

## **TEMA 12. MEJORA DE LAS PLANTAS CULTIVADAS DE PROPAGACIÓN VEGETATIVA.**

- 1. Propagación asexual y multiplicación vegetativa.**
- 2. Razones que justifican la propagación vegetativa e inconvenientes de la misma**
- 3. Estructura genética de las poblaciones de plantas de multiplicación vegetativa**
- 4. Mutaciones**
- 5. Mutación somática frente mutación germinal**
- 6. Objetivos de la mejora**
- 7. Aprovechamiento de la variación espontánea mediante selección clonal simple (a nivel de planta entera)**
- 8. Aprovechamiento de la variación espontánea mediante selección gemaria**
- 9. Selección clonal con cruzamiento**
- 10. Mejora de patrones**

### **1. Propagación asexual y multiplicación vegetativa.**

Mediante la propagación asexual una planta es capaz de generar progenies a partir de órganos (propágulos) o embriones de origen vegetativo. Las células de estos órganos han sido generadas mediante mitosis. Por el contrario, la reproducción sexual implica la producción de células sexuales generadas mediante meiosis.

Las plantas que se propagan de forma asexual pueden ser divididas en dos grupos: las especies de multiplicación vegetativa y las especies apomícticas. Las primeras son aquellas que, aun poseyendo órganos sexuales normales y capacidad para reproducirse sexualmente, en la práctica agrícola se multiplican vegetativamente. La multiplicación vegetativa consiste en regenerar plantas completas a partir de órganos vegetativos o porciones de órganos vegetativos tomados de una planta. Como ejemplo de órganos vegetativos utilizados en la multiplicación vegetativa de cultivos podemos citar estolones en fresa, bulbos en cebolla, tulipán, jacinto y narciso, cormos en gladiolo, estacas y acodos en muchos patrones de frutales, zuecas en alcachofa, tubérculos en patata, púas de una o varias yemas en frutales, etc.

La apomixis o apomixia es un fenómeno que se caracteriza por el fallo de la reproducción sexual. Las plantas apomicticas estrictas suponen una proporción muy baja dentro del grupo de las de interés agronómico. La apomixia puede ocurrir por infinidad de mecanismos. A grandes rasgos engloba dos fenómenos diferentes, la viviparidad y la agamospermia. El primero consiste en la transformación de los órganos reproductores en vegetativos. Las flores o inflorescencias se transforman en bulbillos o cualquier clase de propágulos vegetativos. Un ejemplo es el ajo. La agamospermia supone la formación de semillas de origen asexual, sin el concurso de la fecundación. Existen muchos mecanismos de agamospermia. Uno de ellos, que se da en los cítricos, es la embrionía adventicia que da lugar a la poliembrionía. Además de formarse un embrión de origen sexual se originan otros de origen asexual. En el caso de los cítricos, los embriones asexuales proceden de células diploides de la nucela (son células somáticas, ubicadas en los óvulos, entre los

tegumentos y el saco embrionario, originadas mediante mitosis, genéticamente idénticas a las del resto del esporofito, ). Cada embrión asexual procede de una célula de la nucela que mediante divisiones estrictamente mitóticas se transforma en embrión. Dicho embrión tiene una constitución genética idéntica a la del esporofito de donde procede, es decir, a la de la planta madre. El grado de poliembriónía y de apomixis en los cítricos varía de unos materiales vegetales a otros.

La propagación de plantas que procedentes de embriones asexuales es una propagación por semillas pero asexual. Esto tiene importantes implicaciones en la citricultura. Generalmente los embriones de origen sexual y asexual son distinguibles.

Otros tipos de agamosperma son la aposporia, la diplosporia y la partenogénesis haploide.

