

UNIDAD III

LA REPRODUCCIÓN EN LAS PLANTAS SUPERIORES

Los dos sistemas de reproducción en las plantas superiores son ampliamente conocidos. En términos generales se habla de dos sistemas de reproducción, a saber: **sexual y asexual**. En la propagación sexual, encontramos el desarrollo de semillas, frutos y esporas. La reproducción asexual en las angiospermas no implica por necesidad la formación de flores, frutos y semillas. En vista que en muchas especies vegetales superiores ocurre "apomixis", se revisará como un sistema aparte ya que siendo asexual aparenta ser sexual.

3.1 REPRODUCCIÓN SEXUAL

La **reproducción sexual** es la fusión de los gametos haploides, es decir, de los núcleos de óvulo y grano de polen. La unión de estas células se llama **fertilización**, y se lleva a cabo en el ovario de la flor. La descendencia de la reproducción sexual muestra una gran cantidad de variación individual. Esto se debe en parte a la **recombinación de cromosomas** que ocurre durante la **meiosis**, y a la unión de los gametos, provenientes de diferentes padres. Permite la formación de nuevas combinaciones de genes, las cuales pueden favorecer su adaptación al hábitat. Además, los frutos y semillas de muchas plantas poseen varios mecanismos de dispersión, lo cual permite a las plantas extender su límite biogeográfico.

Una vez que ocurre la fecundación como vimos anteriormente, el óvulo forma una **semilla**, y el ovario que lo rodea forma el **fruto**; por lo tanto, éste puede definirse como un **ovario maduro**. Hay varias clases de frutos que pueden variar en estructura debido a variaciones en las flores que los forman. Los tipos de semillas y frutos en las angiospermas fueron revisados anteriormente.

El significado biológico de la reproducción sexual es claro: produce nuevas y diferentes combinaciones de características hereditarias. Es uno de los materiales de evolución. Las características benéficas pueden combinarse en un mismo organismo, lo cual le permitiría mejor adaptación en ambientes cambiantes. Uno de los ejemplos clásicos sería en el caso de una planta la combinación de resistencia a diferentes plagas.

Este modo de reproducción prevalece en las plantas superiores. El significado biológico de la reproducción sexual en las plantas diploides y poliploides radica en que pueden compartir información genética que es portada por los individuos de una población de entrecruzamiento.

3.2. REPRODUCCIÓN ASEJUAL:

La reproducción asexual es la producción de plantas nuevas a partir de hojas, tallos o raíces de una sola planta progenitora. Ocorre gracias a la mitosis y no a la meiosis, no requiere polinización ni fertilización, y es un método rápido de propagación. Mediante ella se asegura de que todo el material genético del progenitor sobreviva dado el caso de que éste muera, y crea una descendencia, compuesta de clones, con las mismas características que la planta progenitora. La reproducción asexual es ventajosa cuando las plantas están bien adaptadas a un ambiente particular.

Varios métodos de propagación asexual ocurren en la naturaleza. Han sido adaptados para usos comerciales de propagación rápida y numerosa y para obtener plantas que son difíciles de crecer desde semilla, o con características genéticas deseables. La reproducción asexual conduce a la perpetuación del mismo genotipo con gran ventaja en la mejora de plantas, puesto que puede obtenerse un número indefinidamente grande de individuos genéticamente idénticos independientemente de su composición genética.

3.2.1. Estacas y Acodado

En muchas especies de plantas, una hoja, sección de tallo o pedazo de raíz cortada y ligeramente cubierta por tierra, musgo o otro medio de crecimiento, desarrolla una planta nueva e independiente al generar sus partes faltantes. Estimulado por hormonas llamadas auxinas, un pedazo de tallo o una hoja parcialmente enterradas, por ejemplo, desarrolla raíces en la parte enterrada, y un pedazo de raíz desarrolla tallos y hojas sobre el suelo. A los pedazos de tallo se les llama simplemente estacas de tallo, y a los otros dos se les llama raíces de estaca y hojas de estaca. Las **estacas** y el **acodado** son comúnmente usados en plantas perennes (que crecen de las mismas raíces año tras año). Comercialmente, las estacas son la fuente más importante para plantas perennes como frutales, coníferas, varios arbustos y rosas, y muchas flores ornamentales.

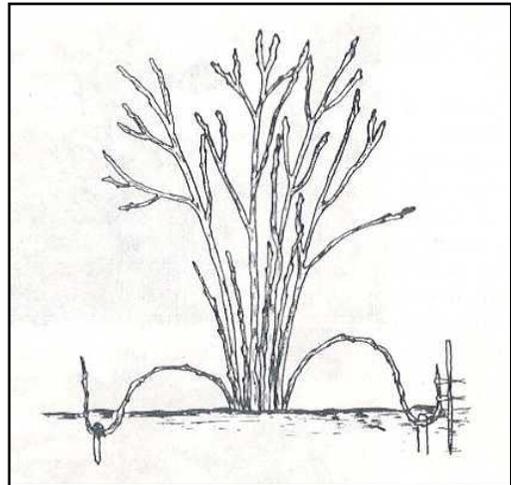


Figura 1:

Primer paso en el método de propagación por acodo simple. (Villey, et. al., 1996)

En el acodado, una planta nueva se desarrolla de un tallo que todavía está pegado a la planta padre. En la naturaleza, el tallo simplemente se dobla y se acuesta sobre el suelo. Las partes del tallo que están en contacto firme con el suelo desarrollan las hojas, tallos y raíces de una nueva planta. Los tallos flexibles de varias plantas como las fresas y frambuesas se propagan rápidamente de esta manera.

Generalmente se utiliza el acodado con especies que se propagan naturalmente de tal manera. También se usa en plantas que no pueden ser propagadas fácilmente por otros métodos. Si una planta no hace acodado naturalmente, uno puede inducirlo al forzar al tallo contra la tierra. También se pueden podar completamente antes de la época lluviosa y cubrir los retoños con tierra. Esto es llamado “banco de acodamiento,” y hace que nuevas raíces se formen a lo largo de la parte inferior subterránea de los nuevos retoños, y luego salen nuevas plántulas que se pueden cortar y sembrar cuando estén suficientemente grandes.

En pocas semanas las plantas nuevas se cortan de la planta padre y están listas para la siembra. Los árboles de manzana y otros son comúnmente propagados así. En “acodado de aire,” común en las plantas ornamentales de casa, los tallos son parcialmente cortados y la herida se cubre de musgo y plástico. Una sola planta se desarrolla en el punto de la herida.

3.2.2. Injertos

Un injerto es la unión de las superficies cortadas de dos plantas de manera que se produzca una fusión fisiológica. La planta que sirve de soporte se llama “patrón,” y la pieza injertada se llama “púa.” Ésta puede ser una ramilla, un tallo, una yema u otra parte de la planta. La capacidad de cicatrización de la superficie cortada depende del contacto íntimo que se establezca entre las capas de cámbium de púa y patrón. El cámbium es un anillo de tejido en fase de reproducción que envuelve el tallo y produce un tejido formado por células grandes indiferenciadas. En un injerto bien hecho, este tejido se diferencia y forma xilema, floema y una capa de cámbium, que conectan con los correspondientes tejidos de patrón y púa.

El injerto suele usarse para combinar características valiosas de patrón y púa. Así, las ramas o yemas de árboles que producen frutos de calidad se injertan en plantas más resistentes que producen frutos de menor calidad. Es también un método de multiplicación de variedades sin semillas, como algunas naranjas y uvas.

A. Métodos de Injerto

Por lo general, el injerto sólo da buen resultado cuando se practica entre plantas del mismo tipo o muy parecidas. Como patrón se utiliza una planta o estaca elegida casi siempre por características especiales, como porte enano, rusticidad o resistencia a parásitos y enfermedades. Si se parte de una planta, lo habitual es dejar que forme primero un sistema radicular bien asentado; a continuación se inserta el injerto en la base del tronco. En cuanto las dos piezas se unen, se podan todos los brotes del patrón, de manera que los nutrientes absorbidos por las raíces sirven íntegramente para que se desarrolle la púa. Si se parte de una estaca, primero se hace el injerto, y a continuación se planta la estaca para que desarrolle.

