

LA ESTRUCTURA GENÉTICA DE POBLACIONES DE PLANTAS CONDICIONA LA INTERPRETACIÓN DE PARÁMETROS Y SU ALCANCE EN CARACTERES ECOFISIOLÓGICOS

Rimieri P. ¹

¹Ex Investigador INTA en Mejoramiento Genético; Referente en INASE; Director de Tesis y Jurado de Post-Grados.

primieri730@gmail.com

ABSTRACT

It is almost a constant in the ecophysiology papers that, explicitly or implicitly, the genetic structures of the studied material were clearly present as sources of tolerance (germplasm), contrasting materials (genotypes) or simply as cultivars. The “genetic structure” of a population refers to the type, amount and distribution of genetic variation present in the population and it is expressed in terms of gene or genotype frequencies. There are five types of cultivars (populations, synthetic, pure lines, hybrids and clones) considering that all commercial varieties fit into any of these five types or their variants. The objective of this work was to analyze the ecophysiological characters studied in the major crops and their scope and limitations in relation to the genetic structure of populations. An ecophysiologicalist who studies physiological characters or interactions of the crop with environmental factors, should bear in mind these genetic structures when choosing materials (morphological types, cultivars or genotypes) and when he/she reaches his/her conclusions and makes recommendations, since they will determine the scope of the study. Likewise, the contributions of ecophysiology to describe classify and explain how plants perform in a particular situation and with a given genetic structure are analyzed.

Key words: genetic structure, ecophysiological characters, plant populations, cultivated varieties

RESUMEN

Es casi una constante en los trabajos de ecofisiología que, explícitamente o implícitamente, las estructuras genéticas del material en estudio estén claramente presentes, como fuentes de tolerancia (germoplasma), como materiales contrastantes (genotipos) o simplemente como cultivares. Se entiende por “estructura genética” de una población al tipo, cantidad y distribución de la variación genética presente en la misma y se expresa en términos de frecuencias génicas o genotípicas. En este trabajo se exponen los cinco tipos de cultivares (poblaciones, sintéticos, líneas, híbridos y clones) ya que todas las variedades comerciales encajan en alguno de los cinco tipos o sus variantes. El objetivo de este trabajo fue analizar en el estudio de los caracteres ecofisiológicos de los principales cultivos, los alcances y las limitaciones en relación a la estructura genética de las poblaciones cuando la interpretación de resultados será aplicada en el manejo del cultivo o en el mejoramiento del mismo. Un ecofisiólogo que estudia caracteres fisiológicos o interacciones del cultivo con factores ambientales, debería tener presente esas estructuras genéticas en el momento que elige los materiales de estudio (tipos morfológicos, cultivares o genotipos) y cuando obtiene sus conclusiones y efectúa recomendaciones, ya que ambos determinarán los alcances de su estudio. Asimismo se analizaron los aportes de la ecofisiología para describir, clasificar y explicar cómo se comportan las plantas de un cultivo en una situación particular y con una estructura genética dada.

Palabras clave: estructura genética, caracteres ecofisiológicos, poblaciones de plantas, variedades cultivadas

INTRODUCCIÓN

La bibliografía existente sobre el estudio de caracteres ecofisiológicos de los principales cultivos es muy vasta, variable en muchos aspectos aunque con un cúmulo de trabajos que responden, para determinados caracteres, a un modelo de análisis sólido desde lo fisiológico, pero con alcances de las conclusiones no siempre acordes a la estructura genética del material estudiado. Es casi una constante en esos trabajos, que explícitamente o implícitamente, las estructuras genéticas del material en estudio estén claramente presentes, como fuentes de tolerancia (germoplasma), como materiales contrastantes (genotipos) o simplemente como variedades o cultivares (poblaciones, líneas, clones o híbridos). Aunque esas estructuras genéticas estén presentes no siempre son consideradas al elegir los materiales, extraer conclusiones, o hacer las recomendaciones de los trabajos que centran los estudios en caracteres ecofisiológicos. Esas estructuras también están presentes en poblaciones naturales de diferentes ecosistemas con bibliografía abundante que evalúa las estructuras poblacionales, con caracteres fisiológicos vinculados a procesos evolutivos, de filogenia y de comunidades en diferentes hábitats.