En la propagación asexual (multiplicación vegetativa o apomixis) sólo un progenitor aporta sus genes y estos son íntegramente transmitidos a las progenies. El único mecanismo citológico implicado en esta transmisión de genes es la mitosis (salvo en el caso de la partenogénesis haploide). Debido a ambas circunstancias, generalmente los individuos generados por propagación asexual conservan idéntico el genotipo del progenitor, por muy heterocigótico que sea éste (salvo en el caso de la partenogénesis haploide). En la reproducción sexual un segundo mecanismo citológico está implicado en la transmisión de genes, la meiosis. Gracias a este mecanismo un individuo recibe el 50% de los genes de un progenitor y el otro 50% del otro, además de que ambas dotaciones antes de ser donadas por el correspondiente progenitor se forman por recombinación. Por todo ello en la reproducción sexual, generalmente, los genitores transmiten genes a sus progenies, pero no genotipos, ni siquiera cuando hay un solo progenitor que se autofecunda, a menos que éste sea una línea pura.

## **2. Ventajas e inconvenientes de la propagación vegetativa**

En las especies cultivadas las razones más poderosas que justifican la propagación vegetativa (generalmente multiplicación vegetativa) son dos, una de tipo genético y otra de tipo fisiológico. La primera es la ya comentada de que mediante propagación vegetativa cualquier genotipo, con independencia de su constitución, puede ser fijado. Si un individuo posee un genotipo muy favorable, aunque sea heterocigoto y en consecuencia inestable por vía sexual, por vía vegetativa puede clonarse, obteniéndose una población toda ella con dicho genotipo. Esta población puede multiplicarse de forma estable por vía vegetativa. En cuanto a los aspectos fisiológicos, la propagación vegetativa permite soslayar ciertos estados fisiológicos indeseables que se dan en plantas procedentes de semilla, tales como la juvenilidad. En efecto, la propagación vegetativa acorta muy considerablemente el largo periodo juvenil de las plantas arbóreas, acortándose en consecuencia el periodo improductivo de las nuevas plantaciones, que sería mucho mayor si se estableciesen a partir de semilla. Otro ejemplo, ciertas especies bianuales requieren vernalización para florecer. Es el caso de la alcachofa. Una planta procedente de semilla, sembrada en primavera no florecerá hasta después del invierno, ya que requiere el estímulo del frío para hacerlo. En ciertas variedades, si de una planta ya vernalizada se extraen propágulos vegetativos, y estos se plantan en verano (finales de julio o

principios de agosto en Murcia) las nuevas plantas inician su producción en otoño, ya que el estímulo de la vernalización se transmite por vía vegetativa.

Otros dos ejemplos de aportaciones de la multiplicación vegetativa son el aprovechamiento de plantas sexualmente estériles, tales como las variedades de naranja del grupo Navel y los plátanos, y el injerto, que posibilita el crecimiento de un individuo sobre raíces que no son las suyas y con ello la adaptación a condiciones adversas del medio edáfico, y en algunos casos, la inducción en la variedad injertada de características favorables, tales como calibre y color del fruto, precocidad de entrada en producción, adelanto de la maduración, etc.

Los inconvenientes principales de la multiplicación vegetativa son:

- Baja eficiencia reproductiva. En efecto, el número de propágulos vegetativos que se pueden obtener de una planta es mucho menor que el número de semillas, y la regeneración de una planta implica más dificultades a partir de un propágulo vegetativo que a partir de una semilla.

- Favorece la transmisión de parásitos, sobre todo de virus y patógenos afines. Generalmente, estos patógenos no se transmiten a partir de semilla, aunque existen no pocas excepciones a esta regla.

- El manejo de propágulos vegetativos y las operaciones de plantación implican una mayor complejidad que el manejo de semillas y la siembra.

### **3. Estructura genética de las poblaciones de plantas de multiplicación vegetativa**

Un **clon** es un conjunto de plantas genéticamente idénticas que derivan originariamente de un solo individuo, llamado cabeza de clon, por multiplicación vegetativa o por semillas producidas por apomixis obligada. La uniformidad fenotípica de un clon es grande, ya que de las dos causas que provocan variación fenotípica, variación genética y variación ambiental, la primera es nula.