La zona que rodea la unión de púa y patrón se protege con vaselina o con una cera de injertar, mezcla de cera de abeja, sebo de vaca y resina. La herida encerada acostumbra a envolverse con una cinta de injertar, para evitar la penetración de humedad y los ataques de enfermedades y parásitos.

B. Tipos de Injerto

Los injertos más usados por los profesionales son el inglés, el inglés complicado, el de púa por rajadura y el lateral. El injerto inglés se hace practicando un simple corte diagonal en púa y patrón; las superficies cortadas se unen, se cubren con cera y se atan con cinta. Otra variante de esta técnica consiste en practicar el corte en forma de dientes de sierra, para aumentar la superficie de contacto. El injerto inglés complicado se hace cortando un tallo, por lo general del patrón, en forma de cuña y tallando en la otra pieza una ranura que se ajuste bien a dicha cuña.

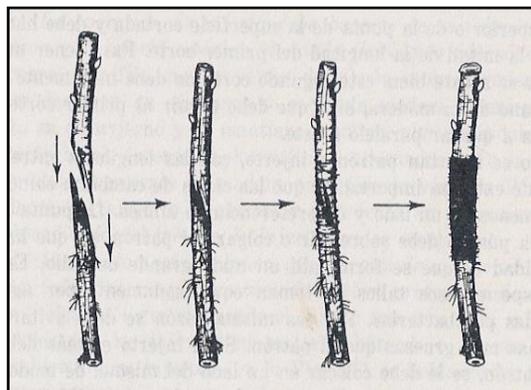


Figura 2: Injerto inglés en raíz. Tomado de Propagación de plantas de Hartmann & Kester, 1980.

En el injerto de púa por rajadura, las ramas del patrón se cortan de forma transversal y se raja el muñón de una de ellas hasta una profundidad casi igual al diámetro; en el centro de la ranura se encaja una cuña de anchura suficiente para abrirla. A continuación se insertan dos púas, con varias yemas cada una, en los bordes de la raja, y se ajustan de modo que la yema más baja quede cerca del extremo superior del patrón y mirando hacia afuera. Se retira la cuña sin mover las púas, se cubre el corte con cera de injertar y, si es necesario, se ata con cinta. A veces se usan más de dos púas, y en la estación siguiente se cortan todas menos la más vigorosa. El injerto de púa por rajadura es el más usado para obtener frutos de gran calidad en árboles maduros. El injerto lateral es útil para formar ramas nuevas en los espacios vacíos del tronco. Para ello se hace un corte longitudinal a través de la corteza; en esta incisión se inserta la púa, con la base tallada en forma de cuña, de modo que quede por debajo de la corteza; el injerto se ata y a continuación se encera.

3.2.3. Cultivo de tejidos

También llamada micro propagación, el cultivo de tejidos es la producción de plantas bajo condiciones estériles de laboratorio. Varias técnicas de cultivo de tejidos son usadas para propagar plantas. En un método, se remueve un pequeño pedazo de hoja o tallo de una planta y se coloca en un tubo de ensayo estéril en un medio que parece gel y está enriquecido con hormonas y nutrientes. Una masa de células amarilla parda se desarrolla de un pedazo de la planta. Pequeños bultos del callo son separados y cada pedazo es colocado en un recipiente petri con una mezcla de hormonas y nutrientes que estimula el desarrollo de los pedazos a plantas. Luego las plántulas son removidas de los recipientes petri y sembradas en macetas o en la tierra, en donde maduran.

El cultivo de tejidos permite generar numerosos clones rápidamente en invernaderos. Por ejemplo: en la naturaleza, las fresas producen típicamente sus frutos en el verano. Sin embargo, las fresas que son crecidas comercialmente se propagan todo el año, de manera que dan fruto durante todo el año. El cultivo de tejidos también se usa para producir plantas libres de virus, hongos y bacterias, y para reproducir especies como el rododendro, las cuales son difícil de crecer comercialmente a través de estacas, acodado o injertos.

3.2.4 Propagación de Tallos y Raíces.

Algunas plantas producen tallos subterráneos especializados como tubérculos, bulbos y cormos, las cuales les permiten reproducirse asexualmente. Al igual que cualquier tallo, estas estructuras tienen yemas o nódulos de las cuales salen los retoños.

- A. Un tubérculo:** es un tallo subterráneo especialmente agrandado que almacena nutrientes y que forma numerosas plantas, como la papa (*Solanum tuberosum*) ver figura 11. El tubérculo se caracteriza por formar yemas laterales, también llamadas ojos. Las plantas jóvenes que se desarrollan a partir de tubérculos se nutren del almidón acumulado en ellos hasta que maduran lo suficiente como para formar un sistema de raíces. Cuando la conexión entre un tubérculo y la planta progenitora se rompe (a menudo como resultado de la muerte de esta última), el tubérculo se desarrolla como una planta separada. También se pueden propagar cortándolos en pedazos, cada uno con una yema lateral.

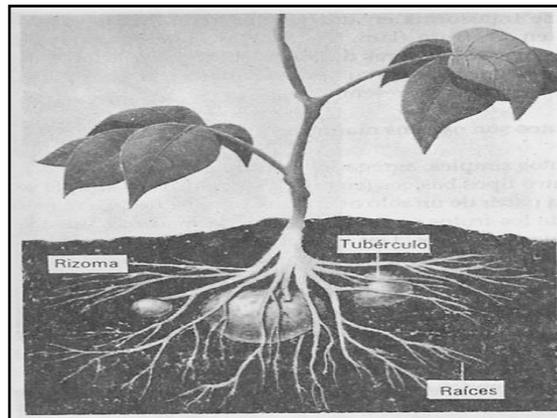


Figura 3: **Planta de papa**, mostrando los tubérculos y rizomas. Tomado de Propagación de plantas de Hartmann & Kester, 1980.

B. Un bulbo: es una masa de hojas, por lo general carnosas, dispuestas sobre un tallo corto que encierran, protegen y sirven como fuente de alimento al menos a una yema, que a su vez puede desarrollarse y formar una nueva planta. El bulbo, que suele formarse bajo tierra, tiene raíces que brotan del tallo, y generalmente es redondo. Las escamas que cubren al bulbo forman pequeños bulbos que inicialmente están unidos al bulbo progenitor. Estos se pueden separar para aumentar el número de plantas. Los lirios, tulipanes, cebollas y narcisos se incluyen en este grupo de plantas.

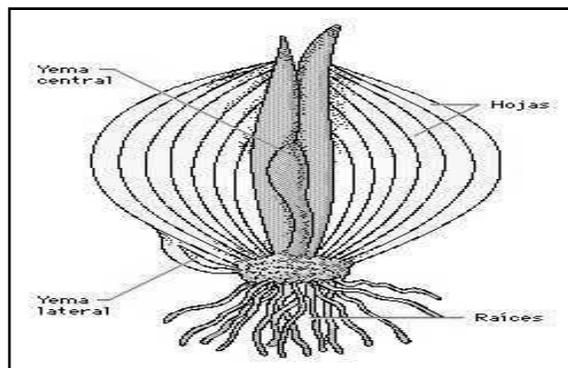


Figura 4: Bulbo de cebolla, mostrando sus partes. Tomado de Propagación de plantas de Hartmann & Kester, 1980.

C. Los **cormos**, como en el gladiolo y el azafrán, son similares a los bulbos pero carecen de hojas escamosas. En el cormo, el órgano de almacenamiento es el tallo engrosado y no las hojas, como en el bulbo. Todo el cormo está formado por tejido de tallo, cubierto por escamas de apariencia de papel, que son hojas modificadas, y se unen a éste en nudos.

