

Apomixis y su importancia en la selección y mejoramiento de gramíneas forrajeras tropicales. Revisión

Apomixis importance for tropical forage grass selection and breeding. Review

Adrián R. Quero Carrillo^a, Javier F. Enríquez Quiroz^b, Carlos R. Morales Nieto^c,
Leonor Miranda Jiménez^a

RESUMEN

Apomixis es un tipo reproductivo donde la producción de semilla ocurre sin fusión de gametos, resultando por generaciones, en descendencia que genéticamente, es copia fiel del progenitor materno. La apomixis se encuentra ampliamente distribuida entre las gramíneas forrajeras tropicales: *Bothriochloa*, *Bouteloua*, *Brachiaria*, *Callipedium*, *Cenchrus*, *Dichanthium*, *Eragrostis*, *Hyparrhenia*, *Melinis*, *Panicum*, *Paspalum*, *Pennisetum*, *Setaria*, *Tripsacum* y *Urochloa*, entre otros. Las especies apomícticas contienen individuos diploides y poliploides conformando “complejos agámicos”, donde las barreras reproductivas quedan delimitadas por la apomixis y el nivel de ploidía, lo que tiene impacto en su aprovechamiento. Individuos diploides mantienen la sexualidad activa y estos son raros fuera del centro de origen de especie. Los individuos poliploides son apomícticos y los individuos sexuales poliploides pueden inducirse en el laboratorio, lo que permite obtener descendencia híbrida. La riqueza genética, originada del centro de diversidad es la base para superar problemas productivos y de estabilidad ecológica: producción durante la sequía, fijación de nitrógeno, calidad, resistencia a plagas y enfermedades; como se ha demostrado en casos exitosos en *Brachiaria*, *Panicum* y *Cenchrus*. Los avances en investigación sobre apomixis han elucidado su biología y diversas técnicas para su manejo. Sin embargo, el impacto de estos avances en la investigación sobre forrajes en México, promueve la recapitulación sobre el aprovechamiento de recursos genéticos y el interés en la generación de híbridos para las necesidades de producción en pastoreo extensivo en México.

PALABRAS CLAVE: Recursos genéticos, Apomixis, Producción de pastos, Híbridos de pastos, Cultivares forrajeros.

ABSTRACT

Apomixis is a reproductive system resulting in seed production without gametes fusion, and produces, through generations, offspring that is a genetic copy from the maternal progenitor. Apomixis importance is widespread among tropical grasses: *Bothriochloa*, *Bouteloua*, *Brachiaria*, *Callipedium*, *Cenchrus*, *Dichanthium*, *Eragrostis*, *Hyparrhenia*, *Melinis*, *Panicum*, *Paspalum*, *Pennisetum*, *Setaria*, *Tripsacum*, *Urochloa*, among the most important. Apomictic species contain diploid as well as polyploid individuals conforming “agamic complexes” and reproductive barriers limited both by apomixis as well as ploidy level which has a great impact on apomictic species utilization. Diploid individuals maintain active the sexuality and these are rare out of the center of specie’s genetic origin center. Polyploid individuals in nature are apomictic, and sexual individuals may be induced to polyploidy in the laboratory, allowing hybrid descendants production. Genetic richness originated within the specie’s center of diversity is the basis to overcome productive challenges and ecological stability: dry season productivity, nitrogen fixation, forage quality, pest and disease resistance, etc.; as it has been shown by successful breeding programs for *Brachiaria* and *Panicum*, between the most recognized for Latin America, and *Cenchrus* in USA. Apomixis research advancements has elucidated the biology for this reproductive process as well as the techniques for its manipulation; however, the impact of this advancements on forage research in México has promoted a critical review on forage genetic resources utilization, resulting in an increased interest on hybrid material production to face the requirements for extensive grazing production systems in Mexico.

KEY WORDS: Genetic resources, Apomixis, Grass production, Grass hybrids, Forage cultivars.

Recibido el 2 de agosto de 2007. Aceptado para su publicación el 18 de mayo de 2009.

^a Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Campus San Luis Potosí. Salinas, SLP. Iturbide 73, Salinas, SLP, 78660, México. Tel/Fax.01-496-9630240. e-mail: queroadrian@colpos.mx. Correspondencia al primer autor.

^b Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Cotaxtla- Sitio Experimental Papaloapan. Isla, Veracruz.

^c Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Campana-Madera, Chihuahua.

INTRODUCCIÓN

Apomixis es un método de clonación natural por semilla botánica y se encuentra, principalmente, en cultivos como mango, cítricos, manzanos y diversas gramíneas. Se reporta en más de 400 especies de 40 familias⁽¹⁾; aunque, otros autores indican que se puede encontrar en poco más de 300 especies, en 35 familias⁽²⁾. La apomixis permite, de forma recurrente, utilizar la semilla producida por el agricultor para no depender de la semilla comercial. La reproducción asexual (por semilla) en pastos, predomina en varias especies en las regiones tropicales, áridas y semiáridas de México, y dado que el mejoramiento de apomícticos obligados es posible por medio de la explotación en forma natural, y también a que existen esquemas para el mejoramiento de gramíneas de reproducción apomíctica, sería relevante su incorporación en programas nacionales de investigación para la obtención de mejores cultivares forrajeros. Por lo anterior, el objetivo de la presente revisión, es presentar y discutir los avances y perspectivas que representa el fenómeno de la apomixis como herramienta para la generación de nuevos cultivares forrajeros.

Que es apomixis?

Apomixis (Apo=sin; mixis=mezcla) es la reproducción clonal que perpetúa la composición genética de una planta o grupo de individuos. Evitar la meiosis y la fertilización son características de la apomixis gametofítica, la cual puede definirse como la reproducción asexual por semilla (agamospermia), bajo un esquema en el que se mantiene la alternancia de generaciones (gametofito-esporofito-gametofito) sin la alternancia de fases nucleares ($2n-n-2n$) como ocurre en plantas sexuales⁽³⁾, e incluye dos tipos: 1) *Apomixis esporofítica*, la cual incluye la formación de sacos embrionarios a partir de células no reducidas nucleares, no reportada en pastos. No se debe confundir con la reproducción con otros tejidos somáticos (esquejes o macollos) diferentes al saco embrionario y común en pastos que no producen semilla estéril o de baja viabilidad, tales como: estrella de África *Cynodon plectostachyus* (K. Schumann) Pilger, pangola *Digitaria decumbens*

INTRODUCTION

Apomixis is a natural cloning method for botanical seed production and it is present mainly in plants such as: mango, citrus, apple and several Poaceae members. It has been reported in more than 400 species from 40 plant families⁽¹⁾; although some authors reported that it can be found in more than 300 species within 35 plant families⁽²⁾. Apomixis allows, in a recurrent manner, the utilization of farmer's seed, reducing their dependence on commercial hybrid seed. Asexual reproduction by seed in grasses is predominant in several species from tropical, arid, and semi-arid Mexico, and due to the fact that obligated apomictic species breeding is feasible through both selection of fitted individuals as well as using breeding schemes, it is relevant to integrate these species to national research programs to produce suitable plant production for the Mexican farmer's requirements. The objective of the present review is to show and discuss the advancements and perspectives of apomixis as a tool to generate better forage cultivars.

What is apomixis?

Apomixis (Apo=without; mixis=mixing) is the clonal reproduction perpetuating the genetic composition of one plant or plant group. Avoiding meiosis and fertilization are the attributes of gametophytic apomixis which is defined as asexual reproduction through seeds (agamospermy) under a scheme maintaining both generations alternancy (gametophyte-sporophyte-gametophyte) without the alternance of nuclear phases ($2n-n-2n$), as it occurs in sexual plants⁽³⁾, and it includes two types: 1) Sporophytic apomixis, includes the embryo sac formation from non-reduced nucelar cells, it has been not reported in grasses. It do not must be confounded with other somatic tissue multiplication systems in plants (tillering, branching) others than embryo sac and commons in sterile grasses or with very low viable seed such as African star *Cynodon plectostachyus* (K. Schumann) Pilger, pangolagrass *Digitaria decumbens* Stent, Paragrass *Brachiaria mutica* (Forsskal) Stapf, Guatemalagrass *Tripsacum andersonni* Syn. *T. Laxum* Nash, Alemángrass *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock, Taiwan *Pennisetum purpureum* Schumacher, among

Stent, Para *Brachiaria mutica* (Forsskal) Stapf, Guatemala *Tripsacum andersonni* Sinónimo *T. Laxum* Nash, Alemán *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock, Taiwan *Pennisetum purpureum* Schumacher, entre los de mayor importancia. 2) *Apomixis gametofítica*, donde la producción de semilla botánica ocurre sin la fusión de gametos, produciendo descendencia vía partenogénesis de células huevo ameióticas (diploides) o nucleares (somáticas diploides), cuya descendencia es copia fiel de la planta madre; esto es, la semilla no es garantía de nuevos genotipos, como ocurre en la reproducción sexual.

En las plantas, durante el desarrollo del gameto femenino ocurren dos fenómenos particulares: 1) Megaesporogénesis, que dará origen a la célula huevo o célula madre de la Megáspora (CMM) reducida (haploide en especies sexuales) a partir de una célula arquesporial diploide, posterior a una meiosis completa. 2) Megagametogénesis, que dará origen al saco embrionario (SE, normalmente octonucleado: con dos sinérgidas y la ovocélula, dos núcleos polares y tres antípodas), donde ocurrirá la doble fecundación que dará origen al endospermo triploide y al embrión diploide. Aunque existen variantes en el reino vegetal^(3,4), éstos son los fenómenos más difundidos en las plantas de reproducción sexual (amfimícticas). Para el objeto de esta revisión se referirá como apomixis la producción de semilla clonal, esto es, la apomixis gametofítica (apogamia, agamospermy, apogamety). Existen diversos tipos de apomixis gametofítica y toda una gama de variaciones y combinaciones posibles en el desarrollo de la CMM y del gametofito^(4,5,6,7) (Figura 1).