En general las plantas cultivadas que se multiplican vegetativamente son altamente heterocigotas. Esto es así porque la heterocigosis suele ir asociada a heterosis, lo cual habría inducido a los agricultores y mejoradores de cualquier época a seleccionar los individuos más heterocigóticos, al ser los más vigorosos, y a propagarlos clonalmente.

La estructura genética de una población de plantas de multiplicación vegetativa puede ser de dos tipos:

- **Monoclonal y altamente heterocigota.** Todos los individuos de la población tienen el mismo genotipo, presumiblemente heterótico. En este caso la variabilidad observable no tiene causas genéticas sino que es exclusivamente de origen ambiental, y por tanto, no heredable.

- **Policlonal y altamente heterocigota.** La población está constituida, a nivel de árbol completo por varios clones, es decir, por varios genotipos diferentes, presumiblemente heteróticos. Lo normal es que las diferencias de genotipo entre clones impliquen a uno o unos pocos genes, en cuyo caso los distintos clones son similares morfológicamente, al menos aparentemente. Sin embargo un análisis detallado puede poner de manifiesto diferencias agronómicas con suficiente entidad como para ser aprovechadas por la Mejora. La variabilidad observable tiene causas genéticas y ambientales, y por tanto, es parcialmente aprovechable para la selección..

#### **4. Mutaciones somáticas y germinales. Mutaciones gemarias. Totales y quimeras.**

La mutación es el proceso a través del cual un organismo, o mejor dicho una célula, pasa de un estado hereditario a otro. La mutación puntual o génica es el origen de las variantes alélicas de un gen. En una mutación puntual o génica un gen sufre un cambio de estado dando lugar a un alelo diferente.

Las mutaciones suelen producirse en células de tejidos en desarrollo. Si en una de estas células se produce una mutación, esta se transmite por mitosis a sus células descendientes, originándose una población de células mutantes idénticas, todas ellas descendientes de la célula en la que ocurrió la mutación original. A la población de células idénticas que deriva asexualmente (por mitosis) de una célula progenitora se le llama clon. Puesto que los miembros de un clon tienden a permanecer en la misma vecindad, cuando a partir de una célula mutante se origina un clon, aparecerá un sector mutante o mosaico genético. Cuando un clon de células mutadas forma parte de un tejido somático, hablamos de mutación somática. Las mutaciones somáticas no se transmiten a la descendencia obtenida mediante reproducción sexual. Si se transmiten a la descendencia mediante multiplicación vegetativa si los órganos vegetativos son portadores de la mutación somática.

Las mutaciones germinales son las producidas en las células sexuales o en todo caso presentes en ellas por transmisión a través de su línea germinal precedente. Si estas células sexuales mutantes participan en la fecundación, la mutación se transmite a la siguiente generación.

Si la mutación somática tiene lugar en el meristemo de una yema se denomina mutación gemaria. Según el momento en que se produzca la mutación, el meristemo gemario puede resultar mutado íntegramente o sólo parcialmente. En el primer caso se habla de mutación total, y los tejidos y órganos que se deriven del desarrollo del meristemo serán portadores de la mutación en todas sus células, que serán, por tanto diferentes genéticamente a las de las partes normales de la planta. En el segundo caso el ápice gemario dará lugar a tejidos con mezcla de células mutadas y células normales, dando lugar a una estructura denominada quimera. Una mutación gemaria total es estable mediante multiplicación vegetativa, es decir, se puede transmitir a la totalidad de las descendencias obtenidas de la planta que ha sufrido la mutación si los órganos utilizados como propágulos derivan de la yema mutada. Las mutaciones que dan lugar a quimeras no tienen por qué ser estables mediante multiplicación vegetativa, ya que las descendencias obtenidas a partir de órganos quiméricos pueden reproducir la quimera, revertir al estado normal o ser íntegramente portadoras de la mutación.