Para relacionar caracteres ecofisiológicos con el fitomejoramiento, se requiere poner énfasis en el análisis de la estructura genética de la población en estudio con el propósito de determinar los alcances y las aplicaciones agronómicas. Para definir el alcance en la utilización agronómica de los resultados de ensayos con esos caracteres, también se deberían tener siempre presentes a la estructura genética y a la fuente de variabilidad de los materiales probados. El objetivo de este trabajo fue analizar en el estudio de los caracteres ecofisiológicos de los principales cultivos, los alcances y las limitaciones en relación a la estructura genética de las poblaciones cuando la interpretación de resultados será aplicado en el manejo del cultivo o en el mejoramiento del mismo, haciendo mención también a estudios de poblaciones nativas.

MARCO DE REFERENCIA

El análisis de la bibliografía sobre ecofisiología se circunscribió a lo estrictamente necesario para desarrollar este trabajo de opinión acorde al objetivo. La inclusión limitada de bibliografía no tuvo otra finalidad que ilustrar cómo los caracteres ecofisiológicos están relacionados con estructuras genéticas particulares. Tanto los trabajos citados

como los que no han sido citados y responden a un mismo patrón, merecen el mismo comentario desde la genética sin que ello signifique una objeción o una aprobación tácita. Lo aquí expresado se debe considerar sólo como una reflexión general en la que se apunta a la estructura genética del material estudiado, más que al trabajo particular elegido para el ejemplo.

Para mejor comprensión de las estructuras genéticas de los cultivares, en los siguientes párrafos se desarrollarán sintéticamente los conceptos de *creación fitogenética y variedad* (INASE) y los diferentes *tipos de cultivares*, conforme a la Ley de Semillas de la Argentina y a la bibliografía más específica.

Creación fitogenética: Toda variedad o cultivar, cualquiera sea su naturaleza genética, obtenido por descubrimiento o por incorporación y/o aplicación de conocimientos científicos.

Variedad: Conjunto de plantas de un solo taxón botánico, del rango botánico más bajo conocido, que pueda definirse por la expresión de los caracteres resultantes de un cierto genotipo o de una cierta combinación de genotipos y pueda distinguirse de cualquier otro conjunto de plantas por la expresión de uno de dichos caracteres, por lo menos. Una variedad en particular puede estar representada por varias plantas, una sola planta o una o varias partes de una planta, siempre que dicha parte o partes puedan ser usadas para la producción de plantas completas de la variedad.

Tipo de cultivares: En la Tabla 1 se muestran los cinco grandes grupos de cultivares, ya que todas las variedades comerciales se ajustan a alguno de ellos.

Tabla 1. Los cinco grandes tipos de variedades cultivadas (cultivares) (Gallais, 1990)

Tipo de cultivar	Descripción
<i>Variedad Población</i>	Ecotipos o poblaciones artificiales por selección
<i>Variedad Sintética</i>	Poblaciones artificiales de n genotipos en alógamas
<i>Variedad Híbrido</i>	F1 de cruzamiento controlado de líneas o clones o familias
<i>Variedad Línea Pura</i>	Línea fijada (un solo genotipo)
<i>Variedad Clon</i>	Un solo genotipo de multiplicación vegetativa o apomíctica

Algunas variantes como las variedades Multilíneas son una derivación de las líneas puras con más de un genotipo homocigota para otorgarle plasticidad o tolerancia a distintas razas de patógenos, entre otros. Mientras que los Semihíbridos son variantes de los Híbridos en las que los cruzamientos no son totalmente controlados y se asemejan a una variedad Sintética. Una variante similar a las Multilíneas pueden encontrarse en variedades Multiclones.

