz cocido, tanto en caliente como en frío, proveniente del grano de los materiales promisorios, antes de que éstos sean distribuidos como variedades.

El arroz en cáscara debe almacenarse, por lo menos, 4 meses después de la cosecha, y entonces se lleva a cabo la prueba de degustación. El tiempo de almacenamiento hace que los granos de arroz absorban más agua y se expandan más durante la cocción; este arroz cocido es más suelto y esponjoso que si se cocinara recién cosechado.

Los consumidores de América Latina prefieren las variedades de arroz intermedias, tanto en contenido de amilosa (21% a 25%) como en temperatura de gelatinización. Hay cultivares de arroz que tienen un contenido similar de amilosa pero diferentes características de cocción. Estos cultivares pueden distinguirse mediante análisis muy refinados que son difíciles de practicar para la mayoría de los programas de mejoramiento; la prueba de cocción sería, por tanto, la más adecuada.

Contenido de proteína

El contenido de proteína del grano de arroz, aunque sujeto a variaciones debidas a la variedad de arroz y al ambiente en que ésta se cultive, es de 7%, aproximadamente, en el arroz blanco ('molinado') y de 8% en el arroz integral. La distribución proporcional de los aminoácidos que contiene la proteína del arroz es excepcionalmente buena: el contenido de lisina, por ejemplo, está entre el 3.8% y el 4.0% del total de proteína.

Mayor resistencia a las plagas

Incorporar en las plantas una resistencia estable a las principales plagas es una tarea desafiante. El término plaga comprende los microorganismos patógenos (hongos, bacterias y virus), que causan enfermedades, y los insectos dañinos, que causan daños a la planta. La dificultad de este trabajo supera la de cualquier contribución antes descrita al mejoramiento del arroz.

Importancia en los trópicos

Mejorar en las plantas su resistencia a las plagas es un objetivo importante en la zona intertropical (los trópicos), por las siguientes razones:

- El arroz se cultiva ampliamente en los *trópicos* húmedos y cálidos, donde las plagas son más numerosas que en las zonas templadas; en éstas, los patógenos hibernan y los insectos entran en diapausa en la estación invernal.
- Unas *pocas variedades* mejoradas de arroz han sido adoptadas en muchos sitios, lo que crea condiciones muy favorables para algunas plagas; por ejemplo, la aplicación de altas dosis de N y los espaciamientos cortos (dos requisitos de esas variedades) y la siembra continua han aumentado la severidad de enfermedades como pircularia, añublo bacteriano y añublo de la vaina, y el ataque de los insectos chupadores.
- Los productos *agroquímicos* aumentan continuamente de precio y el público es cada vez más consciente de sus efectos nocivos para el medio ambiente. Para sustituirlos —reduciendo así la contaminación, los costos de producción y las pérdidas de campo— y ganar además la confianza del público, la alternativa es mejorar la resistencia de las

plantas a la acción de las plagas que hospedan.

- Unas cuantas variedades nuevas se han diseminado en millones de hectáreas, amenazando con sofocar genéticamente a cientos de variedades locales. La uniformidad genética creciente empieza a destruir la *diversidad genética*, que es una importante barrera natural contra la dispersión de las plagas (en especial, las de carácter epidémico). Aunque el número de nuevas variedades crece constantemente y continuará en ascenso, esta cantidad de variabilidad genética jamás se aproximará al nivel que tenía en un principio.

Afortunadamente, la amplia *variabilidad genética* del arroz permite que el trabajo de mejoramiento incorpore en las plantas una resistencia útil a la mayoría de las plagas importantes. Sin embargo, la explotación apropiada de esa resistencia apenas ha comenzado.

Resistencia estable

El principal objetivo de todo programa de mejoramiento de arroz, que busque resistencia a las plagas, es identificar y utilizar efectivamente una resistencia estable a las principales plagas. Una fuente amplia de tal resistencia estable debería mantener, durante un tiempo largo, un nivel satisfactorio de resistencia contra las razas o biotipos diversos de las plagas en muchas regiones.

A las enfermedades

Respecto a las plagas debidas a los microorganismos (las enfermedades), hay dos tipos de resistencia, y las plantas desarrollan uno u otro, generalmente, pero a veces los dos:

- Resistencia *vertical* o específica, en que la planta restringe el proceso de infección y hay interacción gen a gen.