D. **Rizomas:** Los iris y los helechos, así como varias especies de bambú, producen **rizomas**. Éstos son tallos carnosos que crecen horizontalmente debajo de la superficie del suelo y actúan como órganos de acumulación de nutrientes que permiten perpetuarse a la planta. Los rizomas no son raíces, cuya función es absorber nutrientes, sino que emiten raíces por la cara inferior y tallos por la superior. A diferencia de las raíces verdaderas, los rizomas tienen nudos, yemas y escamas y no mueren cuando se cortan; si se replantan, dan lugar a una planta nueva.

E. Los **estolones** o corredores son tallos especializados que corren sobre el suelo. Se pueden encontrar en las fresas, la menta y muchas gramas de jardín y se parecen a las rizomas pero usualmente son mucho más delgados. A lo largo del estolón se encuentran yemas adventicias, y cada una de éstas da lugar a una nueva planta.

3.2.5. Otras formas de reproducción asexual:

Algunas plantas son capaces de formar **plántulas** a lo largo de los márgenes de sus hojas. Kalanchoe, una planta comúnmente llamada "madre de mil," posee tejido meristemático en la hoja que da origen a una planta individual en cada nudo de la hoja. usando las plántulas que cuando alcanzan cierto tamaño, caen al suelo y se establecen allí.

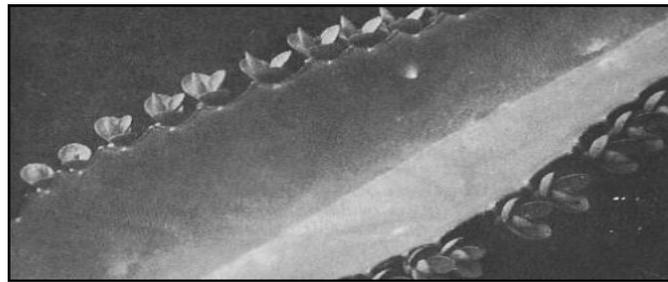


Figura 5: "Madre de mil," planta que produce plántulas a lo largo de los bordes de la hojas. (Viljee, et. al. 1996)

Generalmente las yemas se originan en los tallos, no en las raíces. Aún así, algunas raíces producen **ventosas**, las cuales son tallos aéreos que se desarrollan de las yemas adventicias en las raíces. Cada ventosa da lugar a una raíz en la base del tallo. Algunos ejemplos de plantas que forman ventosas así son el algarrobo, el peral, el manzano, el cerezo, la frambuesa y la zarzamora. Es posible separar las ventosas de la planta progenitora.

El **latiguillo** es un tallo especializado que se desarrolla de la axila de una hoja en la corona de la planta, crece horizontal-mente sobre el terreno y forma una nueva planta en uno de los nudos. La fresa es una planta característica de las propagadas de esta forma.

Un **hijuelo** es un tipo característico de brote lateral o rama que se desarrolla de la base del tallo principal de ciertas plantas. Este término se aplica generalmente al tallo engrosado, acortado y con aspecto de roseta. Muchos bulbos se reproducen produciendo en su base bulbillos que son hijuelos típicos. El término hijuelo se aplica también a las ramas laterales que salen en el tallo de las monocotiledóneas. La piña y la palma datilera se producen así.

Un **vástago** es un brote que se origina en una planta debajo de la superficie del suelo. El uso más preciso para este término es para designar un brote que sale de una yema adventicia en una raíz. A los brotes que se originan en la cercanía de la corona también se les llaman vástagos, aunque se originan en tejido de tallo. En horticultura, el término **corona** se usa para designar en una planta aquella parte del tallo localizada en el suelo o debajo de su superficie, de la cual se originan nuevos brotes. En árboles y arbustos con un solo tallo, la corona es principalmente un punto de referencia cercano a la superficie del suelo, que marca la zona general de transición entre la raíz y el tallo. En las herbáceas perennes la corona es la parte de la planta de la que anualmente salen brotes nuevos.

3.3. REPRODUCCIÓN APOMÍCTICA:

Algunas plantas producen semillas y frutos sin meiosis, fusión de gametos, ni otros aspectos de la reproducción sexual. Este fenómeno se conoce como **apomixis**. Por ejemplo, el embrión puede desarrollarse de una célula diploide en el óvulo, en vez del cigoto diploide que se forma por la unión de dos gametos haploides. Las semillas producidas por apomixis son una forma de reproducción asexual porque el **embrión es genéticamente idéntico a la planta original**. Los cítricos, la zarzamora y algunos pastos son ejemplos de plantas que se reproducen por apomixis (Villegas et al. 1992).

Existen otros tipos, aparte de los de reproducción vegetativa corrientemente utilizados en horticultura, agrupados bajo el término de apomixis. En la reproducción apomíctica las semillas se reproducen a través de otros procesos distintos de la meiosis normal y la fecundación. El principal efecto de la apomixis es un **aumento en la proporción de individuos maternos mediante la prohibición o modificación de la segregación genética y la recombinación**. Sin embargo, con frecuencia la apomixis no es estable, con el resultado de que las especies apomícticas son muy variables (Allard 1975).

En la **agamosperma**, que es una de las formas principales de la apomixis, una planta individual produce semillas viables que contienen embriones que se han producido sin fecundación. El nuevo embrión en la semilla puede desarrollarse a partir de un huevo no reducido en el saco embrionario (**partenogénesis**), de alguna célula o núcleo distinto

del huevo en el saco embrionario (**apogamia**), o de alguna célula somática en el óvulo (**embrionía adventicia**).

En algunas especies los embriones no son un resultado de meiosis y fertilización, sino de ciertos procesos asexuales que se describen a continuación. El fenómeno por el cual ocurre un proceso reproductivo asexual en vez del sistema reproductivo normal de división reduccional y fertilización, es conocido como apomixis. A las plántulas reproductivas en esa forma se les llama **apomíctas**. Aquellas plantas que reproducen sólo **embriones apomícticos** son conocidas como **apomíctas obligadas** y las que producen **embriones tanto sexuales como apomícticos** son designadas como **apomíctas facultativas**.

En la **apomixis recurrente**, un saco embrionario (gametofito femenino) se desarrolla de la célula madre del huevo (o de alguna célula adyacente, desintegrándose la célula madre del huevo), pero no ocurre una meiosis completa. En consecuencia, el huevo tiene el número diploide de cromosomas, el mismo que la planta madre. El embrión se desarrolla directamente del núcleo del huevo sin fertilización.

A la **embrionía adventicia** se le conoce también como **embrionía nucelar** o **gemación nucelar**. En este tipo de apomixis los embriones se originan de una célula o de un grupo de células, bien sea del núcleo o de los tegumentos. Difiere de la apomixis recurrente en que esos embriones se desarrollan fuera del saco embrionario y en adición al embrión sexual. En algunas plantas, en *Citrus*, por ejemplo, la fertilización se efectúa normalmente y se desarrollan un embrión sexual y varios apomícticos. (Hartman y Kester 1980).

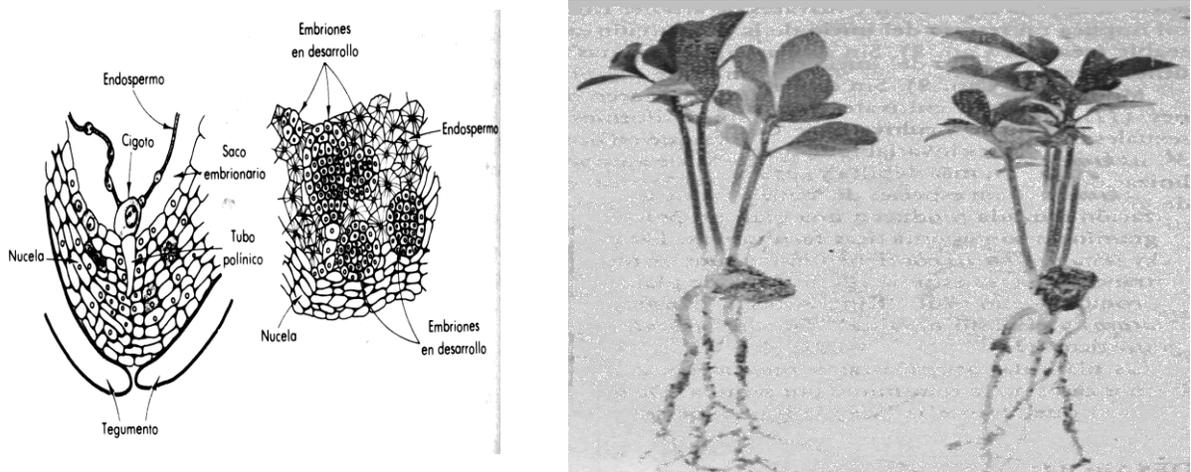


Figura 6: Poliembrionia en el género *Citrus*. Tomado de Hartman y Kester, 1,990.