Teniendo en cuenta lo que se acaba de señalar, se entiende que las mutaciones gemarias, como consecuencia de la evolución posterior de las yemas, darán lugar a frutos o ramas genéticamente diferentes a la planta portadora, y si de estas ramas se toman yemas para injertar o varetas para enraizar, las progenies serán distintas genéticamente a la planta madre. Por tanto, aunque lo normal es que la multiplicación vegetativa produzca progenies genéticamente idénticas a la planta madre, el fenómeno de la mutación somática puede alterar esta norma.

## **5. Objetivos de la mejora**

Entre las especies que se propagan vegetativamente ocupan una posición destacada los cultivos arbóreos, en los cuales los individuos suelen ser bimembres, es decir, son formas compuestas por la unión mediante injerto de un patrón (pie y raíces) y una parte aérea (denominada injerto, copa o variedad) procedentes de plantas diferentes. En estos casos, cabe pues distinguir entre mejora del patrón y mejora de la variedad. Los objetivos son distintos e independientes. No obstante, algunos objetivos de la mejora de estas especies afectan a la interacción del patrón con su injerto, como por ejemplo la compatibilidad patrón-injerto, la resistencia a heladas, o a los virus.

Entre los caracteres de las variedades objeto de mejora podemos citar los siguientes:

- precocidad de entrada en producción
- producción elevada y regular (no alternante o vecera)
- época de madurez
- resistencia a plagas y enfermedades de la parte aérea.
- tamaño del fruto
- coloración de la fruta
- sólidos solubles totales de los frutos
- ausencia de semillas en los frutos
- grosor y rugosidad de la corteza del fruto
- evolución del índice de madurez
- contenido del fruto en zumo y su evolución
- acidez libre del zumo del fruto
- adherencia del fruto maduro al pedúnculo
- buena conservación del fruto en el árbol y el almacén

Entre los caracteres de los patrones objeto de mejora debemos destacar los siguientes:

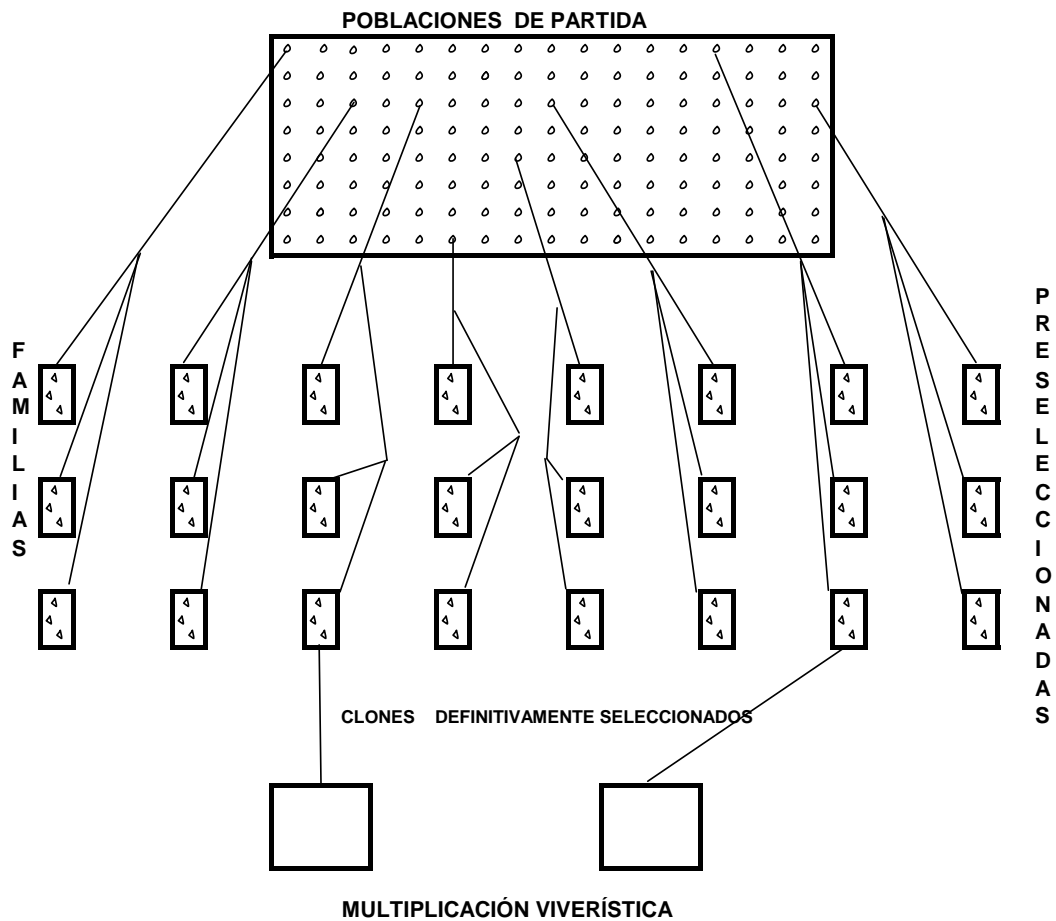
- influencia sobre vigor de la copa
- tolerancia salinidad del suelo
- tolerancia a sequía
- resistencia a parásitos telúricos
- influencia sobre la calidad de la fruta
- facilidad de la propagación vegetativa o de enraizamiento
- producción de semillas y grado de embrionía