- Resistencia *horizontal* o no específica, en que la planta restringe la colonización del organismo parásito, es decir, su crecimiento y su dispersión.

La resistencia específica dura poco tiempo, generalmente, mientras que la resistencia no específica es más duradera. El número de genes que controlan directamente la resistencia condiciona la facilidad y la efectividad con que puede aprovecharse esa resistencia, como se indica enseguida:

- La resistencia *específica*, que es controlada, en general, por uno o dos genes, es relativamente *fácil* de aprovechar porque la reacción de las plantas en las poblaciones segregantes es discreta y fácilmente identificable.
- La resistencia *no específica*, que es controlada por varios genes, y es mucho más *difícil* de evaluar y manipular, por dos razones: no se expresa a un nivel confiable en las pruebas hechas a las plántulas, y requiere técnicas especiales para evaluar las plantas adultas directamente en el campo.

Los resultados obtenidos por el programa de arroz del CIAT respecto a la enfermedad pircularia indican que es posible lograr resistencia durable *combinando* ambos tipos de resistencia (específica y no específica) y haciendo selección en un ambiente muy favorable a la presencia de la enfermedad, en el que haya una gran diversidad genética del organismo patógeno (hongo o bacteria).

La resistencia vertical es duradera (en el arroz y en otros cultivos) contra organismos patógenos que tengan poca variabilidad genética, pero es inestable contra los que son genéticamente

variables. Una vez más, la estrategia más adecuada es combinar ambos tipos de resistencia (vertical y horizontal) contra tales patógenos, por dos razones: primera, es menor la probabilidad de perder la resistencia; y segunda, los genes menores atenúan el impacto de la pérdida de resistencia de los genes mayores.

Casi toda la resistencia identificada y utilizada hasta ahora contra las principales enfermedades del arroz ha sido *vertical*. Esta resistencia es de larga duración para el virus hoja blanca, el virus tungro y el del enanismo; de duración intermedia para el añublo bacteriano; y de corta duración para la pircularia.

Donde el escaldado de la hoja, el añublo de la vaina y la helmintosporiosis son enfermedades de tipo endémico, los fitomejoradores han seleccionado las plantas menos afectadas. Las diferencias que han observado en la reacción de las plantas a las enfermedades dichas obedecen, probablemente, a una resistencia *horizontal*.

A los insectos dañinos

La resistencia de las plantas de arroz al ataque de los insectos dañinos puede clasificarse en tres categorías amplias:

- No preferencia, en que la planta desarrolla ciertos elementos que la hacen poco atractiva para la oviposición o la alimentación de los insectos.
- Por antibiosis, en que la planta afecta negativamente el desarrollo y la multiplicación de los insectos que pretenden colonizarla.
- Por tolerancia, en que la planta soporta una población grande de insectos sin sufrir un daño serio.

Las dos clases más efectivas de resistencia son las que actúan 'por no preferencia' y 'por antibiosis', porque controlan la mayoría de los insectos dañinos y lo hacen reduciendo su población. La resistencia por tolerancia, en cambio, no inhibe la multiplicación del insecto y, en ocasiones, contribuye a que éste se multiplique más.

La resistencia debida a herencia simple (pocos genes) ha sido duradera en el control del saltahojas verde (*Tagosodes oryzicolus*), pero de muy corta duración en el del saltahojas café (*Nilaparvata lugens*). La resistencia de tipo multigénico (varios genes) ha tenido efecto en los insectos barrenadores; sin embargo, no ha sido fácil evaluarla porque los niveles de resistencia observados han sido generalmente bajos, y porque la población de barrenadores de las principales especies evaluadas ha sido relativamente pequeña.

Tolerancia de condiciones edáficas desfavorables

La tolerancia genética de las variedades de arroz respecto a las condiciones edáficas adversas varía enormemente. Durante siglos, las variedades de arroz han evolucionado frente a condiciones del suelo como la salinidad, la alcalinidad, la toxicidad del Fe, la acidez fuerte, los niveles tóxicos de Al y la deficiencia de Zn y de P, o han sido seleccionadas respecto a esas condiciones. No obstante, la mayoría de esas variedades tolerantes rinde muy poco y carecen de resistencia a las principales plagas del arroz (patógenos e insectos dañinos).