En el caso de **apomixis no recurrente** el embrión se origina directamente del núcleo del huevo, sin fertilización. Como el huevo es haploide, el embrión resultante también lo es.

Este caso es raro y principalmente de interés genético. No se presenta en forma consistente en alguna especie particular de plantas (Hartman y Kester 1,990).

La **apomixis vegetativa** se da en casos en que en la inflorescencia se producen yemas vegetativas o bulbillos en lugar de flores. Esto ocurre en gramíneas, *Agave* y *Allium* (Hartman y Kester 1980). Los dos tipos principales de agamosperma son conocidos como **apomixis gametofítica** y **embrionía adventicia**. En la apomixis gametofítica está presente un gametofito morfológico pero no está reducido. En contraste, en la embrionía adventicia, no hay etapa gametofítica y por consiguiente queda eliminada la alternancia de generaciones. La agamosperma, entonces, posee ciertas ventajas propias en comparación con otros sistemas genéticos competidores.

La agamosperma puede perpetuar un segregado heterocigótico homoploide poco común en una población híbrida de plantas de fecundación cruzada, lo cual no puede realizar la reproducción sexual. Conserva poliploides impares y aneuploides altos secundarios, lo que la anfiploidía no puede hacer. La anfiploidía es un sistema genético que puede producir copias de un genotipo híbrido. Perpetúa los híbridos de números poliploides altos en los que la duplicación y anfiploidía fracasarían. Realiza la reproducción asexual por medio de semillas, lo cual no puede hacer la propagación vegetativa (Grant, 1989).

El significado de la apomixis es doble: proporciona un medio de asegurar uniformidad en propagación por semilla, ya que cualquier cultivar apomíctico es en realidad un tipo de clon; y, como hay enfermedades virósicas que no son transmitidas por semilla, cultivando plántulas apomícticas se tiene un medio para rejuvenecer clones viejos que están muy infectados por virus (Hartmann y Kester 1980). **La reproducción de las plantas superiores se lleva a cabo en forma Sexual y Asexual.** Cada una de ellas tiene implicaciones genéticas en la descendencia.

UNIDAD IV

CLASIFICACIÓN DE LAS ESPECIES CULTIVADAS SEGÚN EL PUNTO DE VISTA DEL FITOMEJORADOR

Allard, 1978, indica que desde el punto de vista del mejorador de plantas, las especies pueden dividirse en tres grupos según sean predominantemente **autógamas** (especies formadas por plantas se auto fecundan, es decir en una planta individual su mismo polen fecunda a sus óvulos. El segundo grupo se denomina predominantemente **alógamas** (especies cuyas plantas son fecundadas por otras de la misma especie o subespecie o eco tipos, es decir una planta individual recibe polen de otra u otra planta para fecundar sus óvulos). La diferencia más grande entre estos dos grupos es debida a la influencia de la consanguinidad y de la exogamia en la estructura genética de las poblaciones. El tercer grupo está representado por las plantas de reproducción asexual, es decir aquellas especies que el hombre las propaga para su cultivo por medios asexuales, como la yuca, la papa, la caña de azúcar, el ajo, etc

Brauer, 1976, dice que en las plantas alógamas hay un intercambio genético constante ya que los gametos de una planta van a unirse ordinariamente con los gametos de otra de la misma especie y este intercambio se repite cada generación, por lo que se mantiene un alto grado de heterocigosis. Allard, 1978, concuerda en que todas las plantas en las poblaciones de especies alógamas son muy heterocigóticas y, casi sin excepción, la consanguinidad prolongada produce una disminución del vigor y otros efectos perjudiciales. En cambio, en las plantas autógamas, según Brauer, 1,969 los gametos que se juntan provienen de la misma planta, repitiendo el proceso durante muchas generaciones, con gametos idénticos genéticamente y plantas homocigóticas; al igual que Allard considera que las poblaciones de plantas autógamas consisten generalmente en una mezcla de muchas líneas homocigóticas muy relacionadas, que aunque crecen próximas, permanecen más o menos independientes entre si en la reproducción.

Las plantas individuales de dichas poblaciones son probablemente homocigotos vigorosos. Con estas especies, el objetivo de la mayoría de los programas de mejora es la obtención de una línea.

Algunos autores incluyen dentro de la clasificación anterior a las plantas de polinización mixta, es decir aquellas especies en donde no hay predominancia de la

autogamia o la alogamia. Una descripción de cada uno de estos dos grupos de plantas es propuesta por Frankel y Galun, 1977, quienes además reportan información adicional de cada especie relacionada con los mecanismos utilizados en la autogamia o alogamia, según el caso. Ver el cuadro siguiente.

Cuadro 1: Algunos ejemplos de especies autóгамas cultivadas, tomado de Frankel y Galun, 1977.

Familia	Nombre Científico	Nombre Común	Tipo de Sexo principal *	Modificaciones en la flor **	%de polinización cruzada natural y agente polinizador ***	Distancia para aislamiento de semilla registrada (m) ****
Asteraceae	<i>Chicorium endivia</i>	Endivia	Hermafrodita		15 (moscas)	10
	<i>Lactuca sativa</i>	Lechuga	Hermafrodita	Parcialmente cleistogámica	1-6 (moscas)	10
Poaceae	<i>Avena spp.</i>	Avena	Hermafrodita	Flores superiores generalmente imperfectas. Principalmente cleistógama	Máximo 10 (viento)	0
	<i>Hordeum vulgare</i>	Cebada	Hermafrodita	Muchos cultivares con cleistogamia	Máximo 10 (viento)	0
	<i>Oriza sativa</i>	Arroz	Hermafrodita	Algunos cultivares con cleistogamia		3
	<i>Sorghum vulgare</i>	Sorgo	Hermafrodita		>10 (viento)	300, pero a 400 de <i>S. sudanense</i>
	<i>S. vulgare var. Sudanensis</i>	Pasto Sudan	Hermafrodita			0
	<i>Triticum spp.</i>	Triticale Trigo	Hermafrodita	Principal mente cleistogámica	Máximo 6 (viento)	0
	<i>Eragrostis trichoides</i>	pasto arena de amor	Hermafrodita			0
	<i>Setaria italica</i>	mijo cola de zorro	Hermafrodita			0
Fabaceae	<i>Arachis hypogea</i>	Maní	Hermafrodita			0
	<i>Cicer arietinum</i>	Garbanzo	Hermafrodita			sin especificación