Para la comprensión de las estructuras genéticas de especies nativas es necesario remitirse a Genética de Poblaciones y estudios de estructura de poblaciones.

ESTRUCTURA GENÉTICA

Se entiende por “estructura genética” de una población al tipo, cantidad y distribución de la variación genética presente en la misma, que se expresa en términos de frecuencias génicas o genotípicas. La cantidad y la distribución de la variación genética son las mismas en todas las plantas de los cultivares Híbridos (F_1), cultivares Líneas y cultivares Clones. En cambio, en los cultivares Poblaciones, cultivares Sintéticos, cultivares Multilíneas o Multiclones, la cantidad y distribución de la variación genética es diferente, desde unos pocos individuos distintos (genotipos) hasta llegar a algunos cultivares Poblaciones en alogamas con base genética muy amplia, donde todas las plantas de la población pueden ser genéticamente diferentes, aunque en equilibrio teórico de Hardy-Weinberg. En todas las variantes posibles, sin embargo, las plantas de los cultivares conservan características comunes y en equilibrio, que hacen a los mismos estables y homogéneos, diferentes a los ya existentes, y cumplen con la condición de ser una novedad comercial y tener una denominación. Esto último sintetiza los requerimientos para que una variedad vegetal (cultivar) pueda ser inscrita en el Registro Nacional de Cultivares del INASE (adherido a UPOV '78) y nótese la importancia que se le da a la estabilidad y a la homogeneidad de los cultivares.

Muchas de las poblaciones de plantas nativas se asemejan a los cultivares Poblaciones en cuanto a estructura genética y variabilidad.

CARACTERES ECOFISIOLÓGICOS

Ante la variación y complejidad descripta más arriba, el aporte de la ecofisiología es necesario y central. En espe-

cial, para describir, clasificar y explicar cómo se comportan las plantas de un cultivo en una situación particular. Y esa situación particular puede ser puntual y específica para un genotipo o tener una aplicación más amplia, que dependerá principalmente de la estructura genética de la población en estudio (uno de los cinco tipos de cultivares ya mencionados en el Cuadro 1) y de la especificidad o amplitud del carácter ecofisiológico en cuestión que se desarrollará más adelante. A su vez, puede haber genes con efectos antagónicos fuertemente ligados o genes con efectos pleiotrópicos que pueden afectar dos o más caracteres a la vez. Esos genes pleiotrópicos son los determinantes de efectos fisiológicos complejos sobre el rendimiento, calidad, tolerancia a estreses bióticos y abióticos y muchos caracteres más de importancia agronómica. El rendimiento, tal vez el factor más importante en todos los cultivos, está determinado por numerosos genes (herencia poligénica) que están distribuidos en diferentes cromosomas y con efectos genéticos de lo más variables.

El desarrollo ontogénico de un vegetal se corresponde con un conjunto de fenómenos morfológicos y fisiológicos que se dan en un orden preciso acorde a la información genética de cada individuo y la agronomía como ciencia describe, clasifica y explica mediante la ecofisiología para sentar las bases del manejo agronómico (Tourte 2002). Y el mejoramiento genético junto a la ecofisiología son las disciplinas para lograr mayor producción de los cultivos con sustentabilidad

La interrelación entre Ecofisiología y Genética se analizará en los párrafos siguientes como una forma práctica para incrementar el rendimiento y la calidad de los cultivos y la adaptación de los mismos a condiciones ambientales específicas.