Se han desarrollado *procedimientos* para seleccionar las variedades que toleran la mayoría de los problemas edáficos. Ahora bien, la interacción entre la planta de arroz y muchos factores del suelo es tan compleja, que esos procedimientos se

depuran y se mejoran continuamente; además, cada día se caracterizan mejor los tipos de suelo que tienen dichos problemas.

De la salinidad y la alcalinidad

El problema edáfico más común en los suelos agrícolas lo presentan la salinidad y la alcalinidad. En más de 50 millones de hectáreas de tierras áridas o de planicies costeras del sur y del sureste de Asia y de varias regiones tropicales y subtropicales de África y América del Sur, el contenido de sales del suelo llega a un *nivel tóxico* que impide o limita el cultivo del arroz.

Una *medida* de la salinidad del suelo es su conductividad eléctrica (o capacidad para conducir la corriente eléctrica). Cuando esa conductividad pasa de 4 dS/m, las sales que la permiten afectan las plantas de arroz; si pasa de 10 dS/m, esas sales afectan drásticamente su crecimiento (Mackill et al., 1996).

El grado de estrés que sufren las plantas por el exceso de sales varía según las *condiciones* siguientes:

- Al cambiar de una época estacional a otra, y aun al pasar de un sitio a otro en un mismo campo, lo que dificulta la evaluación uniforme de las plantas en condiciones naturales.
- Al pasar el arroz del estado de plántula, en el que es muy susceptible a la salinidad, a plantas de más edad, que ya se tornan tolerantes.
- En algunos genotipos, que son tolerantes de la salinidad durante la fase vegetativa, pero son susceptibles a ella en la fase reproductiva.

Esto último sugiere que la evaluación de las plantas debe hacerse en todas sus etapas de desarrollo. La diferencia entre

una línea de arroz susceptible a la salinidad y otra tolerante de esta condición del suelo se aprecia claramente en un suelo cuya concentración de sales tenga una conductividad específica de 8 a 10 mmho/cm a 25 °C². Para seleccionar bien las plantas respecto a su respuesta a la salinidad del suelo, la temperatura ambiente debe ir de moderada a cálida.

De la toxicidad del hierro

Un exceso de Fe en el suelo (o en la planta) causa toxicidad en el arroz. Este desorden nutricional es muy frecuente en los Ultisoles y en los Oxisoles muy ácidos, y en los suelos que contengan sulfatos ácidos (también denominados bisulfatos: el ión HSO_4^- unido a cationes metálicos, generalmente). Aunque la planta de arroz exhiba un desarrollo vegetativo aceptable, el daño causado por esta toxicidad va desde un bajo rendimiento de grano hasta la muerte de la planta. Los siguientes factores agravan la toxicidad: el tipo de suelo, el manejo del agua, la variedad, la edad del cultivo, el estado nutricional general de la planta y las condiciones meteorológicas.

Generalmente, los fitomejoradores seleccionan líneas de arroz por su tolerancia de la toxicidad del hierro en áreas donde esta condición edáfica se presenta naturalmente. Además, es difícil mantener un nivel adecuado de hierro en los suelos acondicionados de

un invernadero o del campo. Los investigadores agrícolas del Estado de Santa Catarina, en Brasil, desarrollaron una metodología para evaluar las plantas en el campo, la cual ha permitido hacer avances significativos en el mejoramiento del arroz respecto al carácter de tolerancia del Fe en las plantas (Bacha y Takazi, 1986).

De la deficiencia de zinc

Esta deficiencia crea un problema nutricional en las plantas de arroz, que limita el rendimiento del cultivo en las regiones húmedas. Más importante aún es el hecho de que esta deficiencia puede volverse cada vez más aguda por causa de las *prácticas agronómicas* siguientes:

- El cultivo de variedades mejoradas de alto rendimiento, porque absorben una mayor cantidad de Zn del suelo que las variedades tradicionales.
- La sustitución del sulfato de amonio (un fertilizante ácido) por la urea.
- El uso continuo de fertilizantes fosfóricos.
- El cultivo continuo de arroz durante dos o tres periodos (y la recolección de las cosechas consecutivas) en lotes preparados por el método del 'fangueo'.

Se puede inferir de ahí que las variedades que tengan alguna tolerancia de la deficiencia de Zn habrán reducido la cantidad requerida de este elemento en su metabolismo.

Referencias bibliográficas

- Agrama, N.; Eizenaga, G.; Yan, W. 2007. Association mapping of yield and yield components in rice cultivars. *Molecular Breeding* 19:341-356.