	<i>Glycine max</i>	Soya	Hermafrodita			0
	<i>Lens culinaris</i>	Lenteja	Hermafrodita			45
	<i>Phaseolus aurus</i>	Frijol Mungo	Hermafrodita			0
	<i>Phaseolus lunatus</i>	Frijol lima	Hermafrodita		0-80(abejas)	0
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Frijol Común	Hermafrodita		1-8 (abejas)	45
	<i>Pisum sativum</i>	Arveja	hermafrodita		Algunos cvs. hasta 25	0
	<i>Vicia Faba</i>	Haba	hermafrodita		> 30 (abejas)	
	<i>Crotalaria spp.</i>	Crotalaria	hermafrodita			
	<i>Lespedeza</i>	Lespedeza	hermafrodita	Parcialmente Cleittogama	depende de la presencia de flores chamógamas 70 (abejas)	3
	<i>Lupinus albus</i>	Lupinus	hermafrodita		10 (abejas)	
	<i>Trifolium fragiferum</i>	Trebol	hermafrodita			90
Linaceae	<i>Linum usitatissium</i>	Lino	hermafrodita		3 (abejas)	0
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	Algodón	°	Protandra pero la columna estaminifera, facilita la autopolinización	5-40 insectos	400
	<i>Hibiscus cannabinus</i>	Kenaf	hermafrodita		2-45 (abejas)	
	<i>Hibiscus esculentus</i>	Ocra	hermafrodita		5-20 (insectos y colibrí)	400
	<i>Hibiscus sabdarifa</i>	Rosa Jamaica	hermafrodita			
Rosaceae	<i>Prunus armenicana</i>	Albaricoque o Damasco	hermafrodita		Algunos cvs. Autoincomp atibles	
	<i>Prunus persica</i>	Melocotón o Durazno	hermafrodita		Autoincompa tibilidad	
Rutaceae	<i>Citrus spp.</i>	Cítricos	hermafrodita		muchos cvs. apomícticos	

Pedalia ceae	<i>Sesamum indicum</i>	Ajonjolí	hermafrodita	Protandria	Aproximadamente 5; algunos cultivares hasta 65 (abejas)	De acuerdo al cultivar de 180-360
Solanaceae	<i>Capsicum annum</i>	Chile	hermafrodita		5-10 (abejas y Trips)	30
	<i>Capsicum frutescens</i>	Chile	hermafrodita		7-36 (abejas y Trips)	
	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	hermafrodita	Protogina, pero las flores colgantes y la antera conífera facilita la autopolinización		30
	<i>Nicotiana rustica</i>					
	<i>Nicotiana tabacum</i>					
	<i>Solanum melongena</i>					
	<i>Solanum tuberosum</i>					
Apiaceae	<i>Apium graveolens</i>					
Vitaceae	<i>Vitis vinífera</i>	uva o vid	hermafrodita	Algunos cultivares parcial o totalmente autoincompatible.		

*Tipo de sexo según la clasificación de la expresión del sexo en plantas individuales según, Frankel y Galun.

**cvs. Se refiere a cultivares.

***Porcentaje reportado en condiciones medias y competencia del mismo polen

****Establecidos principalmente por la Asociación de agencias oficiales de certificación de semillas en 1973 para semilla registrada.

Cuadro 2: Algunas ejemplos de especies alógamas cultivadas, tomado de Frankel y Galun, 1977.

Familia	Nombre Científico	Nombre común	Tipo de Sexo principal *	Modificaciones en la flor **	Compatibilidad***	Principal vector del polen ****	%de polinización cruzada natural y agente polinizador *****	Distancia para aislamiento de semilla registrada (m) *****
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	mango	Andromonoico	con apomixis pseudogámica	S.I. o S.C.	moscas		
Annonaceae	<i>Annona Cherimola</i>	Cherimoya	Hermafrodita	Fuertemente F-PG		escarabajos		
Bromeliaceae	<i>Ananas comosus</i>	Piña	Hermafrodita		S.I.	colibrí		
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i>	Remolacha	Hermafrodita	F-PA	S.C.	viento		
	<i>Chenopodium quinoa</i>	Quinoa	Hermafrodita			viento		
Asteraceae	<i>Carthamus tinctoria</i>	Cartamo	Hermafrodita		S.C.	Abejas	5-90	
	<i>Helianthus annuus</i>	Girasol	Hermafrodita	F-PA	Variabl e S.I.	abejas	20-75	800
	<i>Chrysanthemum spp</i>	Piretro	Hermafrodita		S.I.	varios insectos		
	<i>Cichorium intybus</i>	Chicoria	Hermafrodita		S.I.			
	<i>Dahlia rosea</i>	Dalia	Hermafrodita		S.I.			

Convulvulaceae	<i>Ipomoea Batatas</i>	Camote	Hermafrodita	F-PG	S.I.	Abejas		
Cruciferaeae	<i>Brassica spp.</i>	-Brocoli -Col de brucas mostaza -repollo -nabo	Hermafrodita		S.I.	Abejas		
	<i>Raphanus Sativus</i>	Rábano	Hermafrodita		S.I. o S.C.	Abejas	> 85	
Cucurbitaceae	<i>Citrullus vulgaris</i>	Sandía	Andromonoica o monoica	P-PA	S.C.	Abejas	0-100	800
	<i>Cucumis melo</i>	Melón	Andromonoica o monoica	P-PA	S.C.	Abejas	70	70
	<i>Cucurbita spp.</i>	Ayote, guicoy, pepitoria, chilacayote	Monoica		S.C.	Abejas		
Euphorbiaceae	<i>Hevea brasiliensis</i>	Hule	Monoica		S.I. o S.C.	Mosquitas de agua		
	<i>Manihot esculenta</i>	yuca	Monoica	P-PG		Insectos		
	<i>Ricinus communis</i>	Higuerillo	Monoica	P-PG		Viento		
Fagaceae	<i>Quercus Spp.</i>	Encino	Monoica	Dicogamia		Viento		

4.1. GENÉTICA DE LAS PLANTAS AUTÓGAMAS:

Las poblaciones de plantas autóгамas consisten en generalmente en una mezcla de muchas líneas homocigóticas muy relacionadas que, aunque crecen próximas, permanecen más o menos independientes entre si en la reproducción. Las plantas individuales de dichas poblaciones son probablemente homocigotos vigorosos. Con estas especies, el objetivo de la mayoría de programas de mejora es la obtención de una línea pura (Allard, 1975).

En las plantas autóгамas algunas variaciones de los caracteres, como la morfología floral y el momento de la apertura de las anteras, que a veces están bajo un control genético sencillo, pueden alterar radicalmente el sistema de apareamiento de una especie; esto a su vez puede producir efectos de gran importancia en la estructura genética de las poblaciones y por lo tanto en los métodos de mejora que son naturales. En ciertas plantas autóгамas, la consanguinidad parece haber suplantado a la exogamia (Allard, 1975).

Las experiencias para determinar si una planta es autógama y alógama son generalmente simples y directas. La cleistogamia proporciona evidencia de autofecundación (autégama). El efecto de consanguinidad es un buen método para reconocer las autóгамas (Allard, 1975). Las especies autóгамas no sufren una depresión notable por la consanguinidad y pueden aplicarse los mismos métodos de mejora a todos los miembros del grupo. Dentro del grupo de plantas autóгамas es importante la proporción de cruzamientos principalmente porque afectan a la contaminación del material genético.

Existen grandes diferencias entre las especies de este grupo en la proporción de cruzamientos. Distintas variedades dentro de la misma especie pueden mostrar cantidades muy diferentes de hibridación natural y hasta la proporción de cruzamientos de una variedad dada puede estar considerablemente influida por los cambios del medio.

Por tanto, las generalizaciones sobre la proporción teórica de cruzamientos naturales en las especies autóгамas sólo son validas para unas variedades determinadas y bajo ciertas condiciones ambientales (Allard, 1975).

En las plantas autóгамas surge la cuestión del porcentaje de cruzamientos naturales que ocurren cuando se cultivan próximos diferentes genotipos (Allard, 1975).

4.1.1. Teoría de Johanssen sobre la línea pura:

La teoría de la “línea pura” fue establecida por el botánico danés Johannsen, en 1903. Johannsen estudió los efectos de la selección por peso de la semilla de frijol en una famosa serie de experimentos llevados a cabo con la especie judía, variedad Princess, la cual es altamente autógama (Allard, 1975 y Poehlman, 1979).