## **6. Aprovechamiento de la variación espontánea mediante selección clonal simple (sin cruzamiento).**

La selección clonal tiene sentido llevarla a cabo en poblaciones que están formadas, a nivel de planta entera, por una mezcla de clones distintos. La selección clonal se basa en el hecho de que es posible descomponer una población en sus clones mediante multiplicación vegetativa, y consiste en el aislamiento de los mejores. Normalmente se realiza siguiendo un esquema individual.

Una vez detectados en la población los individuos que sobresalen por sus características se toman yemas de ellos y se injertan sobre un patrón. El término individuo se refiere aquí a un árbol que muestra rasgos diferenciales interesantes o incluso una rama dentro de un árbol que muestra tales rasgos y que podría ser el resultado de una mutación gemaria. Todos los plantones formados con injertos de yemas tomadas del mismo individuo forman una

familia. Tendremos tantas familias como individuos hayan sido seleccionados por sus características sobresalientes. Todos los plantones de una misma familia tienen, en su copa el mismo genotipo (el del individuo que ha proporcionado las yemas para el injerto o cabeza de clon) y por tanto pertenecen al mismo clon. Las distintas familias pueden representar a clones diferentes o no. Eso es precisamente lo que es necesario comprobar, y si es así habrá que identificar aquellos clones mejores. De las distintas familias es necesario obtener el mayor número de plantones posible, con el fin de evaluarlas en varias parcelas y localidades diferentes, junto a los testigos que se consideren necesarios. Obviamente, la evaluación de la calidad genética de una familia es tanto más precisa, cuanto mayor es el número de individuos observados de la misma, y en cuantos más ambientes se observen, ya que de ese modo, tanto más se eliminarán las variaciones incontroladas no heredables del ambiente al promediar el comportamiento de varios individuos la misma familia en varios ambientes.