TIPOS DE APOMIXIS GAMETOFÍTICA

En semillas apomícticas, el embrión se origina de variaciones en el origen de la célula que origina la célula huevo o CMM (megagametogénesis); el cual puede seguir dos caminos en pastos 1) Diplosporia, en los géneros: *Paspalum*, *Tripsacum*, *Eragrostis*, *Elymus*, etc., con meiosis parcial, incompleta o reconstitutiva que resulta en una célula ameiótica (no reducida) y 2) Aposporia en *Panicum*, *Paspalum*, *Brachiaria*, *Bouteloua*, *Cenchrus*, *Pennisetum*, etc.,

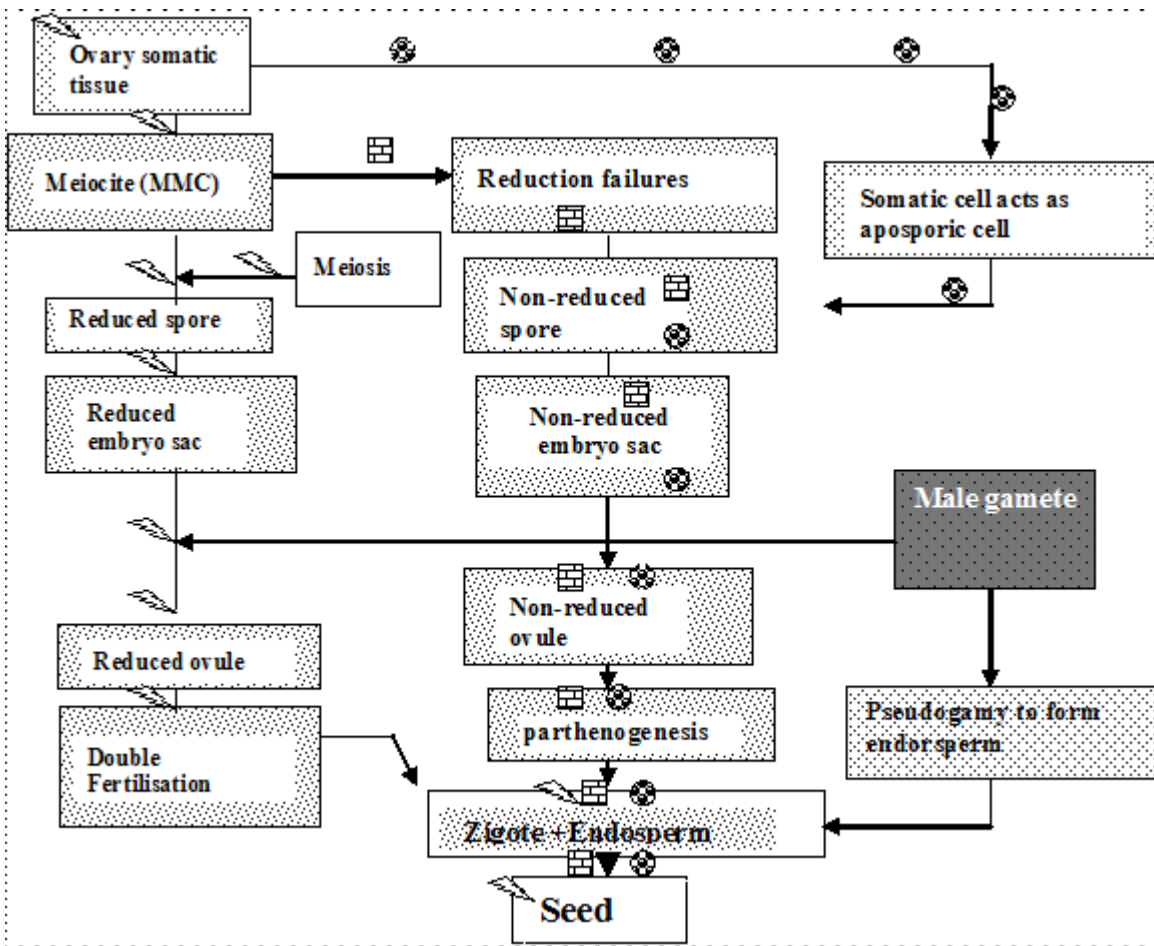
the most important. 2) Gametophytic *apomixis*, seed production occurs without gametes fusion, resulting in parthenogenetic progeny originated from diploid nuclear cells (somatic tissue) and whose progeny is an exact copy from the mother plant; it means that botanical seed is not a guarantee for new genotypes as in sexual reproduction systems.

During the female gamete development in plants two particular phenomena do occur: 1) Megasporogenesis, will give origin to the reduced (haploid in sexual species) egg cell or megaspore mother cell (MMC) from an archesporial diploid cell following a complete meiosis. 2) Megagametogenesis, will originate the embryo sac (ES, normally eight-nucleated: two synergids and the egg, two nuclear pole cells and three antipodals), where double fertilization will occur originating the triploid endosperm and the diploid embryo. Although with variants in the vegetal kingdom^(3,4), these are the more spread out phenomena in plants with sexual reproduction (amphimictics). To fulfill the objective of this revision, apomixis will be considered as clonal seed production; *i. e.* gametophytic apomixis (apogamy, agamospermy, apogamety). Several apomictic systems do exist as well as an important amplitude of possible variants for the MMC and gametophyte development^(4,5,6,7) (Figure 1).

TYPES OF GAMETOPHYTIC APOMIXIS

In apomictic seeds, the embryo originates from variants on the cell originating the egg cell or MMC (megagametogenesis) which in turn, may follow two routes in grasses 1) Diplospory, in the genera *Paspalum*, *Tripsacum*, *Eragrostis*, *Elymus*, etc., with a partial, incomplete or reconstitutive meiosis resulting in a non-reduced (ameiotic) cell, and 2) Apospory, in the genera *Panicum*, *Paspalum*, *Brachiaria*, *Bouteloua*, *Cenchrus*, *Pennisetum*, etc., in which the MMC may or may not be eliminated but it is replaced by a somatic (diploid) cell from the ovary nucellar wall; similarly, variations for such development do exist. Here it is enough to establish these two origins for the MMC and the ES. It seems that apospory is dominant within Poaceae and is the most evolved reproductive system

Figura 1. Ruta de la meiosis femenina en una planta sexual (☞), apomictica apospórica (⊗), y apomictica diplospórica (⊞)
 Figure 1. Female meiosis for a sexual plant (☞), aposporic apomictic (⊗), and diplosporic apomictic (⊞)



The three reproductive systems start from the megaspora mother cell (CMM) which follows any of these three main routes to produce a viable embryo within a seed (Modified from 66).

donde la CMM puede ser eliminada o no, y es reemplazada por una célula somática (diploide) de la pared nucelar del ovario; existiendo, similarmente, variaciones en estos fenómenos. Es suficiente establecer estos dos orígenes de la CMM y del SE. Al parecer, la aposporia es dominante en Poaceae y es el mecanismo reproductivo más evolucionado entre especies apomícticas⁽⁶⁾; (Figura 1). Existen 20 géneros de gramíneas considerados de alta importancia por su contribución a la alimentación del ganado en regiones tropicales; de éstas, 11 se reproducen por apomixis (Cuadro 1) y con el tipo apospórico como predominante⁽⁸⁾.

among apomictics⁽⁶⁾ (Figure 1). Twenty grass genera are considered as outstanding for animal feeding for tropical regions and from these, eleven possess the apomixis reproductive system (Table 1), and apospory as dominant mechanism⁽⁸⁾. For most of the aposporic ovules, the meiotic resultant MMC dies or is eliminated through competition, with somatic cells showing the MMC function, and this non-reduced somatic cell will originate the four-nucleated ES (*Brachiaria*, *Panicum*, *Cenchrus*, *Paspalum*, *Pennisetum*) containing, generally multiple ES per ovary^(7,9). The resultant gametophyte or ES contains two synergids, one

Cuadro 1. Géneros de gramíneas tropicales y subtropicales más importantes para la ganadería y su tipo reproductivo
Table 1. Outstanding Genera for animal feeding in tropical regions

Subfamily	Tribe	Genera	Reproductive type	
Chloridoideae	Eragrostideae	<i>Eragrostis</i> von Wolf	Diplospory	
	Chlorideae	<i>Chloris</i> Swartz	Apospory	
Panicoideae	Paniceae	<i>Cynodon</i> Richard	Sexual	
		<i>Axonopus</i> P. Beauvois	Sexual	
		<i>Brachiaria</i> (Trin.) Grisebach	Apospory	
		<i>Cenchrus</i> L.	Apospory	
		<i>Digitaria</i> Haller	Sexual	
		<i>Melinis</i> P. Beauvois	Sexual	
		<i>Panicum</i> L.	Apospory	
		<i>Paspalum</i> L.	Apospory-Diplospory	
		<i>Pennisetum</i> Richard	Apospory	
		<i>Setaria</i> P. Beauvois	Sexual	
		<i>Urochloa</i> Beauvois	Apospory	
		<i>Andropogoneae</i>	<i>Andropogon</i> L.	Sexual
		<i>Dichanthium</i> Willemet	Apospory	
		<i>Hemarthria</i> R. Brown	Sexual	
		<i>Hyparhenia</i> Fournier	Apospory	
	<i>Sorghum</i> Moech	Sexual		
<i>Tripsacum</i> L.	Diplospory			
<i>Zea</i> L.	Sexual			

En la mayoría de los óvulos apospóricos, la CMM resultante de la meiosis muere o es eliminada por competencia con células somáticas, que toman la función de CMM y esta célula somática no reducida da origen al SE tetranucleado (*Brachiaria*, *Panicum*, *Cenchrus*, *Paspalum*, *Pennisetum*) generalmente múltiples en un solo ovario^(7,9). El gametofito o SE resultante, contiene dos sinérgidas, un núcleo polar y una célula huevo⁽⁵⁾, lo que facilita la diferenciación de individuos sexuales y apomícticos dentro de un complejo agámico (Figura 2).