En su lote original existía una gran diversidad de tamaños. En este se seleccionó al azar semillas grandes y pequeñas. Se sembraron estas semillas y se cosecharon las semillas de cada planta resultante. Las semillas que se cosecharon en cada planta variaron en tamaño, pero el peso medio de la progenie proveniente de semillas grandes fue mayor que el peso medio de la progenie proveniente de las semillas pequeñas. Esto demostró que la selección eficaz al separar semillas de frijol que contenían genes diferentes para tamaño. Debido a que el frijol se autofecunda, las semillas fueron puras desde un principio. La selección original se efectuó partiendo de una mezcla de líneas puras y por lo tanto, se pudieron separar frijoles con genotipos diferentes para tamaño (Poehlman, 1979).

A continuación, Johannsen estableció 19 líneas sembrando las descendencias derivadas del lote original. Dentro de cada una de estas líneas puras seleccionó de nuevo una semilla grande y una pequeña. Las progenies de las semillas grandes y pequeñas, de una sola línea pura, variaron de nuevo en el peso de las semillas individuales, pero el peso medio de la progenie de semillas grandes fue completamente semejante al peso promedio de la progenie de las semillas pequeñas dentro de las mismas líneas puras. Estos resultados indicaron que la selección dentro de una población de tipos genéticos mezclados, tales como la mezcla original de semillas, puede ser eficaz para la separación de líneas que son hereditariamente diferentes. Pero una vez que la línea pura ha sido aislada, la selección posterior dentro de dicha línea es ineficaz.

En la mezcla original de semillas de frijol, las variaciones en tamaño eran a la vez hereditarias y, debido al medio ambiente. Dentro de las líneas puras, las variaciones en tamaño eran debidas únicamente al medio ambiente (Poehlman, 1979).

Johannsen explicó los resultados anteriores basándose en los efectos conjuntos de la herencia y el medio ambiente. El punto más importante a considerar en el componente hereditario de la variación era la homocigosis, que resultaba de la autofecundación continua que caracterizaba a las líneas. La autopolinización, excepto por circunstancias genéticas especiales, reduce rápidamente cualquier población a la condición homocigótica, cualquiera que sea el número de pares de genes que exista al principio. El resultado final es una población homocigótica pero no homogénea, ya que tendrá diferentes clases de familias homocigóticas. El número de tipos homocigóticos posibles es de 2^n donde n es el número de pares de genes en heterocigosis (Allard, 1975).

Uno de los aportes más importantes de Johanssen es que proporcionó las bases fundamentales de la selección y sus consecuencias. Debido a que la especie utilizada era autógena y su autofecundación continua la lleva hacia la homocigosis, el lote original era un conjunto de líneas homocigóticas. Por ello la descendencia de una semilla no presentaría normalmente segregación genética y las variaciones observadas dentro de una línea sólo tendrían el componente de origen ambiental. Es decir que en una línea pura las características fenotípicas se mantienen. La selección en una línea pura no tiene ninguna efectividad, ya que todos los individuos de esa línea tienen la misma capacidad para responder a variaciones del medio que sus genitores y que todos los demás individuos de dicha línea. La teoría de Johanssen esclareció principalmente la diferencia entre fenotipo y genotipo (Allard, 1975).

4.1.2. La Endogamia:

La endogamia se refiere a una forma de reproducción con una alta consanguinidad o familiaridad. La endogamia máxima ocurre en las plantas autógenas, las cuales sufren un proceso de autofecundación. Un ejemplo de una planta altamente autógena es el frijol, al contrario del maíz que es una planta alógena, que necesita de plantas masculinas y femeninas para producir sus semillas y por lo tanto desarrolla la exogamia.

4.2. GENÉTICA DE PLANTAS ALÓGENAS

Las plantas alógenas son en su mayoría heterocigóticas. Según Poehlman, las características en las flores que pueden impedir autopolinización y que, por consiguiente determinan que la polinización cruzada sea lo normal, son las siguientes: a) obstrucción mecánica de la autopolinización, b) periodos diferentes de madurez en el polen y el estigma, c) autoesterilidad o incompatibilidad y d) presencia de flores minoicas o dioicas.

El maíz es una planta monoica típica, que tiene flores estaminadas en la espiga y las pistiladas en la mazorca. El polen es transportado por el viento. La polinización cruzada, es lo común, aun cuando la autopolinización puede llegar al 5% o más. En el caso del centeno, generalmente las anteras sobresalen de la flor y derraman polen fuera de la misma. Las flores de centeno generalmente permanecen abiertas por largo tiempo y por lo mismo facilitan la fertilización cruzada. Cuando sus flores son autopolinizadas son evidentes distintos grados de esterilidad. La mayor parte de las gramíneas forrajeras son polinizadas por el viento y tienen un alto porcentaje de polinización cruzada. Después de su autopolinización, se encuentra considerable esterilidad o incompatibilidad en el trébol rojo, blanco, la alfalfa y tal vez otras leguminosas y algunas gramíneas. En estas especies los tubos polínicos con frecuencia crecen menos que los estilos de las flores autopolinizadas y tan lentamente que los óvulos pueden desintegrarse antes de que la

fertilización sea completa. También se ha observado en la alfalfa y en otras leguminosas que los embriones abortan después de su autofertilización con mayor frecuencia que después de la fertilización cruzada.

Las especies dioicas, como el cáñamo, el lúpulo, o el pasto búfalo, son de polinización cruzada necesariamente, ya que las flores estaminadas y las pistiladas se presentan en plantas diferentes. Las especies dioicas se consideran algunas veces, como un grupo característico desde el punto de vista del Fitomejoramiento.

4.2.1. Ley de Hardy y Weinberg

Según Allard, la moderna genética de poblaciones se basa en una proposición deducida independientemente por Hardy en Inglaterra en el año 1908 y por Weinberg en Alemania en 1909. En su forma actual se puede establecer esta proposición como sigue: si en una población infinitamente grande y con apareamiento libre al azar, un gen está representado por los alelos A y a, de igual adaptabilidad, en la proporción qA: (1-q)a, las frecuencias de estos alelos permanecerán constantes según las proporciones genotípicas:

$$q^2 AA + 2q(1-q) Aa + (1-q)^2 aa = 1$$

a no ser que haya alguna alteración debida a: 1) selección; 2) apareamiento no efectuado al azar; 3) migración diferencial, o 4) mutación diferencial de $A \rightarrow a$ o $a \rightarrow A$. Además, el equilibrio con respecto a este par de alelos se alcanza en una sola generación de apareamientos al azar, cualquiera que sea la composición inicial de la población. Es tan importante esta proposición en la genética de poblaciones que, antes de continuar con los efectos de la selección, debe entenderse perfectamente su demostración.

Supongamos que existen N individuos en una población y que cualquier individuo tiene idénticas posibilidades de apareamiento con cualquier otro individuo (o con cualquier otro de un sistema opuesto de apareamiento, en el caso de que exista sexualidad o incompatibilidad). Supongamos también que, en esta población de apareamientos al azar, D individuos son homocigóticos dominantes, H son heterocigóticos y R son homocigóticos recesivos. Como cada individuo AA tiene dos alelos A y cada individuo Aa tiene un alelo A, el número total de alelos A en esta población es $2D + H$. La proporción de alelos A es por consiguiente:

$$\frac{2D + H}{2N} \text{ o } \frac{D + 1/2H}{N}$$

Esta proporción se llama frecuencia génica de A. De igual forma la frecuencia génica de a es

$$\frac{H+2R}{2N} \text{ o } \frac{1/2H+R}{N}$$

La suma de las frecuencias de A y a es la unidad. Las frecuencias de A y a se denotan generalmente por q y 1-q o por p y q respectivamente, en donde

$$q + (1-q) = 1$$

$$p + q = 1$$

Ejemplo:

Un interesante par de caracteres contrastantes que se describieron en las poblaciones humanas y a los cuales no se les conoce valor selectivo, es la capacidad de sentir o no el sabor de la feniltiocarbamida (FTC). La diferencia en la capacidad de las diferentes gentes para sentir esta sustancia fue descubierta accidentalmente por investigadores en un laboratorio universitario; una persona que trabajaba en el laboratorio la encontró amarga mientras que la otra no la sintió. Cuando mas gente la probo, cerca del 70% la sintieron mientras que el 30% no tuvieron ninguna sensación o al menos no sintieron un sabor desagradable. Se postulo entonces que existía una diferencia hereditaria entre los sensibles y los insensibles. Se encontró que la incapacidad para sentir la sustancia dependía de un gene simple recesivo.