ECOFISIOLOGÍA, MANEJO DE CULTIVOS Y FITOMEJORAMIENTO

Los principales cultivos pueden ser agrupados por sus similitudes o diferencias en base al tipo de cultivar utilizado (ver Cuadro 1) y a las particularidades de la “semilla” (en sentido amplio de órgano reproductivo) utilizada para la multiplicación con un manejo agronómico estándar. En todas esas especies y sus respectivos cultivares hay una estructura genética particular, que el mejorador consecutivamente tiene presente desde que selecciona a los fenotipos en la colección base de selección hasta que obtiene e

inscribe un nuevo cultivar. De igual modo, un ecofisiólogo que estudia caracteres fisiológicos o interacciones del cultivo con factores ambientales, debería tener presente esas estructuras genéticas en el momento que elige los materiales de estudio (tipos morfológicos, cultivares o genotipos) y cuando obtiene sus conclusiones y recomendaciones, ya que los mismos determinarán los alcances de su estudio. Hasta ahora se mencionaron los cultivos, pero lo mismo ocurre, por ejemplo con las estructuras genéticas de las poblaciones de árboles nativos o en silvicultura. Aquí, nuevamente como se mencionó para los cultivos agrícolas más importantes, el ecofisiólogo deberá considerar las estructuras poblacionales con su variabilidad genética en los materiales estudiados, para obtener sus conclusiones y facilitar recomendaciones a la silvicultura.

Veremos primero algunos ejemplos en cultivos extensivos de importancia agronómica y más adelante las diferencias con otros, como los silvopastoriles o los intensivos. Si en algunos de los cultivos importantes nos remontáramos a la especie, siguiéramos con la variedad botánica y llegaríamos a la variedad cultivada (cultivar o variedad), veríamos claramente cómo serían los alcances y las limitaciones de los caracteres agronómicos como los morfofisiológicos si los asociáramos al nivel jerárquico o a la unidad experimental en la que se haya realizado el estudio. Así, por ejemplo, Andrade (2005) refiriéndose a las especies en las que desarrollaron sus investigaciones en Ecofisiología, concluye: "Características morfofisiológicas de cada especie determinan la ubicación precisa de estas etapas críticas en el ciclo ontogénico" refiriéndose a las etapas críticas del ciclo ontogénico en las principales especies cultivadas de la región. Basado en los resultados, continúa, encontraron una estrecha correlación positiva entre el rendimiento en grano y el estado fisiológico de los cultivos durante determinados períodos. Este ejemplo es representativo de un alcance amplio de los resultados y en buena medida abarca a casi todos los cultivares de cada cultivo en estudio, al menos como lo describe el autor y como se desprende de la bibliografía de los trabajos de su grupo. En síntesis, esas características morfofisiológicas a las que se refirió Andrade (2005), son más dependientes de especie que dependientes de población (población en el sentido de estructura genética o conjunto de individuos) y por ello tienen un alcance tan amplio que involucra a la especie. En el otro extremo están los estudios que involucran a un solo genotipo, comúnmente a híbridos, líneas o clones de las más variadas especies, que el obtentor quiere evaluar

ecofisiológicamente y donde la trascendencia del estudio se remite a un paquete tecnológico agronómico esencial para conocer y difundir el cultivar.

Otro tipo de ensayos de la ecofisiología considera especies que difieren en la plasticidad vegetativa y en la respuesta del rendimiento reproductivo cuando la cantidad de recursos disponibles por individuo varía. Es conocido que hay especies más plásticas que otras (el mismo genotipo adoptando más de un fenotipo), especialmente para algunos caracteres morfofisiológicos particulares. También se conoce que dentro de cada especie hay distintos grados de plasticidad para los mismos caracteres (cultivares dentro de especies), aunque en mucho menor grado que entre especies. Ese menor grado de variabilidad, más compleja para detectarla y fijarla, es justamente uno de los mayores desafíos para los mejoradores. Este ejemplo de plasticidad, entonces, agrupa un fenómeno para dos entidades jerárquicas (1.-entre especies y 2.-cultivares dentro de especies) y permite nuevamente advertir sobre las interpretaciones y alcances entre especies y dentro de especies, cuando de caracteres morfofisiológicos se trate.