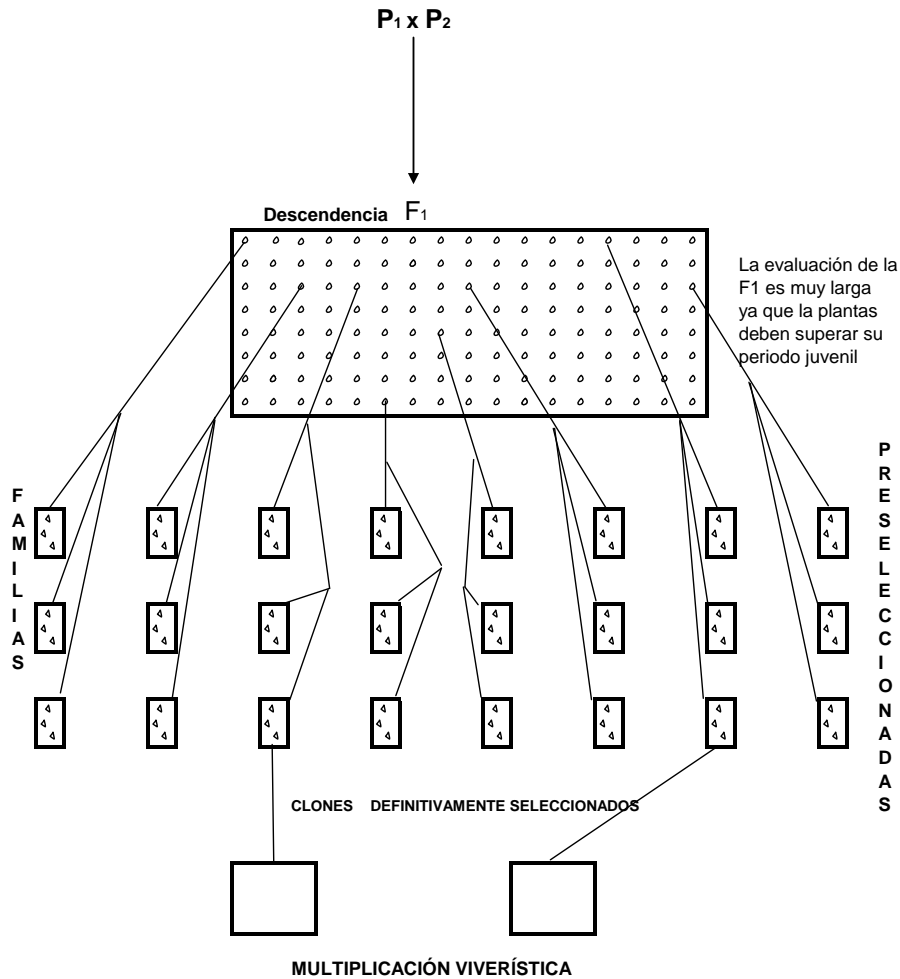
**ESQUEMA BÁSICO DE SELECCIÓN CLONAL A NIVEL DE PLANTA ENTERA  
O DE SELECCIÓN GEMARIA (esquema de selección individual)**

Una vez que de las distintas familias se han establecido las correspondientes parcelas experimentales y ensayos, habrá que esperar a que los plantas entren en producción, y una vez ocurrido esto, las evaluaciones

comparativas deberán durar varios años. Identificado el mejor o los mejores clones cada uno de estos se multiplicará en vivero por separado, obteniéndose así una o varias variedades clonales (formadas cada una de ellas por un solo clon).

### 7. Selección clonal con cruzamiento

Es de suponer que los individuos cultivados de estas especies son bastante heterocigotos, por las razones ya indicadas. Si es así, sus descendencias producidas por vía sexual serán bastante heterogéneas desde el punto de vista genético. Por tanto, un cruzamiento entre dos parentales genéticamente diferentes dará lugar a una población con una gran diversidad de tipos, en la cual puede practicarse la selección clonal. Esta estrategia tiene sentido cuando se pretende obtener una variedad distinta a las que ya se poseen, o cuando los genotipos que se cruzan presentan caracteres complementarios, esperando reunirlos en la descendencia.



ESQUEMA BÁSICO DE SELECCIÓN CLONAL CRUZAMIENTO O HIBRIDACIÓN PREVIA

La figura muestra lo que sería el esquema básico de selección con hibridación previa. Elegidos los parentales se cruzan para obtener las semillas híbridas. Maduradas estas se recolectan y se siembran y trasplantan a campo.