De un grupo de 228 estudiantes universitarios que fueron invitados a probar la sustancia se obtuvieron los siguientes resultados: 160 fueron sensibles y 68 fueron insensibles. ¿Cuales son las frecuencias relativas de los genes T y t en la población? Ya que T es dominante sobre t, los 160 que la sintieron incluyen a los genotipos TT y Tt. Mientras que los 68 insensibles deben haber sido del genotipo tt. La mejor aproximación a la formula de Hardy-Weinberg se obtiene a través de los insensibles, puesto que se supone que todos tienen el mismo genotipo. Los 68 individuos tt (q^2) representan al 0.30 de la población. $q = (0.30)^{1/2} = 0.55$. Así, la frecuencia de T en la muestra fue de 0.45 y la frecuencia de t fue de 0.55. La predicción de genotipos basada en las cruza al azar en las poblaciones es la siguiente:

$$TT = 0.45 \times 0.45 = 0.20$$

$$Tt = 0.45 \times 0.55 = 0.25$$

$$tT = 0.55 \times 0.45 = 0.25$$

$$tt = 0.55 \times 0.55 = 0.30$$

Sustituyendo estos datos en la formula de Hardy-Weinberg, tenemos:

$$p^2 = 0.20, \quad 2pq = 0.50, \quad q^2 = 0.30$$

4.2.2. Depresión endogámica y Heterosis o vigor híbrido

La disminución del vigor, fue estudiada dice Hayes e Immer (1947) por East y Shull quienes afirmaron que:

La disminución del vigor, resultante de la endocría de especies que naturalmente son de fecundación cruzada y el aumento en el vigor debido al cruzamiento de especies autógamias, son manifestaciones de un mismo fenómeno. Este fenómeno es la heterocigosis. El cruzamiento produce la heterocigosis en todos los caracteres que diferencian a las plantas progenitoras. La endocría tiende a producir automáticamente la homocigosis. (Hayes & Immer, 1947, págs. 62-63)

East y Shull afirmaron que:

La disminución del vigor, resultante de la endocría de especies que naturalmente son de fecundación cruzada y el aumento en el vigor debido al cruzamiento de especies autógamias, son manifestaciones de un mismo fenómeno. Shull en 1914 dijo: "para ganar brevedad de expresión, sugiero que en lugar de las frases ***estimulo de la heterocigosis, estimulación heterocigótica, se adopte la palabra heterosis***. (Hayes & Immer, 1947, pág. 62)

Según Poehlman posiblemente no hay otro aspecto del mejoramiento de plantas que haya sido tan aclamado o que se haya aceptado en forma tan completa, como la obtención del maíz híbrido.

La primera hipótesis para explicar la naturaleza de la heterosis, según la opinión de Shull era que

La hibridación –unión de elementos no semejantes, estado de ser heterocigoto- tiene en mi opinión un efecto estimulante en las actividades fisiológicas del organismo. Esta misma idea fue promulgada por East en 1936 con moderna terminología genética, atribuye a los heterocigotos una versatilidad de desarrollo que se manifiesta en distintas reacciones en el metabolismo. (Allard, 1980, pág. 244)

El vigor híbrido se define como el incremento en tamaño o en vigor de un híbrido con respecto a sus progenitores (o con respecto al promedio de sus progenitores). También se propuso el término heterosis para denotar el incremento en tamaño y en vigor después de los cruzamientos. Por consiguiente, estos dos términos se han utilizado indistintamente.

El efecto del vigor híbrido fue señalado por muchos de los primeros fitomejoradores. El crecimiento exuberante del híbrido de tabaco fue observado por Kolreuter en 1763. En 1880 Beal, dio a conocer variedades híbridas de maíz, de mayor rendimiento que los progenitores. Aun cuando estos investigadores dieron a conocer la observación del vigor híbrido, no explicaron el origen del mismo. En 1904, el Dr. G. H. Shull, inició la autofecundación y cruzamiento del maíz en Cold Spring Harbor, Nueva York.

Shull observó una notable disminución de vigor en las líneas auto polinizadas. Cuando dichas líneas fueron cruzadas entre sí, se recuperó su vigor nuevamente y en algunos casos fue inclusive mayor en las plantas híbridas. Los resultados de estos experimentos se dieron a conocer en 1908 en un trabajo titulado “La composición de un campo de maíz”. En este informe Shull llegó a la conclusión de que un campo de maíz es una mezcla de híbridos complejos, que la auto fertilización sirve para purificar las líneas, y que sus comparaciones de rendimiento no fueron, como se consideró inicialmente, una comparación entre los efectos de autopolinizaciones o polinizaciones cruzadas, sino que era la comparación entre líneas puras e híbridos. Pero quizás el trabajo de Jones con respecto al efecto de la autofecundación se puede ver en la figura siguiente.



Figura 7: Heterosis en maíz. En el lado izquierdo las dos primeras plantas representan dos líneas de maíz. La tercera planta es la resultante del híbrido F1 de esas líneas. Las plantas que continúan después de la planta F1, representan ejemplos de la F2 hasta la F8, reportado por Jones D:F: en la revista Genetics 9:405, 1924.

El efecto de la autofecundación en una especie de polinización cruzada es el aumento de su homocigosis. El hecho de que la autofecundación era con frecuencia causa de pérdida de vigor, fue conocido desde hace varios siglos tanto por fitogenetistas como por zootecnistas. Este efecto de la autofecundación en el maíz era también ampliamente conocido. Muchos científicos habían expresado la opinión de que los efectos desfavorables eran debidos al proceso mismo de autofecundación. Aparentemente y por primera vez, se expuso la idea de que la pérdida de vigor de los híbridos, eran parte del mismo fenómeno.

Generalmente se presentan dos explicaciones para entender el fenómeno del vigor híbrido, aun cuando ambas no lleguen a cubrir en forma adecuada todos los casos. La explicación mas ampliamente aceptada es la que se basa en la suposición de que el vigor híbrido es el resultado de unir genes dominantes favorables. De acuerdo con esta teoría, los genes que son favorables para vigor y desarrollo son dominantes y los genes que son desfavorables para los individuos son recesivos. Los genes dominantes que aporta un progenitor, pueden complementar a los genes dominantes aportados por el otro progenitor, de tal manera que la F1 tendrá una combinación mas favorable de genes dominantes que cualquiera de los progenitores. Para mayor sencillez, supóngase que los genes dominantes ABCDE son favorables para altos rendimientos. La línea autofecundada A tiene el genotipo AABbCcddEE (ABE dominantes).

La línea autofecundada B tiene el genotipo aabbCCDDEE (CDE dominantes). El genotipo del híbrido F1 es el siguiente:

Línea autofecundada A		Línea autofecundada B
AABbCcddEE	X	aabbCCDDEE
Hibrido F1		
AaBbCcDdEE		

Con esta teoría para explicar el vigor híbrido, se ha presentado el problema de porque no se pueden concentrar suficientes genes dominantes favorables en una línea autofecundada de condición homocigótica para que dicha línea fuera tan productiva como

su línea progenitora. Sin embargo, parece ser que el número de genes involucrado en un carácter cuantitativo como el vigor, es tan grande que no es posible recuperarlo fatalmente en estado homocigóticos en una planta individual. Además, en una especie de polinización cruzada como el maíz existen muchos alelos recesivos con efectos deletéreos.