Es bastante frecuente en la evaluación agronómica que dentro de una misma especie se evalúen germoplasmas de distinto ciclo ya que tienen consecuencias productivas y de adaptación a diferentes ambientes en especial asociados a períodos críticos. El comentario que haré desde la Genética o el mejoramiento, en la misma línea de lo que estamos analizando, es remarcar que el ciclo es una característica de peso que diferencia al fenotipo, pero que generalmente no todos los materiales del mismo ciclo se comportan de igual manera. Eso determina que el desafío para el mejorador sea encontrar esas diferencias en el germoplasma disponible de un mismo ciclo, los denominados individuos transgresivos. Para ello será necesario detectar comportamientos diferentes dentro de cada ciclo para poder obtener así individuos transgresivos para esos caracteres, que podrán ser la base de nuevos cultivares.

En el siguiente ejemplo en girasol, de alcance más específico, trabajando con 18 líneas endocriadas y refiriéndose a la variabilidad genética, Pereyra Irujo et al (2008) estudiaron la identificación y cuantificación de esa variabilidad para la respuesta del crecimiento foliar al déficit hídrico para proveer de fuentes de tolerancia a estrés hídrico compatibles con distintos sistemas agrícolas. El objetivo de ese trabajo en un grupo de 18 genotipos de girasol, fue analizar la respuesta del crecimiento foliar al déficit hídrico con el fin de identificar y describir

cuantitativamente las fuentes de variabilidad genética para ese carácter. Con respecto al título del trabajo que incluyó el término variabilidad genética en girasol, es necesario hacer algunas aclaraciones ampliatorias antes de analizar la estructura genética involucrada. La variabilidad genética no es más que la medición de la variabilidad en el seno de una población de genotipos (sólo las líneas endocriadas de este estudio), con algunos contrastantes para el carácter, para hacer más evidentes las diferencias y sus causas. Es decir hacer intervenir genotipos para medir la supuesta variabilidad y asociar, con metodología adecuada, la mayor parte de las divergencias a las diferencias entre genotipos. Ese trabajo dividido en cuatro partes comenzó evaluando las 18 líneas hasta evaluar detalladamente al final sólo las dos más contrastantes en la respuesta a la tasa de crecimiento foliar y duración. En ese aspecto, el trabajo pretendió obtener diferencias en el comportamiento a esos caracteres ecofisiológicos entre genotipos o entre grupos de genotipos de girasol, y sólo en 18 o finalmente dos genotipos de girasol. Conviene remarcar que según el germoplasma de origen (también denominado fuente de tolerancia en ecofisiología), los genotipos tuvieron comportamientos más o menos estables, más o menos constantes y más o menos variables según las condiciones del experimento. En esas condiciones y sin entrar en detalle, están asociadas acciones génicas particulares en los genotipos y el valor “per se” de los mismos. Este análisis de ese trabajo, pretende hacer notar la complejidad y particularidad de los fenómenos en los que están involucrados genotipos y advertir, que quien utiliza y aplica estos resultados de la medición de caracteres ecofisiológicos no puede inferir o extrapolar más allá de lo que representan los genotipos del estudio con sus interacciones y condiciones ambientales particulares. Si esos genotipos del estudio fueran líneas paternas de híbridos, no aportarían más que un valor “per se” para los caracteres estudiados y un valor de la aptitud combinatoria general (ACG). Pero ya en el híbrido, la Aptitud Combinatoria Específica (ACE) pasa a ser el parámetro determinante y su estimación revelará efectos génicos epistáticos, o sea de interacción entre genes, que podrían ser diferentes a los medidos en los genotipos paternos (valores “per se”) para muchos caracteres agronómicos importantes. Y en consecuencia, habrá que evaluar nuevamente al híbrido para esos caracteres si se quiere saber con precisión el comportamiento del mismo en su interacción con ambientes diversos. Los autores concluyeron acorde a esto último, expresando

que las líneas deberían ser combinadas para aumentar la variabilidad en la respuesta positiva al déficit hídrico en girasol. Estamos ante un claro ejemplo de que el estudio de líneas homocigotas en alógamas significa un avance para clasificar y conocer genotipos paternos, pero que el híbrido comercial es una entidad jerárquica y agronómica diferente y que el comportamiento agronómico basado en características ecofisiológicas deberá estar referido a ese híbrido particular.