Las plantas originadas no iniciarán la producción de frutos hasta superado el periodo juvenil, lo que requiere varios años. Durante el periodo juvenil se pueden evaluar algunos caracteres como resistencia plagas y enfermedades, resistencia a heladas (donde sea necesario) y características conjuntas de crecimiento. Pero la evaluación no se podrá completar hasta superado el periodo juvenil, y una vez ello todavía deberá prolongarse unos dos o tres años. Finalizado este periodo, se preseleccionan los árboles  $F_1$  que presenten características favorables a juicio del mejorador. De ellos se tomarán púas que injertas sobre patrones darán lugar a las correspondientes familias (cada árbol preseleccionado origina una familia). Las familias originadas serán evaluadas, evaluación que será tanto más precisa, como ya se ha indicado, cuanto mayor sea el número de parcelas, localidades y años en los que cada familia es observada. Identificado el mejor o los mejores clones (familias) cada uno de estos se multiplicará en vivero por separado, obteniéndose así una o varias variedades clonales (formadas cada una de ellas por un solo clon).

### **9. Mejora de patrones**

Respecto a mejora de patrones debemos tener en cuenta que hay patrones que se propagan mediante semilla, los llamados francos de semilla, y los hay que lo hacen mediante multiplicación vegetativa, los llamados clonales. Así por ejemplo, las variedades de melocotonero y de peral pueden utilizar como patrones el franco de melocotonero y el franco de peral respectivamente. Las variedades de manzano se cultivan hoy mayoritariamente sobre patrones clonales de manzano.

Otro aspecto a tener en cuenta es que en fruticultura no siempre el patrón y la variedad pertenecen a la misma especie. Así por ejemplo, el peral (*Pyrus comunis*) se puede injertar sobre membrillero (*Cydonia oblonga*), el melocotonero (*Prunus pérsica*) sobre diversas especies de ciruelo, tales como como *Prunus domestica* y *Prunus insititia*. También una determinada especie frutal puede utilizar como patrón un híbrido interespecífico. Por ejemplo, los híbridos melocotonero x almendro son magníficos patrones tanto para el melocotonero como para el almendro en muchas situaciones. Muchos patrones que se utilizan hoy día para la vid son híbridos interespecíficos entre especies americanas del género *Vitis* (*Vitis berlandieri*, *V. riparia*, y *V. rupestris*) o entre éstas y la *Vitis vinífera* (la vid). Por tanto, si se desarrolla un programa de mejora para la obtención de un patrón que solucione un problema determinado, lo primero que habrá que hacer es seleccionar a nivel interespecífico, es decir, elegir, entre las especies o híbridos compatibles con la de la variedad, la que mejor se adapta a los objetivos de la mejora. Una vez determinado el nivel específico, habrá que seleccionar a nivel intraespecífico.

Por ejemplo, el franco de melocotonero como patrón de melocotonero es un buen patrón para condiciones ideales (suelos bien drenados y aireados, con buena fertilidad, no clorosantes y en los que recientemente no haya habido plantaciones con especies que le creen fatiga). En cualquier caso, una vez seleccionado a nivel específico, no todas las poblaciones de melocotón producirán semillas de la misma calidad. Cabe plantearse entonces la búsqueda o el desarrollo poblaciones de pies madres de semilla que produzcan semillas que den lugar a pies en los que la calidad se optimice en todos los aspectos que sea posible, especialmente en la uniformidad de vigor inducido en los árboles que le usan como patrón.



Otro ejemplo, el híbrido de melocotonero x almendro es un excelente patrón para el melocotonero para condiciones de sequía, baja fertilidad, con altos contenidos de caliza activa y con problemas de fatiga. Una vez comprobado su buen comportamiento bajo estas condiciones, cabe plantear un programa de selección clonal partiendo de poblaciones de semillas híbridas para buscar el clon que optimice su calidad como patrón para los aspectos indicados y minimice los defectos propios de este híbrido (exceso de vigor, sensibilidad a la asfixia radicular, sensibilidad a nematodos, dificultad de propagación clonal y otros).