La microgametogénesis (producción de polen o gametos masculinos) en especies apomícticas es normal, produciéndose gametos meióticos sin importar el nivel de ploidía de la planta madre⁽¹⁰⁾ y, debido a las altas inversiones energéticas de la planta en la producción de polen, cualquier grano de polen con aberraciones meióticas, es sustituido por otro normalmente desarrollado. En especies apomícticas ocurren tres fenómenos biológicos⁽⁶⁾:

polar nuclei and one egg cell⁽⁵⁾, facilitating to differentiate sexual individuals from apomictics within an agamic complex in the laboratory (Figure 2).

Microgametogenesis (pollen or male gametes production) in apomictic species in normal, meiotic gametes are produced disregarding the mother-plant ploidy level⁽¹⁰⁾ and, as a result of the plant's elevated energy resources investments for pollen production, any pollen grain with meiotic aberration problems is replaced for another normally developed. In apomictic species three biological phenomena are expressed⁽⁶⁾: a) The functioning of a non-reduced (ameiotic) cell as MMC for the ES development. Apomictic genotypes posse the apparent advantage for an increased progeny in contrast with the sexual individuals, avoiding the female meiosis^(11,12). b) Pollination is required for endosperm development in most of the apomictic grasses (pseudogamy). For all pseudogamous

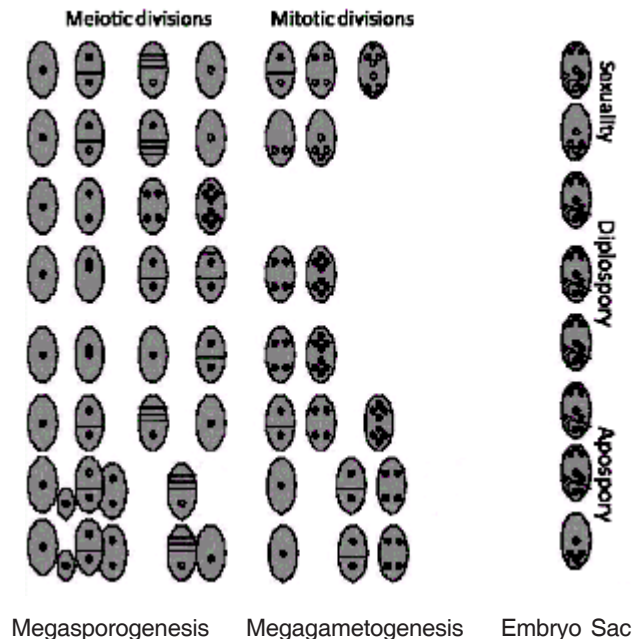
a) Funcionamiento de una célula no reducida (ameiótica) como CMM para el desarrollo del SE; los genotipos apomícticos tienen la ventaja aparente de incrementar su descendencia sobre los individuos sexuales, mediante la circunscripción de la meiosis femenina^(11,12). b) Requerimiento de la polinización para el desarrollo del endospermo, en la mayoría de los pastos apomícticos (pseudogamia); en todas las especies apomícticas pseudógamas, la producción de semilla requiere del polen para la formación del endospermo viable, aunque el embrión se desarrolle partenogenéticamente⁽²⁾. c) Desarrollo partenogenético del embrión, lo que resulta en descendencia que es copia fiel de la planta madre.

DIVERSIDAD Y EVOLUCION DE GRAMINEAS APOMÍCTICAS

La apomixis había sido considerada como un callejón sin salida de la evolución⁽¹³⁾; sin embargo, actualmente se ha comprobado que la apomixis representa una herramienta valiosa para la selección de individuos ampliamente adaptados a condiciones ambientales dinámicas y como promotora de la perpetuación y dominancia de (los) genotipo(s) híbrido(s) (genet) de mayor aptitud a dichas condiciones. La dinámica evolutiva es muy activa en los centros de origen de especie, donde se ha demostrado un flujo genético entre la diversidad de niveles de ploidía^(11,14). Durante los últimos años se han logrado avances en la interpretación de la apomixis, tanto en técnicas de laboratorio como en el manejo de la diversidad natural⁽⁴⁾. En los centros de origen de especie, se encuentran individuos de diversos niveles de ploidía: diploides, euploides, siendo el tetraploide el de mayor abundancia, e individuos aneuploides resultado de la dinámica del flujo genético. Esta dinámica reproductiva, ocurre mediante la presencia cíclica de cruzamientos entre individuos con diferentes niveles de ploidía^(14,15,16). Estas formas de recombinar de las plantas apomícticas, mediante ciclos diploide-tetraploide-diploide, e identificados inicialmente en *Bothriochloa*⁽¹⁴⁾ y posteriormente en *Panicum maximum* Jacq.⁽¹¹⁾, ha sido reportada en géneros como *Brachiaria*⁽¹⁷⁾. En las especies apomícticas, las plantas sexuales son de baja frecuencia y normalmente poseen menor vigor que

Figura 2. Variantes en el desarrollo de la megaspora y del saco embrionario en plantas sexuales y los dos tipos de apomixis reportadas en pastos⁽⁴⁾

Figure 2. Megaspore mother cell and embryo sac development variants for sexual individuals and the two apomixis types reported for grasses⁽⁴⁾



apomictic species, successful viable seed production requires pollen for endosperm formation in spite of the parthenogenetic embryo development⁽²⁾. c) Parthenogenetic embryo development, resulting in an identical to the mother plant progeny.

EVOLUTION AND DIVERSITY IN APOMÍCTIC GRASSES

Apomixis was once considered as a blind alley for evolution⁽¹³⁾; however, nowadays it has been shown that apomixis represents a valuable tool for well adapted individual plants selection for dynamic environmental conditions as well as a tool to enforce the dominance and perpetuation of the best fitted hybrid(s) genotype(s) (genets) for such conditions. Evolution dynamics is very active in the centers of species diversity and it has been shown among the several ploidy levels^(11,14). During the last years apomixis interpretation advancements has been achieved as well as laboratory techniques for natural

los individuos apomícticos⁽¹⁰⁾. Esta asociación de poliploidía y vigor, confiere a la apomixis mayor aptitud para las condiciones ambientales limitantes para la producción.

En México, la evaluación tradicional en “jardines de introducción” multiespecíficos fue un paso importante para el conocimiento de la diversidad de especies; sin embargo, estos enfoques resultan poco eficientes para determinar el potencial de una especie valiosa para la diversidad de regiones fisiográficas que se tienen en el país. El paso siguiente, después de detectar la especie mejor adaptada a las condiciones regionales, es la evaluación de la diversidad dentro de dicha especie. Esto es, un “jardín de introducción” con muchos ecotipos originarios del centro de origen de especie, de un solo complejo agámico o una sola especie⁽¹⁸⁾.

APOMIXIS EN PASTOS FORRAJEROS

Las plantas apomícticas presentan diversas ventajas adaptativas: producen descendencia fértil sin importar su estructura o balance cromosómico, asocian la fijación del vigor híbrido mediante semilla durante de generaciones. Similarmente, la apomixis facilita la producción de híbridos, toda vez que se estructuren adecuadamente los programas de mejoramiento genético, eliminando el manejo especial de líneas progenitoras, como ocurre en cultivos sexuales, reduciendo costos⁽²⁾. Otras ventajas prácticas del manejo de la apomixis, incluyen aspectos que modifican la filosofía del aprovechamiento de especies forrajeras apomícticas e incluyen:

- 1) Revaloración de la importancia de los centros de origen de especie como fuente de riqueza genética de la especie de interés; estos se encuentran donde ocurre la mayor dinámica de flujo genético entre diversos niveles de ploidía. La importancia de recolectar la diversidad genética en los centros de origen de especie, ya había sido señalada para cultivos básicos y apreciada ligeramente para la selección de materiales de especies forrajeras; sin embargo, es en el caso de especies apomícticas donde el impacto de la diversidad natural de los centros de origen de especie, es inmediato, como los casos de colectas de pasto Guinea por

diversity management⁽⁴⁾. Whithin the specie’s centers of origin, individuals for the several ploidy levels do exist: diploid, euploid, aneuploids, and the tetraploid level is the most abundant, all of them as a response of the dynamics of the genetic flux. This reproductive dynamic occurs through the recurrent crosses among individuals possessing different ploidy levels^(14,15,16). This recombination procedures within apomictic plants named diploid-tetraploid-dihaploid cycles were initially reported for *Bothriochloa*⁽¹⁴⁾, *Panicum maximum* Jacq.⁽¹¹⁾, and it has been reported in other genera such as *Brachiaria*⁽¹⁷⁾. For apomictic species, sexual individual plants posse low frequency and also are less vigorous than the apomictic individuals⁽¹⁰⁾. This vigor-poliplody association confers to apomictic plants better fitness for limiting environmental factors affecting production.

In Mexico, traditional forage species evaluation through “introductory gardens” was an important step to study different species; however, this scheme is low efficient to define the real intra-specific productive potential in response to a wide physiographic diversity in the country. The next step, following the detection of the best adapted species, for an environment, is the intra-specific variability evaluation for such species, i.e. one “introduction garden” with many ecotypes from the species’ center of origin for only one agamic complex or only one species⁽¹⁸⁾.