2. N. del E.: 1 mmho/cm = 1dS/m (1 mho = 1 S, S = Siemen; mho (unidad de conductividad) es el inverso de ohm (unidad de resistencia). (Ver Wikipedia.)

- Alberbide, M.; Yu, J.; Bernardo, R. 2006. Power of mixed models QTL's mapping from phenotypic, pedigree and marker data in self pollinated crops. *Theoretical and Applied Genetics* 112:876-884.
- Bacha, R.E.; Takazi, I. 1986. Toxicidad por hierro en arroz: Metodología para seleccionar genotipos resistentes en Brasil. *Arroz en las Américas (CIAT)* 7(1):1-4.
- Bermang, C.; Delgado, J.; McClung, A.; Fjellstrom. 2001. An improved method for using a microsatellite in the rice gene to determine amilose classes. *Cereal Chemistry* 78(3): 257-260.
- Bernardo, R. 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Science* 48: 1649-1664.
- Berrío O., L.E.; Jennings, P.; Torres, E.A. 2002. Breeding rice in Colombia for tolerance to delayed harvest. In: *Proceedings of the Twenty-Ninth Session Rice Technical Working Group (RTWG)*. February 24-27, 2002. Little Rock, AR, EE.UU.
- Boyett, V.A.; Gibbons J.W.; Moldenhauer, K. 2005. Marker-assisted selection accelerates screening for agronomic traits. In: Norman, R.; Meullenet, J.F.; Moldenhauer, K. (eds.). *B.R. Wells rice research series 2005*. No. 540. Arkansas Agricultural Experimental Station. p. 48-52. Disponible también en: <http://arkansasagnews.uark.edu/893.htm>
- Boyett, V.A.; Gibbons, J.W.; Eizenaga, G.C.; Moldenhauer, K. 2006. Utilization of trait-linked DNA markers in rice breeding. In: Norman, R.J.; Meullenet, J.F.; Moldenhauer K. (eds.). *B.R. Wells rice research series 2006*. Arkansas Agricultural Experimental Station. No. 550. p. 43-50. Disponible también en: <http://arkansasagnews.uark.edu/408.htm>
- Boyett, V.A.; Gibbons, J.W.; Moldenhauer, K. 2007. Increasing the efficiency of a marker assisted breeding program. In: Norman, R.J.; Meullenet, J.F.; Moldenhauer K. (eds.). *B.R. Wells rice research studies 2007*. No. 560. Arkansas Agricultural Experimental Station. p. 38-43. Disponible también en: <http://arkansasagnews.uark.edu/2508.htm>
- Chao, H. 1993. Historical review of semi-dwarf rices and breeding of new-plant type for sustainable agriculture.
- Chen, S.H.; Bergman, C.; Fjellstrom, R. 2007. Rice waxy genes SNP's: Associations with amylose content and structure and pasting properties. In: *Memorias de la Reunión de la American Association of Cereal Chemists celebrada del 7 al 10 de octubre de 2007 en San Antonio, Texas*. San Antonio, TX, EE.UU. p. 52. [Resumen]
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1979. Programa de Arroz. In: *Informe Anual 1978*. Cali, Colombia. p. 3-18.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1981. Programa de Arroz. In: *Informe Anual CIAT 1980*. Cali, Colombia. p. 3-39.

- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1982. Programa de Arroz. In: Informe Anual CIAT 1981. Cali, Colombia. p. 3-24.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1987. Programa de Arroz. In: Informe Anual 1987. Cali, Colombia. p. 4-22.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 2006. Output 2: Characterizing rice pests and genetics of resistance. In: CIAT Rice Program 2006. Cali, Colombia. p. 21-34.
- Croughan, T.P. 2003. Clearfield rice: It's not a GMO. *Louisiana Agriculture* 46(4):24-26.
- Holguín, J.; Corredor, E.; Gutiérrez, P. 1998. Desarrollo del arroz híbrido en Colombia. *Revista Arroz (Colombia)* 47(416):22-27.
- Jennings, P.R.; Coffman, W.R.; Kauffman, H.E. 1979. Rice improvement. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 186 p.
- Jennings, P.R.; Coffman, W.R.; Kauffman, H.E. 1985. El mejoramiento del arroz. In: Tascón, E.; García, E. (eds.). *Arroz: Investigación y producción*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), Cali, Colombia. p. 205-231.
- Lentini, Z.; Martínez, C.P.; Roca, W. 1997. Cultivo de anteras de arroz en el desarrollo de germoplasma. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 57 p.
- Livore, A. 2006. New source of imidazolinones resistance in rice. In: *Memorias de una reunión del Thirty-First Rice Technical Working Group celebrada en The Woodland Texas, del 26 de febrero al 1 de marzo de 2006*. The Woodland, TX, EE.UU. p. 48.
- Mackill, D.; Coffman W.; Garrity, D. 1996. Rainfed lowland rice improvement. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas. 242 p.
- Malosetti, M. 2006. Mixed model methodology for the identification of genetic factors underlying trait variation in plants. (Tesis, Ph.D.). Universidad de Wageningen, Holanda. 128 p.
- Martínez, C.P. 1985. Diferentes alternativas empleadas en la obtención de variedades de arroz resistentes a *Pyricularia oryzae* Cav. In: Tascón, E.; García, E. (eds.). *Arroz: Investigación y producción*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), Cali, Colombia. p. 257-275.
- Martínez, C.P.; Lentini, Z.; Châtel, M.; González, D.; Mojica, D. 1997. Uso de selección recurrente en combinación con cultivo de anteras en el programa de arroz de riego del CIAT. In: Guimaraes, E.P. (ed.). *Selección recurrente en arroz*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 139-149.

- Martínez, C.P.; Borrero, J.; Almeida, A.; Duque, M.; Correa-Victoria, F.; Tohme, J. 2006. Utilization of wild rice species to broaden the genetic base of cultivated rice in Latin América. *Memorias de una reunion del Thirty-First Rice Technical Working Group celebrada en The Woodland, Texas, del 26 de febrero al 1 de marzo de 2006. The Woodland, TX, EE.UU.* p. 43.
- Muñoz, D. 1994. Híbridos de arroz en Colombia. *Arroz en las Américas (CIAT) 15(1):5-6.*
- Neves, P.; Rangel, P. 1994. Brasil desarrolla variedades híbridas de arroz. *Arroz en las Américas (CIAT) 15(1):2.*
- Parisseaux, B.; Bernardo, R. 2004. In silico mapping of quantitative trait loci in maize. *Theoretical and Applied Genetics 109(3):508-514.*
- Peng, S.; Cassman, K.; Virmani, S.; Khush, G. 2004. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR 8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Crop Science 39:1552-1559.*
- Rosso, A.F. de; Lopes, S.I.G.; Lopes, M.C.B.; Cruz, R.P. da; Carmona, P.S.; Wang, L.; Scherer, R. 2006. Programa de melhoramento de arroz híbrido da parceria IRGA/Fazenda Ana Paula. Trabajo presentado en el 5o. CBAI, Pelotas, RS, Brasil.
- Virmani, S. 2005. Heterosis in rice for increasing rice yield, production efficiency and rural employment opportunities. In: *Rice is life: Perspectives for the 21st century. Memorias de la World Rice Research Conference celebrada en Tsukuba, Japón, del 4 al 7 de noviembre de 2004.* p. 162-166.
- Virmani, S.; Kumar, I. 2004. Development and use of hybrid rice technology to increase rice productivity in the tropics. *International Rice Research Newsletter 24(1):10-19.*
- Xu, Y.; McCouch, S.; Zhang, Q. 2005. How we can use genomics to improve cereals with rice as reference genome. *Plant Molecular Biology 59:7-26.*
- Yoshida, S. 1981. *Fundamentals of rice crop science. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas.* 269 p.
- Yuan, L.P. 2001. Breeding for a super hybrid rice. In: Peng, S.; Hardy, B. (eds.). *Rice research for food security and poverty alleviation. International Rice Research Institute (IRRI), Los Baños, Filipinas.* p. 143-149.
- Zhou, M.; Xu, H.; Wei, X.; Ye, Z.; Wei, L.; Gong, W.; Wang, Y.; Zhu, Z. 2006. Identification of a glyphosate-resistant mutant of rice (5-enolpyruvil-shikimate 3-phosphate synthase) using a directed evolution strategy. *Plant Physiology 140: 184-195.*
- Zhu, C.; Gore, M.; Buckler, E.; Yu, Y. 2008. Status and prospects of association mapping in plants. *The Plant Genome 1(1):5-20.*