Son varias las especies que proporcionan sus semillas para la obtención de francos, tales como el mandarino Cleopatra, el naranjo amargo, el melocotón, el albaricoque, el almendro, el cerezo, el cerezo de Sta Lucia, el ciruelo mirabolano, el manzano y el peral. Alguno de estos patrones lo son, o pueden serlo, de variedades que no pertenecen a su especie. En muchos casos la semilla para obtener estos patrones procedía de frutos utilizados por la industria transformadora. Así ha ocurrido en albaricoque, melocotón, manzano y peral. Otras veces las semillas se han tomado de árboles escogidos al azar. Como resulta obvio, estas fuentes se caracterizan generalmente por su considerable variabilidad genética, expresada en el vivero y en el huerto como diferencias de compatibilidad patrón injerto, diferencias en vigor, productividad inducida, adaptación al medio edáfico o al clima. En casos como estos, un primer paso de la mejora debe ser la búsqueda de variedades de la especie capaces de producir plantas de semilla cuyo comportamiento como patrón sobresalga en uno o varios aspectos específicos (comportamiento en vivero, tolerancia a factores telúricos adversos, vigor, compatibilidad...) y que proporcionen conjuntos de plantas que morfológicamente sean lo más uniformes posible. Una vía para mejorar la uniformidad de los patrones francos procedentes de estas variedades sería estructurarlas monoclonalmente. De este modo, toda la semilla procedería del apareamiento de gametos procedentes del mismo genotipo. Sería en consecuencia una generación  $S_1$ , a la que se le supone mayor uniformidad genética que a la procedente del intercrucamiento entre varios clones. La uniformidad teóricamente se incrementaría si se derivaran líneas de dos o más generaciones de autofecundación (líneas  $S_n$ ). Ciertamente estas líneas, como consecuencia del incremento de la consanguinidad, podrían expresar una reducción del vigor, lo cual tiene el inconveniente de reducir la rusticidad, y en consecuencia, la adaptación a condiciones adversas de cultivo, pero por otra parte la reducción del vigor es una cualidad buscada en la fruticultura moderna, ya que permite intensificar las explotaciones aumentando las densidades de plantación. Estas vías de mejora no son practicables en materiales autoincompatibles. En estos casos cabría la utilización de dos clones autoincompatibles pero intercompatibles, seleccionados de tal forma que al actuar uno como polinizador del otro, las progenies obtenidas fueran uniformes como patrones, además de aportar otras cualidades.

La obtención de líneas muy uniformes en comportamiento es posible en especies apomícticas. Así por ejemplo, el naranjo amargo y el mandarino cleopatra producen gran cantidad de semillas poliembriónicas. A partir de los embriones nucleares se pueden establecer líneas genéticamente muy uniformes. Esto ha permitido en los cítricos la utilización de patrones francos cuya semilla procede de individuos que son híbridos interespecíficos. Es el

caso del citrange Carrizo, híbrido intergenérico entre *Citrus sinensis* y *Poncirus trifoliata*. Los frutos de citrange contienen semillas con una proporción elevada de frutos de embriones nucleares, únicos aprovechables en este caso por tratarse de un híbrido.

Son varias las especies o híbridos que proporcionan patrones de origen clonales, tales como el manzano, peral, membrillero, cerezo, cerezo de Sta Lucia, *Prunus insititia*, mirabolano, los marianos, los híbridos de melocotonero por almendro, las vides americanas. Los clones que proporcionan estos patrones han sido obtenidos mediante selección clonal individual a partir de poblaciones de diverso origen. Así la población de partida puede ser una población policlonal de origen vegetativo (generada mediante multiplicación vegetativa), o una población procedente de semillas generadas por cruzamientos (intraespecíficos o inter-específicos) espontáneos o deliberados. Una vez establecida la población de partida se procede a efectuar una selección clonal individual sobre la misma.