APOMIXIS IN FORAGE GRASSES

Apomictic plants posse several valuable advantages, producing bred true progeny disregarding the structure or chromosome balance and hybrid vigor fixation through seed for generations. Also, apomixis facilitates hybrid plant production, once breeding programs are well planned, eliminating the special management required for sexual crops, i.e. cost effectiveness⁽²⁾. Other advantages include modifier aspects for the philosophy for the use of apomictic forage species including:

- 1) Reevaluating the centers of species origin importance as a source for genetic richness, for the important species, these are located in the places with elevated genetic flux dynamic among the

investigadores japoneses y franceses^(19,20), *Brachiaria*⁽²¹⁾, *Paspalum* en Argentina⁽²²⁾ y en México *Bouteloua curtipendula* Michx. Torr.^(23,24) y *Tripsacum* spp.⁽²⁵⁾. La importancia de recolectas representativas de especie, ha sido constatada en cada ocasión que se evalúan las especies apomícticas con este esquema. Tres tipos de poblaciones localizadas en el centro de origen de especie han sido reportadas⁽²⁶⁾: a) monomórficas, b) polimórficas con variación discontinua y genotipos diferentes y c) polimórficas con variación continua, similar distribución fue reportada en el género *Tripsacum* en México⁽²⁷⁾. En las especies en que prevalece la apomixis, las plantas sexuales son raras⁽¹⁰⁾. La abundancia de individuos diploides y, por tanto, con reproducción sexual ha sido localizada en los centros de origen⁽²⁸⁾ en especies como *Chloris gayana* Kunth⁽²⁹⁾, *P. maximum*^(30,31), *Tripsacum*⁽²⁵⁾ y *Brachiaria*⁽³²⁾, mientras que, en *Cenchrus ciliaris* L. Link una planta sexual tetraploide espontánea ha dado origen al programa de mejoramiento genético de la Universidad de Texas A&M⁽¹⁰⁾; esto es, no se han localizado individuos diploides, posiblemente porque no se ha muestreado su centro de origen genético. En condiciones naturales, estos individuos sexuales diploides exhiben un menor vigor que sus congéneres poliploides simpátricos⁽¹⁰⁾.

2) Conformación de Complejos Agámicos (CA). Muchas especies apomícticas consideradas como diferentes y aisladas reproductivamente, se integran en un CA, en donde la única barrera para lograr hibridación es la presencia de apomixis y poliploidía, las cuales, al superarlas mediante estrategias reconocidas, amplían la base genética para la producción de híbridos que respondan a las necesidades detectadas e indicaban la hibridación intergenérica viable entre los géneros *Bothriochloa* y *Dichanthium*, en la que diversas especies funcionan como “puente” para lograr la hibridación⁽³³⁾, posteriormente este CA, incluyó al género *Capillipedium*⁽³⁴⁾ como constituyente de esta macroespecie no aislada por otro factor más allá de la poliploidía y apomixis (Figura 3). Otros CA reconocidos en pastos tropicales incluyen a *P. maximum*, *P. trichocladum* Hack ex. Schum. y *P. infestum* Andersson, con formas diploides sexuales

diversity of ploidy levels. The importance for genetic diversity collection within the centers of species origin has been addressed for crops and slightly valorized for forage species selection; however, for apomictic species the natural diversity impact is immediate such as it has been documented for Guineagrass for French and Japanese researchers^(19,20), *Brachiaria*⁽²¹⁾, *Paspalum* in Argentina⁽²²⁾, and in México *Bouteloua curtipendula* Michx. Torr.^(23,24) as well as *Tripsacum* spp.⁽²⁵⁾. Species’ representative collection importance has been documented evaluating apomictic species using this scheme. Three population types located within the center of species diversity have been reported⁽²⁶⁾: a) monomorphic, b) polymorphic with non-continuous variability and different genotypes, and c) polymorphic with continuous variation, similar distribution was reported in Mexico for *Tripsacum*⁽²⁷⁾. In species in which apomixis predominates, sexual individuals are rare⁽¹⁰⁾. Diploid individuals abundance showing sexual reproduction has been located within the center of species origin⁽²⁸⁾ for species such as: *Chloris gayana* Kunth⁽²⁹⁾, *P. maximum*^(30,31), *Tripsacum*⁽²⁵⁾, and *Brachiaria*⁽³²⁾. On the contrary, for *Cenchrus ciliaris* L. Link one spontaneous tetraploid sexual plant has originated a breeding program at Texas A&M University⁽¹⁰⁾. No sexual diploid individuals have been located and it may be due to the fact that the center of species origin has not been sampled for this species. In natural conditions, sexual individuals display a reduced vigor in comparison to their sympatric polyploid individuals.

2) Agamic complexes (AC) formation. Many apomictic species considered as different and reproductively isolated are integrated within an AC, with apomixis and polyploidy as the only barriers for interbreed, once surpassed through known mechanisms, enhance the genetic basis for hybrids production, facing the detected requirements for animal production, and indicated already the intergeneric potential for intercrossing the genera *Bothriochloa* and *Dichanthium*⁽³³⁾. Here, several species acts as “bridging species” to achieve hybridation between species; later this AC included the genus *Capillipedium*⁽³⁴⁾ as part of this non-isolated for any extra factor beyond polyploidy

y poliploides apomíticas⁽¹⁹⁾, además de amplia diversidad de morfotipos intermedios⁽³⁵⁾. En el género *Paspalum*, existen varios CA conformados por especies con abundancia de niveles de ploidía^(36,37). En el género mexicano *Tripsacum* 11 especies nativas de Mesoamérica conforman el CA⁽²⁷⁾ y pueden producir híbridos, eliminadas las barreras mencionadas. En pasto Buffel, el CA está conformado por al menos dos especies: *C. ciliaris* y *C. setigerus* Vahl.⁽³⁸⁾, aunque existen indicios de otras especies que pueden ser incorporadas al CA como *Pennisetum flaccidum* Hochst. ex Steud. y *P. meianum* Leeke^(39,40). Por otra parte, la conformación del CA de la sección Curtipendula de *B. curtipendula*, puede contener 11 especies con riqueza de niveles de euploidía y aneuploidía, donde se siguen esquemas de selección y mejoramiento genético, desarrollado para otras especies apomíticas⁽⁴¹⁾. En el género *Brachiaria*, tres especies conforman el CA con *Brachiaria decumbens* Stapf.: *B. brizantha* (Hochst.) Stapf. y *B. ruziziensis* Germ. & C. Eur., la sexualidad poliploide, ha sido la base para producir híbridos⁽⁴²⁾.

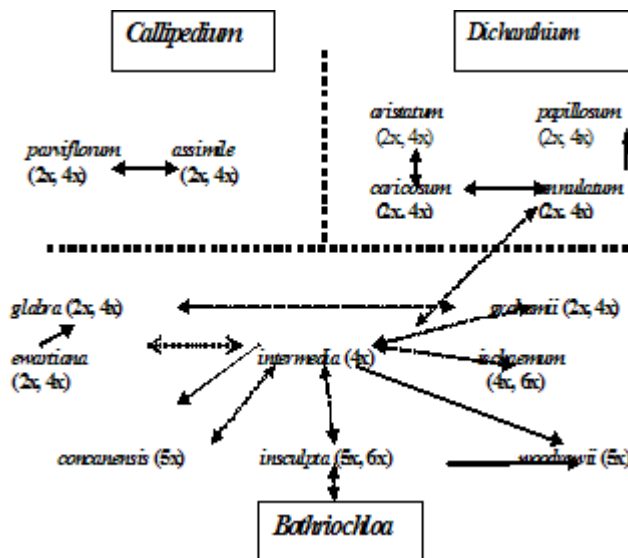
La generación de híbridos en especies apomíticas incluye los siguientes procedimientos: a) los individuos sexuales diploides, toda vez disponibles en la especie de interés, son poliploidizados en laboratorio mediante cualquier agente inhibidor de la formación del uso acromático en la mitosis, induciendo la sexualidad poliploide; b) los poliploides polinizadores siempre son apomíticos y la viabilidad del polen no es problema cuando se usan individuos al mismo nivel de ploidía que la planta hembra; c) la segregación de individuos apomíticos y sexuales es 1:1 en la descendencia obtenida, los individuos sexuales genéticamente recombinados pueden integrarse al grupo de progenitores futuros y, d) los híbridos apomíticos son evaluados para los atributos de interés, dado que el vigor híbrido queda integrado en el genoma.

3) Producción y evaluación de híbridos. La producción de híbridos no es un proceso costoso, ni difícil, por lo que se debe promover la visión de utilización de recursos genéticos adecuados dentro de cada especie de interés con el enfoque de

and apomixis macro-species (Figure 3). Other well recognized AC in tropical grasses includes *P. maximum*, *P. trichocladum* Hack ex. Schum., and *P. infestum* Andersson, with sexual-diploid and apomictic-polyploid parts⁽¹⁹⁾, as well as a wide intermediary diversity of morphotypes⁽³⁵⁾. In the *Paspalum* genus several AC do exist and these are conformed by species with abundant ploidy levels^(36,37). For the native to Mexico *Tripsacum*, eleven native to Central America species conform the AC⁽²⁷⁾ and these are capable of hybrids production when these barriers are eliminated. In buffelgrass, the AC is conform for at least two species: *C. ciliaris* and *C. setigerus* Vahl⁽³⁸⁾, although it may include other other species such as *Pennisetum flaccidum* Hochst. ex Steud. and *P. meianum* Leeke^(39,40).

Figura 3. Introgresión continua e hibridación sin introgresión en un complejo agámico apomítico que incluye tres géneros y 18 especies

Figure 3. Continue introgression and hybridation without introgression within an apomictic agamic complex encompassing three genera and 18 species



Polyploidy and apomixis, as natural barriers, reduce hybridation opportunities among species; however, available technologies allow its increasing as well as the feasibility to select outstanding genotypes among new allelic combinations^(34,67).

producción de híbridos destacados para la producción en pastoreo respetuosa del ecosistema. La evaluación sistemática de la diversidad genética y la producción de híbridos que respondan a las necesidades del mercado (máxima productividad y estabilidad de los ecosistemas en pastoreo) proporcionan las mejores alternativas para mejorar las condiciones de vida de la población, en un mercado globalizado que ha devastado marcadamente los ecosistemas. El aprovechamiento sistemático de recursos genéticos nativos de México, algunos apomícticos y otros de reproducción sexual incluye materiales valiosos en *Tripsacum*, *Setaria*, *Lycurus*, *Leptochloa*, *Sporobolus*, *Distichlys*, *Hymenachne*, *Digitaria*, entre los de mayor potencial e inexplorados hasta hoy.