Con la polinización cruzada los efectos de un gen recesivo pernicioso pueden ser suprimidos por la presencia de un alelo dominante. Con la autofecundación, muchos de los genes recesivos deletéreos se constituyen en homocigota y contribuyen a la pérdida del vigor en la línea autofecundada. El ligamiento de gen en recesivos deletéreos, con genes dominantes favorables impone restricciones adicionales y reduce aun mas la posibilidad de recuperar líneas homocigóticas vigorosas.

Otra teoría explica el vigor híbrido sobre la base de que la heterocigosidad es superior a la homocigosidad y por tanto, el individuo mas vigoroso es el que tiene mayor numero de alelos heterocigóticos. Esta teoría se basa en la suposición de que existen alelos contrastados para un mismo lóculo; por ejemplo, a_1a_2 . Cada alelo produce efectos favorables pero diferentes en la planta. En una planta heterocigótica (a_1a_2) se produce una combinación de efectos mas favorables para la planta que el efecto producido por cualquiera de los alelos por si solo. El fenómeno de que el heterocigoto (a_1a_2) sea superior a los homocigotas (a_1a_1 o a_2a_2) se denomina sobre dominancia. Este es un concepto de dominancia diferente al anteriormente expresado.

4.3.3. Consecuencias genéticas de la hibridación

Según Allard, 1977, la composición de las poblaciones derivadas de los híbridos depende no solo del número de genes en que difieren los genitores sino también del numero de generaciones en que la población se ha autofecundado. Hay varias formas de calcular los cambios que ocurren en el proceso de la autofecundación. Se puede obtener una visión más concreta de la composición de cualquier generación autofecundada desarrollando el binomio $[1 + (2^m - 1)]^n$, en el que n es el numero de pares de genes y m representa el numero de generaciones de autofecundación. El binomio corresponde al binomio de Newton de la forma $(a + b)^n$, al desarrollar este binomio el primer exponente de cada termino es el numero de loci heterocigóticos y el segundo el numero de loci homocigóticos.

Mediante la fórmula $[1 + (2^m - 1)]^n$ podemos determinar la composición genética de las poblaciones considerando diferentes pares de genes y en varias generaciones de autofecundación, partiendo de una población heterocigótica.

Como ejemplo consideremos una población originalmente heterocigótica para tres pares de genes (Aa,Bb y Cc) y autofecundada durante cuatro generaciones, es decir $n = 3$ y $m = 4$. Sustituyendo en el binomio, obtenemos

$$(a + b)^n = (a + b)^3 = a^3 + 3 a^2 b + 3ab^2 + b^3$$

El número de términos del binomio es igual a $n + 1$, en este caso $3 + 1$ es 4.

$$[1 + (2^m - 1)]^n = [1 + (2^4 - 1)]^3 = [1 + (15)]^3 = 1^3 + 3(1^2)(15) + 3(1)(15^2) + 1(15)^3$$

Los coeficientes de cada término se obtienen del triángulo de Tartaglia o triángulo de Pascal, dependiendo del número de pares de genes (n), así, mediante esta figura podemos conocer los coeficientes de los binomios de Newton. Las líneas del triángulo corresponden con el grado del exponente del binomio.

Cuadro 3. Triángulo de Tartaglia o de Pascal.

Grado	Coeficientes
n=1	1
n=2	1 2 1
n=3	1 3 3 1
n=4	1 4 6 4 1
n=5	1 5 10 10 5 1
n=6	1 6 15 20 15 6 1
n=7	1 7 21 35 35 21 7 1
n=8	1 8 28 56 70 56 28 8 1

Traducido a términos genéticos la expresión $1^3 + 3(1^2)(15) + 3(1)(15^2) + 1(15)^3$ esto indica que nuestra hipotética F5 incluiría:

1 planta con 0 loci homocigóticos y 3 loci heterocigóticos
 45 plantas con 1 locus homocigótico y 2 loci heterocigóticos
 675 plantas con 2 loci homocigóticos y 1 locus heterocigótico
3375 plantas con 3 loci homocigóticos y 0 loci heterocigóticos
 4096

De los 4096 individuos de esta generación solo 721 que representan el 17.6% serán heterocigóticas en un locus o más. Entre el total de 12288 pares de genes en todos los individuos de la generación, 768 que representan el 6.25% serán heterocigóticos.

La autofecundación produce una gran reducción en la frecuencia de las formas heterocigóticas y el correspondiente aumento de la proporción de los tipos mas homocigóticos en los que esta más interesado el mejorador.

La autofecundación produce una gran reducción en la frecuencia de las formas heterocigóticas y el correspondiente aumento de la proporción de los tipos mas homocigóticos en los que esta mas interesado el mejorador.

Hasta el momento se han estudiado las características más importantes tanto de las plantas autógamas como las alógamas, a continuación se presentará un cuadro comparativo que resume lo visto anteriormente.

**COMPARACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS MÁS IMPORTANTES
 ENTRE PLANTAS AUTÓGAMAS, ALÓGAMAS Y DE REPRODUCCIÓN
 ASEXUAL**

AUTÓGAMAS	ALÓGAMAS	DE REPRODUCCIÓN ASEXUAL
SE AUTOPOLINIZAN CON POLEN DE LA MISMA PLANTA	TIENEN POLINIZACION CRUZADA, ES DECIR UNA PLANTA RECIBE POLEN DE OTRA PLANTA	NO APLICA

SON PREDOMINANTE AUTÓGAMAS, ES DIFÍCIL ENCONTRAR PLANTAS CON UN 100% DE AUTOFECUNDACIÓN	SON PREDOMINANTEMENTE ALÓGAMS	NO APLICA
<ul style="list-style-type: none"> • GENERALMENTE SE DA EN ESPECIES CUYAS FLORES O LAS ESPECIES SON HERMAFRODITAS 	<ul style="list-style-type: none"> • GENERALMENTE SE OBSERVA EN ESPECIES CUYAS FLORES SON ESTAMINADAS O PISTILIDAS O EN ESPECIES MONOICAS, ANDRODIOICAS, GINODIOICAS O DIOICAS 	PUEDE OCURRIR EN ESPECIES AUTÓGAMAS, ALÓGAMAS Y DE MANERA OBLIGADA EN ESPECIES QUE SON ASEXUALES OBLIGADAS
SU GENÉTICA	SU GENÉTICA	SU GENÉTICA
<ul style="list-style-type: none"> • CONSISTEN EN UNA MEZCLA DE LINEAS (HOMOCIGOTICAS) DEBIDO AL POCO INTERCAMBIO DE MATERIAL GENÉTICO QUE EXPERIMENTAL 	<ul style="list-style-type: none"> • CONSISTEN EN UNA MEZCLA DE INDIVIDUOS HETEROCIGOTOS, DEBIDO AL INTERCAMBIO DE MATERIAL GENÉTICO 	EN ESTA REPRODUCCIÓN LOS INDIVIDUOS SON IDENTICOS A LAS PLANTAS MADRES YA QUE NO PARTICIPAN LOS GAMETOS NI EXISTE RECOMBINACIÓN SEXUAL
<ul style="list-style-type: none"> • NO SUFREN DE DEPRESIÓN ENDOGAMICA, CUANDO SE AUTOFECUNDAN 	<ul style="list-style-type: none"> • SUFREN DEL FENÓMENO DE LA DEPRESION ENDOGAMICA, CUANDO SON AUTOFECUNDADAS 	SE FORMAN LOS LLAMADOS CLONES
<ul style="list-style-type: none"> • LA TEORÍA DE LA LINEA PURA DE JOHANNSEN EXPLICA SU GENÉTICA 	<ul style="list-style-type: none"> • LA LEY DE HARDY Y WEINBERG, EXPLICAN SU GENÉTICA 	NO APLICA
<ul style="list-style-type: none"> • NO EXPERIMENTAN LA HETEROSIS 	LA HETEROSIS O VIGOR HÍBRIDO ES UN FENÓMENO CARACTERÍSTICO EN ESTAS ESPECIES	NO APLICA
<ul style="list-style-type: none"> • 		