Lo analizado hasta aquí se puede aplicar tanto a cultivos extensivos como intensivos. En general en los cultivos extensivos las características agroecológicas del país hacen que se presenten condiciones subóptimas de humedad y temperatura en etapas críticas del cultivo. Es por ello que la interacción genotipo-ambiente ha sido muy estudiada tanto para el manejo agronómico y los modelos de simulación como para la selección y el mejoramiento genético. Conviene resaltar aquí que la interacción genotipo-ambiente por sus características y análisis tiene un componente biométrico importante que permite inferir sobre el manejo agronómico y sobre el mejoramiento del cultivo. Para los cultivos intensivos con condiciones más estables de humedad y temperatura, los caracteres ecofisiológicos y sus interacciones tienen más que ver con calidades diferenciales de los productos, precocidad y producciones “primicias”, caracteres organolépticos y utilización industrial, aunque la relación entre estructuras genéticas y caracteres ecofisiológicos son las mismas. Para sistemas forestales Kramer (1986) hizo una revisión sobre el rol de la fisiología y afirmó que aunque se haya acumulado una gran cantidad de información sobre la fisiología de los árboles la contribución a la silvicultura fue menor a la esperada. En relación al objetivo del presente trabajo, en un gráfico mostró la relación del potencial genético de los programas de mejoramiento forestal, los factores ambientales bióticos, abióticos y de manejo y los procesos fisiológicos desde el nivel celular hasta el nivel del árbol. También planteó que los genetistas proporcionaran genotipos con una combinación más eficiente para los procesos fisiológicos esenciales. Esto reafirma lo ya señalado sobre la interrelación entre Ecofisiología y Genética que resulta generalizada para todo tipo de cultivos y sistemas productivos agronómicos. Y nuestro trabajo se concibió poniendo énfasis en las estructuras genéticas de esas diferentes poblaciones de plantas, ya que no siempre se consideran las estructuras genéticas cuando se estudian caracteres ecofisiológicos

Un párrafo aparte merece el aporte realizado por el

mejoramiento genético para el rendimiento de los cultivos con la ayuda de las bases conceptuales de la ecofisiología. El aporte del mejoramiento se dio con nuevos y mejores cultivares con ganancias genéticas realizadas por selección mendeliana, con herencias poligénicas complejas que con el aporte de la biometría, los criterios de selección y el “ojo” del mejorador se fijaron en mejores genotipos. Y esto seguirá como eje del mejoramiento hacia adelante, aunque cada vez con más aportes de herramientas biotecnológicas, que cambiarán la magnitud y los alcances del mejoramiento pero no su esencia, ni tampoco los conceptos aquí vertidos.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra Elsa Camadro como editora de la Revista por permitirme desarrollar este trabajo de opinión y por su constante apoyo. También agradezco las oportunas sugerencias de los revisores.

BIBLIOGRAFÍA

Andrade F.H. 2005 Nuestras contribuciones a la Ecofisiología de Cultivos. Sociedad Argentina de Fisiología Vegetal. 6pp. www.safv.com.ar/Andrade0705.pdf

Gallais, 1990. Théorie de la Sélection en amélioration des plantes. Masson. Paris. 588 pp.

Instituto Nacional de Semillas (INASE).
<http://www.inase.gov.ar>

Kramer P.J. 1986. The role of physiology in forestry. *Tree Physiology* 2, 1-16

Pereyra-Irujo G.A., Velázquez L., Lechner L. and Aguirrezábal L. A. N. 2008. Genetic variability for leaf growth rate and duration under water deficit in sunflower: analysis of responses at cell, organ, and plant level. *J. Exp. Bot.* 59: 8, 2221-2232

Tourte Y. 2002. Génie Génétique et Biotechnologies. Concepts, méthodes et applications agronomiques. 2^a edición. Dunod. 241 pp.