La apomixis permite a las plantas poliploides mantener la producción de semilla viable, proporcionando una estrategia de escape a la esterilidad, debido al desbalance cromosómico embrión: endospermo⁽⁶⁾. La descendencia producida por individuos apomícticos será apomíctica en gran proporción (Cuadro 2); mientras que una proporción (50 %) de la descendencia de plantas sexuales, en cruza dirigidas, será apomíctica⁽¹¹⁾. La fertilización tipo $2n+n$ ocurre frecuentemente dentro de los CA y ha recibido atención como método de mejoramiento genético cuando no se dispone de individuos sexuales. En el CA *Cenchrus-Pennisetum* el vigor de los híbridos $2n+n$ recuperados ha sido reportado como excelente^(43,44); asimismo, híbridos $2n+n$ habían sido recuperados en *Dichanthium annulatum* (Forssk.) Stapf. y *Bothriochloa*^(16,33). En *Cynodon*, algunos de los híbridos más productivos fueron tetraploides, posiblemente derivados de la cruce entre *C. dactylon* var. *afghanicus* Harlan & de Wet o *C. dactylon* var. *aridus* Harlan & de Wet con el tetraploide polinizador *C. dactylon* (L.) Pers. Var. *dactylon*^(16,45). Es importante reconocer el valor de estos aspectos para obtener el máximo beneficio para las especies forrajeras de interés, con recursos genéticos adecuados a los requerimientos⁽³¹⁾; en ocasiones, sin necesidad de mejoramiento genético, como en el CA de *Brachiaria* spp.⁽⁴⁶⁾, con recursos genéticos que han sentado las bases para la producción de híbridos para mejorar la producción,

For the Curtipendula section in *B. curtipendula*, eleven species may conform the AC including individuals with a wide diversity for euploid and aneuploid levels and genetic improvement schemes developed for apomictic species are followed⁽⁴¹⁾. In the *Brachiaria* genus, three species conform the AC: *B. decumbens* Stapf.: *B. brizantha* (Hochst.) Stapf., and *B. ruziziensis* Germ. & C. Eur., within this genus the diploid sexuality has been the basis for hybrids production⁽⁴²⁾.

Hybrids production within apomictic species includes the following processes: a) sexual individuals, when available for the species of interest, are transformed to polyploidy using laboratory techniques through an inhibitory agent for the achromatic spindle formation during cell mitosis, inducing sexual polyploids; b) polyploid pollinators are always apomictic and pollen viability is not a problem when same ploidy level individuals regarding to the mother plant are used; c) progeny segregation is 1:1 for sexual and apomictic individuals, recombined sexual individuals may be integrated to the future progenitor's group, and d) apomictic hybrids are evaluated for interesting attributes, due to the fact that hybrid vigor is integrated and fixed to the genome.

3) Hybrids production and evaluation. Hybrids production is not an expensive process, not even difficult, hence valuable hybrids production may be focused on the basis of an adequate utilization of genetic resources with an extra on ecosystem sustainability for grazing production systems. Systematic evaluation of genetic diversity and

Cuadro 2. Constitución de la descendencia posible de plantas de reproducción apomíctica

Table 2. Progeny constitution from apomictic reproduction plants

Female meiosis	Fertilization	
	Present	Absent
Compleat	n+n (2.9%, 11.34%)	n+0 (0, 1.68%)
Absent	2n+n (0.84%, 1.08%)	2n+0 (96%, 86.1%)

Adapted from ^(66;68).

calidad de forraje y resistencia a mosca pinta⁽⁴²⁾; en buffel, los investigadores norteamericanos han desarrollando variedades que combinan resistencia a bajas temperaturas y sequía⁽³³⁾.

MEJORAMIENTO GENETICO DE ESPECIES APOMICTICAS

Los procesos básicos de un programa de mejoramiento genético en especies apomícticas incluyen: a) recolección y disponibilidad de recursos genéticos del centro de origen de especie; b) caracterización morfológica y citológica de las poblaciones (identificación de individuos diploides y poliploides); c) definición del tipo reproductivo de los individuos de la colección d) producción de individuos sexuales poliploides en el laboratorio, con el fin de aprovechar la variabilidad genética mediante la recombinación meiótica en la producción de la célula huevo y la recombinación genética resultante de la fusión de gametos (Figura 4); e) programa de cruzamientos con objetivos bien definidos, para lograr el mayor avance genético y f) programas de evaluación agronómica de los materiales en conjunto con la ampliación de la base genética con el aprovechamiento de la descendencia sexual.

La apomixis no ha sido reportada en individuos diploides, en especies o CA apomícticos, todas las plantas diploides son sexuales⁽³⁾. La preservación del genoma y la expresión de vigor híbrido en la descendencia que resulta de la fusión de gametos, el cual queda integrado a éste por generaciones mediante la reproducción asexual por semilla, proporciona a la apomixis ventajas de mayor aptitud evolutiva^(47,48,49), al proporcionar una herramienta para recombinar con cierta frecuencia, condicionada por los niveles de ploidía disponibles (diversidad genética), dada la recurrencia de la sexualidad (mediante recombinación meiótica y fusión de gametos) de las plantas apomícticas, permitiendo la promoción de dominancia de combinaciones alélicas responsivas a ambientes desafiantes.

EXPERIENCIAS EN EL MEJORAMIENTO GENETICO DE GRAMINEAS

Los programas de mejoramiento en gramíneas forrajeras se habían enfocado a la selección directa

hybrids production according to the market demands: maximum productivity and grazing systems stability in the long term, constitute the best tools to enhance the living conditions of the population within a global market which has affected markedly the ecosystem. Systematic utilization of native to Mexico genetic resources, some of them apomictics and others with sexual reproduction include valuable genera: *Tripsacum*, *Setaria*, *Lycurus*, *Leptochloa*, *Sporobolus*, *Distichlys*, *Hymenachne*, *Digitaria*, among the most valuable for grazing production and scarcely explored until today.

Apomixis allows polyploid plants to maintain viable seed production, as an strategy to avoid sterility due to the embryo:endosperm chromosome unbalance⁽⁶⁾. Progeny produced among apomictic individuals will be mainly apomictic (Table 2); on the contrary, sexual plants progeny will reach 50 % of apomictic individuals in directed crosses⁽¹¹⁾. Fertilization $2n+n$ occur frequently within AC and it has received attention as breeding method if no sexual individuals are known or available. Within the *Cenchrus-Pennisetum* AC hybrid vigor reported from evaluated individuals has been reported as outstanding^(43,44); similarly, $2n+n$ hybrids have been recovered for *Dichanthium annulatum* (Forssk.) Stapf. and *Bothriochloa*^(16,33). In *Cynodon*, some of the highly productive hybrids were tetraploids and may be derived from the cross between *C. dactylon* var. *afghanicus* Harlan & de Wet or *C. dactylon* var. *aridus* Harlan & de Wet, with the pollinator tetraploid *C. dactylon* (L) Pers. var. *dactylon*^(16,45). It is important to recognize these aspects in order to achieve the best use of the available genetic resources in accordance to the demand⁽³¹⁾; in some occasions, without genetic improvement, as in the *Brachiaria* spp. AC⁽⁴⁶⁾, genetic resources have been the basis to hybrid production to achieve good forage quality as well as spittlebug resistance⁽⁴²⁾; in Buffelgrass US researchers have developed varieties combining both winter hardiness and drought resistance⁽³³⁾.

GENETIC IMPROVEMENT IN APOMICTIC SPECIES

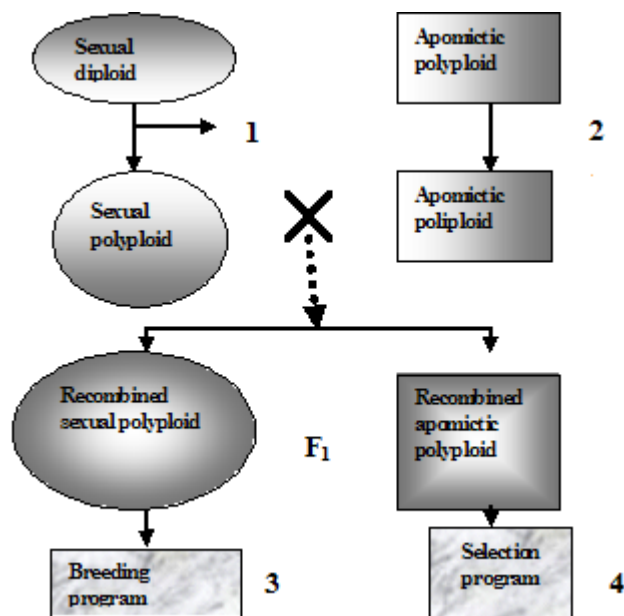
The important procedures for an apomictic species genetic improvement program includes: a) collection

de ecotipos apomícticos, variedades de pasto Guinea seleccionadas en Australia, como Green Panic, Gatton Panic; en Cuba: Likoni; en Brasil: Mombaza, Tobiata, Tanzania, Coloniao, etc. habían sido seleccionadas de la diversidad natural. Existen reportes que indican que el cultivar de Guinea “Natzukaze” es de origen híbrido⁽⁵⁰⁾ y éste podría ser el primer híbrido producido en pasto Guinea. Variedades populares en el género *Brachiaria* incluían ecotipos seleccionados de la diversidad natural: Marandu y Basilisk. En los últimos años, se han iniciado diversos programas de producción de híbridos y la riqueza genética recolectada en África⁽²¹⁾ ha producido nuevos cultivares: La

and availability of diversity originated from the center of species origin, b) cytology and morphology characterization of the collection (identifying the valuable material and individuals ploidy level), c) determination of the individual’s reproductive system, d) production of sexual polyploid individuals in the laboratory, in order to take advantage of the genetic variability through both, meiotic recombination during the egg cell generation, and the genetic recombination resulting from gametes fusion (Figure 4), e) well defined objectives for hybrids production and selection to achieve the best genetic advancements, and f) enforcement of agronomic evaluations to selection and increasing the genetic basis of the program, using sexual progeny.

Figura 4. Esquema de mejoramiento genético en especies o complejos agámicos de reproducción apomíctica.

Figure 4. Breeding scheme among species or agamic complexes with apomictic reproductive systems



1. Sexual diploids are treated in laboratory to produce sexual polyploids. 2. Pollen from polyploid plants is normally reduced and, at the same ploidy level, will produce progeny from fusion of gametes. 3, 4. Segregant progeny will produce sexual and apomictic individuals within an 1:1 ratio, and these individuals may follow two routes: get incorporated as sexual recombinant for future matings or directly to the plant selection program once apomictic reproductive system has been confirmed.

Apomixis phenomena has not been reported for diploid individuals, within apomictic species or AC, all diploid individuals are sexual⁽³⁾. Genome fixation and hybrid vigor expression in the progeny originated from gametes fusion, asexually trapped for generations through seed, gives apomixis higher evolutive fitness^(47,48,49), due to the presence of genetic recombination with low frequency, conditioned to the available ploidy levels (genetic diversity) as a result of recurrent sexuality (meiotic recombination and gametes fusion) occurring in apomictic plants, and allowing for the dominance of allelic combinations responsive to challenging environmental conditions.

GENETIC IMPROVEMENT EXPERIENCES FOR GRASSES

Forage grass genetic improvement programs in apomictics have been focused on the direct selection from apomictic ecotypes, Guineagrass varieties selected in Australia such as Greenpanic, Gattonpanic, in Cuba: Likoni, in Brazil: Mombaza, Tobiata, Tanzania, Coloniao, etc. have been selected from the natural diversity. Reports on Guineagrass cv. “Natzukaze” indicate its hybrid origin⁽⁵⁰⁾ and it may be the first ever produced hybrid in Guineagrass. Popular varieties in the *Brachiaria* genus included ecotypes selected from the natural diversity: Marandu and Basilisk. During the last years, hybrid production programs and the genetic diversity collected in Africa⁽²¹⁾ has produced new

Libertad, Toledo (MG4 y MG5 en México) y el primer híbrido “interespecífico” de *Brachiaria* denominado Mulato. Por otra parte, las líneas Laredo y Pecos son materiales híbridos en pasto buffel, al igual que el individuo sexual espontáneo descubierto en el rancho de Pat Higgins⁽⁴⁴⁾. Individuos sexuales diploides no han sido recolectados en África para buffel. Las variedades iniciales que se generaron en pasto buffel fueron ecotipos recolectados de la diversidad natural: Gaidah, Molopo, Nunbak, Lawes, Americano, Mbalambala, Tarewinbar, Higgins, Frío, se han incorporado de la riqueza natural, sin hibridación. Los primeros híbridos en esta especie fueron Llano y Nueces, buscando resistencia a bajas temperaturas.

Buffel fue señalado como nativo de África tropical, subtropical, India e Indonesia⁽²⁹⁾ y el equipo de mejoramiento genético de la Universidad de Texas A&M, ha indicado su origen en Sudáfrica⁽⁵¹⁾; sin que descubrieran individuos sexuales en las áreas de recolecta. No se han llevado a cabo expediciones de recolección de buffel en el Sahel africano, señalado como su centro de origen^(52,53,54). Buffel es un recurso forrajero en espera de un programa de recolección y conservación de la diversidad genética, que promete buena rentabilidad, una vez que se hayan generado ecotipos o híbridos sobresalientes. Para el caso de México tropical, es evidente que no se requiere mayor resistencia a frío, en buffel, más allá de la resistencia natural, tal vez la de Molopo fuese suficiente aún para regiones del norte del país, donde el invierno no es tan riguroso en intensidad y duración como en regiones áridas centrales de Estados Unidos, por lo que nuestros objetivos de selección y producción de híbridos serán diferentes a las características de las variedades mejoradas producidas por el equipo de Texas A&M; por tanto, disponer de riqueza genética de la especie para un programa propio de mejoramiento acorde a las necesidades de los productores en México, es básico. En *Brachiaria*, el primer objetivo es la resistencia al complejo de mosca pinta⁽⁴²⁾ y la diversidad genética ha sido la mejor opción y en México, debemos estar alerta a esta plaga de gran importancia, tanto para buffel en Sonora, como para la creciente superficie de *Brachiaria* en regiones tropicales.

varieties: La Libertad, Toledo (MG4 and MG5 in Mexico) as well as the first interspecific hybrid in *Brachiaria*, termed Mulato. On the other hand the varieties Pecos and Laredo represent Buffelgrass hybrids originated from the spontaneous sexual individual discovered at the Pat Higgins⁽⁴⁴⁾ ranch. To date, diploid sexual individuals have not been found in Africa. The first varieties for Buffel grass used in Mexico include: Gaidah, Molopo, Nunbak, Lawes, American, Mbalambala, Tarewinbar, Higgins, Frio, etc. integrated to the natural diversity without genetic improvement. The first cold resistance varieties for this species were Llano and Nueces.

Buffelgrass origin has been indicated in tropical and subtropical Africa, India, and Indonesia⁽²⁹⁾ and the grass breeding team from the Texas A&M University has indicated South Africa⁽⁵¹⁾; as the center of origin, even though no sexual individuals have been discovered. No collecting trips have been developed searching diploid Buffelgrass for the Sahel area in Africa, also reported as a feasible center of origin for Buffelgrass^(52,53,54). Buffelgrass is a forage resource waiting for a strong program for the collection and conservation of the genetic richness in this species; it is promissory, after the selection or production of valuable ecotypes or hybrid material. For the tropical Mexico’s case it is notorious that cold resistance is not a requirement beyond the species natural aptitude; maybe Molopo’s winter hardiness is good enough for northern Mexico with mild winter temperatures for both low intensity and distribution during the year in comparison with central United States; hence, our buffelgrass breeding objectives for selection and hybrids production must be different to those of the Texas A&M University and the access to the natural diversity in this species is important. The main breeding objective in *Brachiaria* is spittlebug resistance⁽⁴²⁾ and genetic diversity has been the best option for such, and in Mexico we must be attentive to this important pest for both Buffelgrass in Sonora and the growing surfaces for *Brachiaria* in the tropics.

The apomixis mode of heritability is important for its use in crops and it has been of the greatest

La definición del comportamiento de la heredabilidad de la apomixis es importante para su manipulación hacia cultivos básicos, de gran interés entre los centros de investigación en diversas partes del mundo⁽⁸⁾. El control genético de la apomixis había sido definido como de herencia simple monogenética en especies vegetales no relacionadas *Ranunculus* y *Panicum*, con resultados similares, la apomixis está controlada por un gen simple dominante^(5,55) y, en buffel⁽⁵⁶⁾, modificando los resultados de dos genes implícitos reportados para buffel⁽⁵⁷⁾. La ineficacia de incorporarla a cultivos básicos sexuales pone de manifiesto mayores requerimientos de investigación y la posibilidad de que se trate de genes estrechamente ligados^(54,58).

OBJETIVOS PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

El fin último de la utilización de la apomixis, es responder a las presiones de utilización en pastoreo y lograr la máxima estabilidad ecológica y productividad. Existen diversos problemas y a todos ellos, la diversidad natural tiene una respuesta viable, el problema radica en saber localizar la problemática importante y disponer de estrategias adecuadas de cuestionamiento (evaluación de) a la diversidad natural. Se describen a continuación algunos aspectos urgentes para lograr estabilidad de ecosistemas y productividad sostenida.

Fertilización nitrogenada

Ningún ganadero fertiliza praderas de temporal, mucho menos pastizales de zonas áridas, donde el uso de nitrógeno derivado de energía fósil, resulta en inversiones difíciles de solventar. Por tanto, los ganaderos sufren de deficiencia de N en sus praderas. La utilización de leguminosas fijadoras de N es una opción viable e inmediata para solventar esta necesidad; sin embargo, las leguminosas requieren de cuidados específicos que la cultura ganadera de los productores no maneja en forma eficiente⁽¹⁸⁾. Otra alternativa para incorporar N al sistema es la fijación de N mediante la asociación con *Azospirillum* spp., que puede promoverse entre los pastos. La afinidad diferencial entre los genotipos de una especie forrajera con *Azospirillum*, remarca la importancia de la disponibilidad de

interest for research centers around the world⁽⁸⁾. The genetic control of apomixis was defined as monogenic for non-related species *Ranunculus* and *Panicum*, showing similar results, as controlled by a single dominant gen^(5,55), and in buffelgrass⁽⁵⁶⁾, analyzing results⁽⁵⁷⁾. The difficulties to integrate the apomixis phenomena into sexual crops enhances the necessity for research and the feasibility for close-linked genes^(54,58).

GENETIC IMPROVEMENT OBJECTIVES

The main purpose for apomixis utilization is to answer to grazing production demands and to achieve the highest ecological stability and productivity. Several problems do exist to reach these objectives and for all of these, natural diversity has a viable answer, the problem becomes to be able to define the important problematic as well as the best strategies to questioning (to evaluate) natural diversity. Some important aspects to achieve grazing ecosystems stability and sustained productivity are discussed ahead.

Nitrogen fertilization

Cattlemen do not fertilize rain-fed prairies or the arid rangelands due to the fact that fossil-energy derived Nitrogen represents an expensive input and affects the enterprise cost-effectiveness, hence Nitrogen deficiency is a constant in the prairies. Nitrogen-fixing forage legumes are the immediate viable solution to solve this demand; however, legumes require specific management and the peasants culture has shown to be non-sufficient to promote legume persistence in the prairie⁽¹⁸⁾. In the meanwhile, another alternative is to integrate Nitrogen to the system through grass-*Azospirillum* spp. association, feasible to occur in grasses. Differential affinity among grass genotypes and *Azospirillum* enhances the importance for genetic resources access to be evaluated in the association to fix Nitrogen.

Pest and diseases

In tropical Latin-America the spittlebug complex (*Aenolamia*, *Deois*, *Mahanarva*, *Zulia*, among the main genera) is a constant dormant problem for

recursos genéticos para su evaluación en asociación con la bacteria y fijación de N.

Plagas y enfermedades

En Latinoamérica tropical el complejo mosca pinta (*Aenolamia*, *Deois*, *Mahanarva*, *Zulia*, entre los principales géneros) es un problema latente para años de alta humedad. Mosca pinta en buffel se presenta regularmente en condiciones de trópico seco y puede convertirse en un serio problema para las praderas del estado de Sonora, como ha ocurrido en *B. decumbens* en Brasil⁽⁵⁹⁾, donde se perdieron grandes extensiones de praderas en sólo dos semanas de alta infestación de la plaga. En México 600,000 ha han sufrido daños marcados por esta plaga, principalmente en el estado de Sonora en praderas de pasto buffel y en el estado de Veracruz en diversas especies tropicales^(60,61). Igualmente, las enfermedades más serias para pasto buffel son las provocadas por diversas especies de *Claviceps*, que pueden destruir la semilla o resultar en bajos rendimientos y calidad de la misma. En el sur de Texas se han reportado ataques de *Pyricularia*⁽⁶²⁾.

Valor nutritivo del forraje

Avances en el mejoramiento de la digestibilidad del forraje han sido logrados en Bermuda "Coastcross". Después de varios ciclos de Selección Recurrente Restringida, se logró una digestibilidad mayor a 12 % de la materia seca, con respecto a Bermuda "Coastal"⁽⁶³⁾, lo que se reflejó en hasta 40 % más de aumentos de peso; al disponer de segregaciones alélicas, la digestibilidad de los forrajes es factible de mejorarse⁽⁶⁴⁾. Por otra parte, la digestibilidad *in vitro* de la materia seca en "Coastcross" no se redujo durante seis ciclos de selección fenotípica restringida recurrente hacia alto rendimiento de forraje⁽⁶⁵⁾, lo que es indicativo que el carácter de mayor digestibilidad del forraje, seleccionado previamente, no se modificó toda vez que se continuó la presión de selección en la población hacia otro carácter, como lo fue el alto rendimiento de forraje.

ESTACIONALIDAD EN LA PRODUCCIÓN DE FORRAJE

La diversidad natural es responsiva a las necesidades de mejoramiento genético regidas por los

high-humidity years. In buffelgrass spittlebug has been regularly reported for the dry tropics and it may become a serious problem for the Sonora state prairies, as it has been reported for *Brachiaria* in Brazil⁽⁵⁹⁾, with big losses due to this pest for an important surface, only in two weeks of high infestation. Sonora reports achieve 600,000 ha damaged for this pest, and spittlebug has promoted damages for several grass species in Veracruz state^(60,61). The most important diseases in Buffelgrass are promoted by several *Claviceps* species, damaging seed quality and production. In the south of Texas *Pyricularia* infestation have been reported⁽⁶²⁾.

Forage nutritive value

Advancements on forage digestibility have been achieved in Bermuda "Coastcross". Following several Recurrent Restricted Selection (RRS) cycles, values of 12 % higher dry matter digestibility, in comparison to "Coastal" Bermuda, were reported⁽⁶³⁾, and it was reflected in up to 40 % of elevated animal productivity. When allelic segregations are available, forage digestibility is feasible to be improved⁽⁶⁴⁾. On the other hand, *in vitro* digestibility for "Coastcross" was not affected during six phenotypic RRS cycles for higher forage productivity⁽⁶⁵⁾, indicating that higher forage digestibility trait, previously selected, was not affected when selection pressure was focused to other important trait.

Forage production distribution

Natural diversity is responsive to the requirements in plant breeding for man-directed grazing systems. In Guineagrass (*Panicum maximum*) natural diversity collected in the center of species origin by the former ORSTOM, today's IRD-France, was evaluated⁽³¹⁾ and forage production during the dry season variability ranged from 8 to 13 % in relation to the total annual production, this is a very important aspect, because in the tropics, the dry season forage availability becomes a *fundamental limitative aspect for animal production*. For the natural diversity in *Brachiaria* evaluated in Brazil, dry matter production during the dry season in relation to the total annual ranges from 9 to 27 % for *B. brizantha*,

requerimientos antropocéntricos hacia la pradera o pastizal. En pasto Guinea⁽³¹⁾ evaluaron la diversidad de *P. maximum* recolectada en su centro de origen genético por ORSTOM, actual IRD-Francia; en esta especie, encontraron variación para rendimiento de forraje (8 a 13 % del total anual) durante el periodo de sequía, lo cual resulta significativo, dado que en los trópicos es durante esta época que la disponibilidad de forraje se vuelve un factor determinante de la producción. En la diversidad genética de *Brachiaria* evaluada en Brasil se ha indicado una variación para rendimiento de forraje en tiempo de secas con respecto al total anual de 9 a 27 % en *Brachiaria brizantha*, 10 a 25 % en *B. decumbens*, 9 a 18 % en *B. humidicola* (Rendle) Schweick., 9 a 19 % en *B. ruziziensis* y 7 a 22 % en *B. jubata* (Fig. & De Not.) Stapf.⁽⁴²⁾. Estos valores son indicativos de la amplia oportunidad de mejoramiento, toda vez que se tiene acceso a recursos genéticos representativos de la diversidad natural.

CONCLUSIONES

La disponibilidad y manejo de recursos genéticos es una herramienta importante, ya que ha dado resultados valiosos como la generación de nuevos cultivares en especies de los géneros: *Brachiaria*, *Panicum* y en menor proporción en *Cenchrus*. La tecnología generada por los programas de incorporación de apomixis a especies de cultivos básicos puede ser aplicada en el mejoramiento de gramíneas forrajeras apomícticas. Las estrategias de manejo de especies apomícticas deben ser asimiladas en México, para lograr avances sólidos en el desarrollo de cultivares forrajeros, adecuados a las necesidades particulares de los productores y del país. Tener objetivos claros del mejoramiento, se reflejará en un rápido avance, dado que la diversidad ofrece amplias combinaciones alélicas para responder eficientemente a las demandas antropocéntricas hacia las praderas en pastoreo.

LITERATURA CITADA

1. Jessup RW. Molecular tools for marked assisted breeding of buffelgrass. [Ph. D. Dissertation]. Texas A&M University. Col. Station, TX; 2005.

10 to 25 % for *B. decumbens*, from 9 to 18 % for *B. humidicola* (Rendle) Schweick, 9 to 19 % in *B. ruziziensis*, and from 7 to 22 % in *B. jubata* (Fig. & de Not) Stapf.⁽⁴²⁾. These values are indicate an important opportunity for breeding after achieve the access to representative genetic resources from the natural species richness.

CONCLUSIONS

The availability and adequate management of genetic resources is an important tool because it has probed to be very valuable with results such as new varieties releasing in *Brachiaria* and *Panicum* genera and, in less proportion in *Cenchrus*. Developed technology for the programs for several crops improvement, trying to integrate the apomixis phenomena, is feasible to be applied for apomictic grasses genetic improvement programs. Apomictic species management strategies must be utilized in Mexico to achieve solid advancements in developing forage varieties for the country and farmer's requirements. Breeding objectives must be well defined in order to obtain fast advancements, due to the fact that natural diversity offers rich allelic combinations to respond efficiently to the man-originated demands for prairies under grazing production.

End of english version

2. Bashaw EC, Hanna WW. Apomictic reproduction. In: Chapman G editor Reproductive versatility in the grasses. 1st ed. Cambridge, UK Cambridge University Press; 1990:100-130.
3. Nogler GA. Genetics of gametophytic apomixis: a historical sketch. Pol Bot Stud 1994;(8):5-11.
4. Crane CF. Classification of apomictic mechanisms. In: Savidan Y, Carman JG, Dresselhaus T editors. The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering; 1st ed. Mexico, DF: CIMMYT, IRD, European Comission DG VI (FAIR) 2001:24-43.
5. Nogler GA. Gametophytic apomixis. In: BM Johri editor. Embryology of angiosperms. 1st ed. Berlin, Germany: Springer Verlag 1984:475-518.
6. Asker SE, Jerling L. Apomixis in plants. 1st ed. Boca Ratón, Florida, USA: CRC Press; 1992.
7. Savidan YH. Apomixis: Genetics and breeding. Plant Breed Rev 2000;(18):13-86.
8. Savidan YH. Transfer of apomixis through wide crosses. In: Savidan Y, Carman JG, Dresselhaus T editors. The flowering

APOMIXIS Y SU IMPORTANCIA EN LA SELECCIÓN Y MEJORAMIENTO DE GRAMINEAS FORRAJERAS

- of apomixis: from mechanisms to genetic engineering; 1st ed. Mexico, DF: CIMMYT, IRD, European Commission DG VI (FAIR) 2001;153-167.
9. Gustafsson A. Apomixis in angiosperms II. L. Univ. Arsskr. II; 1947;43:71-179.
 10. Hanna WW and Bashaw EC. Apomixis, its identification and use in plant breeding. Crop Sci 1987;27(6):136-1139.
 11. Savidan YH, Pernés J. Diploid-tetraploid-dihaploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. Evolution 1982;(36):596-600.
 12. Silvertown J. Introduction to plant population ecology. 1st ed. Essex, England: Longman Scientific & Technical; 1987.
 13. Darlington CD. Evolution of genetic systems. 1st ed. London, England: Oliver & Boyd; 1939.
 14. de Wet JMJ. Diploid- tetraploid- haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies. Evolution 1968;(22):394-397.
 15. de Wet JMJ, Stalker HT. Gametophytic apomixis and evolution in plants. Taxon 1974;(23):689-697.
 16. Harlan JR, JMJ de Wet. On Ö. Winge and a prayer: The origins of Polyploidy. Bot Review 1975;41(4):361-390.
 17. de Wet JMJ. Hybridization and polyploidy in the Poaceae. In: Soderstrom TR, Hilu KW, Campbell CS, Barkworth ME editors. Grass systematic and evolution 1st ed. Washington, DC USA; Smithsonian Institution Press; 1986:188-194.
 18. Quero CAR, Enríquez JFQ, Miranda LJ. Evaluación de forrajeras en México. Avances o *status quo*. Interciencia 2007;32(8):566-571.
 19. Combes D, Pernés J. Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. CR Acad Sci Paris 1970;270:782-785.
 20. Nakajima K, Ochi M, Mochizuki N. Characteristics and variations of guineagrass strains collected and introduced from Africa. I. Evaluation of characteristics and variations. Bull Natl Grassl Inst Japan 1978;12:38-53.
 21. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Germoplasma. Informe anual 1985. Pastos Tropicales. CIAT. Cali, Colombia. 1986.
 22. Quarin CL, Norrman GA. Relaciones entre el número de cromosomas, su comportamiento en la meiosis y el sistema reproductivo en el género *Paspalum*. IV Cong Lat de Botánica; Bogotá, Colombia 1987;(3):25-34.
 23. Quero CAR. Recursos genéticos forrajeros para zonas áridas. El complejo agámico de zacate banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] En: Pérez JP, Hernández A, Gómez A editores. Los forrajes en México: presente y futuro. XXXII Aniversario Especialidad de Ganadería Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Montecillo, Texcoco, México 2001;25-56.
 24. Morales NCR, Quero AR, Hernández A, Pérez J, González SS. Evaluación de la diversidad del pasto nativo *Bouteloua curtipendula* Michx. Torr. mediante marcadores de AFLP. Agrociencia 2006;40:711-720.
 25. Quero CAR, Savidan YH, Berthaud J, Pérez JP, Espinoza JV. Estudios citogenéticos en el género *Tripsacum*. Agrociencia 1998;23:78-83.
 26. Pernés J. Organisation évolutive d'un groupe agamique: la section des Maximae du genre *Panicum*. ORSTOM Paris, Tech Rep. 1975.
 27. LeBlanc O, Peel MD, Carman JG, Savidan Y. Megasporogenesis and megagametogenesis in several *Tripsacum* species (Poaceae). Amer J Bot 1995;(82):57-63.
 28. Harlan JR. Agricultural origins: Centers and non-centers. Science 1975;(174):468-474.
 29. Bogdan AV. Rhodes Grass. Herbage Abstracts 1969;39(1):1-13.
 30. Savidan YH. Genetic control of facultative apomixis and application in breeding *Panicum maximum*. XIV Intnal Cong Genetics. Moscow, USSR. 1978.
 31. Savidan Y, Jank L Costa JCG. Registro de 25 accesos seleccionados de *Panicum maximum*, Brasil. EMBRAPA-CNPGC Doc. 44; 1990.
 32. do Valle BC, Costa C. New sexual accessions in *Brachiaria*. In: Savidan YH, Crane CF editors. Apomixis Newsletter 1991;11-13.
 33. Harlan JR, Brooks MH, Borgoankar D, de Wet JMJ. Nature and inheritance of apomixis in *Botriochloa* and *Dichanthium*. Bot Gaz 1964;(125):41-46.
 34. de Wet JMJ, Harlan JR. Apomixis, polyploidy, and speciation in *Dichanthium*. Evolution 1970;(24):270-277.
 35. Assianan B, Noirot M. Inheritance, distribution and biology of andromonoecy in the agamic complex of the Maximae (Panicoideae). Theor Appl Genet 1999;(98):622-627.
 36. Norrman GA, Quarin CL, Burson BL. Cytogenetics and reproductive behavior of different chromosome races in six *Paspalum* species. J Heredity 1989;(80):24-28.
 37. Quarin CL. The nature of apomixis and its origin in Panicoid grasses. In: Savidan YH, Crane CF editors. Apomixis Newsletter 1992;(5):7-15.
 38. Bashaw EC, Hussey MA, Hignight KW. Hybridization (N+N and 2N+N) of facultative apomictic species in the *Pennisetum* agamic complex. Int J Plant Sci 1992;153(3):466-470.
 39. Hignight KW, Bashaw EC, Hussey MA. Cytological and morphological diversity of native apomictic buffelgrass *Pennisetum ciliare* (L.) Link. Bot Gaz 1991;152(2):214-218.
 40. Quero CAR. Forage production and quality heterosis in 2n+n *Pennisetum* interspecific hybrids [Ph. D. Dissertation]. TX, USA: Texas A&M University; 2000.
 41. Quero CAR, Enríquez JFQ. Mejoramiento genético de gramíneas forrajeras en México. Importancia estratégica y avances. En: Flores EC *et al* editores. I Seminario Internacional de Manejo de Pastizales. UAA-PRODUCE; 2003.
 42. do Valle BC, Miles JW. Breeding apomictic species. In: Savidan Y, Carman JG Dresselhaus T editors. The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering; Mexico, DF. CIMMYT, IRD, European Commission DG VI (FAIR) 2001;137-152.
 43. Bashaw EC, Hignight KW. Gene transfer in apomictic buffelgrass through fertilization of an unreduced egg. Crop Sci 1990;(30):571-575.
 44. Hussey MA, Hatch SL, Bashaw EC. Evolución de las especies y transferencia de genes en el complejo asexual *Cenchrus-Pennisetum*. En: Clavero T editor. Producción e investigación en pastos tropicales. Univ. Venezuela 1993;133-147.
 45. Harlan JR. *Cynodon* species and their value for grazing and hay. Herbage Abstracts 1970;40(3):233-238.
 46. Miles JW, do Valle CB. Manipulation of apomixis in *Brachiaria* breeding. In: Miles JW, Maass BL, do Valle CB editors. *Brachiaria*: Biology, agronomy and improvement. Cali, Colombia. CIAT-EMBRAPA Campo Grande, Brazil: CNPDC-EMBRAPA 1996;164-167.

47. Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Suizterland: Lunds University; 1946.
48. Bashaw EC, Hovin AW, Holt EC. Apomixis, its evolutionary signification and utilization in plant breeding. Proceed 11th Intl Grassl Cong. Queensland, Australia. 1970;245-248.
49. Asker SE. History of apomixis research. In: Stelly D editor. Harnessing apomixis. A new frontier in plant science. College Station, TX, USA. 1995.
50. Nakagawa H, Shimizu N, Hanna WW. Cytology of "Natzukaze" guineagrass, a natural apomictic hybrid between a sexual and apomictic plant. J Jap Soc Grassl Sci 1993;39:374-380.
51. Hussey MA, Bashaw EC. Avances en el mejoramiento genético del zacate buffel. Memorias de la IV conferencia internacional de ganadería tropical. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, México. 1990;12-15.
52. LeHouérou HN. Forage and fuel plants in the arid zone of North Africa, the Near and Middle East. In: Wickens GE, Goodin JR, Field DV editors. Plants for arid lands. London, UK. George Allen&Unwin; 1985;117-141.
53. Voigt PW, MacLauchlan RS. Native and other western grasses. In: ME Heath, RF Barnes and DS Metcalfe editors. Forages: The science of grassland agriculture. Ames, Iowa: Iowa State University Press; 1985;177-187.
54. Savidan YH. Forewords. Apomixis Newsletter 1991;3:41-47.
55. Savidan YH. Chromosomal and embryological analyses in sexual X apomictic hybrids of *Panicum maximum* Jacq. Theor Appl Genetics 1980;(57):153-156.
56. Sherwood RT, Berg CC, Young BA. Inheritance of apospory in buffel grass. Crop Sci 1994;(34):1490-1494.
57. Taliaferro CM, Bashaw EC. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. Crop Sci 1966;(6):473-476.
58. Savidan Y. Foreword. Apomixis Newsletter [on line]. [http://92.100.189.39/CIMMYT/Biotechnology/apomixisNewsletter/9/](http://92.100.189.39/CIMMYT/Biotechnology/apomixisNewsletter/9/editoria.htm) editoria.htm Accessed April 15, 1996.
59. Marcondes WF. O drama da Braquiaria. Criadores-Brasil 1978;(576):13-16.
60. López CA. Identificación, distribución, importancia económica y potencialidad del complejo mosca pinta en praderas de pasto buffel en Hermosillo, Sonora [tesis Licenciatura]. Monterrey, México: ITESM; 1984.
61. Ibarra F, Cox JR. Necesidades de tecnología para el mantenimiento y conservación de praderas de zacate buffel en México y los Estados Unidos; Fomento Ganadero; Sonora. 1990;(19):13-14.
62. Rodríguez, O, González-Domínguez J, Krausz JP, Odvody GN, Wilson JP, Hanna WW, Levy M. First report and epidemics of Buffelgrass blight caused by *Pyricularia grisea* in South Texas Plant Dis 1999;83:398.
63. Burton GW, Hart RH, Lowery RS. Improving forage quality in bermudagrass by breeding. Crop Sci 1967;(7):329-332.
64. Hanna WW, Hill RR. Forage crop breeding. In: Heath ME, Barnes RF, Metcalf DS editors. Forages the science of grassland agriculture. Ames, Iowa, USA: Iowa State University Press; 1985:80-88.
65. Burton GW, Monson WG. Inheritance of dry matter digestibility in bermudagrass. *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Crop Sci 1972;(12):375-378.
66. Koltunow AM, Bicknell RA, Chaudhury AM. Apomixis: Molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. Plant Physiol 1995;(108):1345-1352.
67. Berthaud J. 2001. Apomixis and the management of genetic diversity. In: Savidan Y, Carman JG, Dresselhaus T editors. The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering. Mexico, DF. CIMMYT, IRD, European Commission DG VI (FAIR) 2001;8-23.
68. Combes D. Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre *Panicum* en Afrique. Mémoires ORSTOM 1975.