

ANÁLISIS DEL SISTEMA DE RENDIMIENTO PARA MEJORAR LA  
EFICIENCIA DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO POR MAYOR RENDIMIENTO

D.H. Wallace, P.N. Masaya, K.S. Yourstone, B.T. Scully

Los rendimientos de frijol varían marcadamente de siembra a siembra, lo cual indica la influencia ambiental. El rendimiento promedio no ha aumentado como ha ocurrido para muchos cultivos. La maximización de la capacidad genética por rendimiento requiere muchos ciclos repetitivos de una larga cadena de procedimientos. Cada ciclo requiere aproximadamente 10 o más generaciones y, por consiguiente, toma aproximadamente 10 o más años. En cada ciclo se deben utilizar todos los procedimientos que sean posibles para incrementar la ganancia genética. Se requiere un conocimiento profundo acerca del sistema de la planta que da origen al rendimiento.

De aquí se desprende una perspectiva incompleta y relativamente simple más una perspectiva holística y compleja del sistema del rendimiento. Para cada perspectiva, hay dos componentes complementarios casi aritméticamente integrados que responden por el rendimiento. Los dos procesos de los componentes de la perspectiva más simple son: I) la absorción de energía solar por las hojas más su conversión fotosintética en la máxima biomasa total de la planta; II) la distribución de una proporción optimizada de la biomasa hacia el rendimiento económico. La medida final de la acumulación de biomasa es el peso total de la planta a la madurez del cultivo. Una medida final de la distribución es el porcentaje de esta biomasa que constituye el rendimiento económico, i.e., el índice de cosecha. El rendimiento se obtiene multiplicando la biomasa total (componente del rendimiento I) por el índice de cosecha (componente II) (Figura 1). Esta

perspectiva sencilla se enfoca exclusivamente en los procesos de los componentes del rendimiento I y II.

El fundamento de la perspectiva compleja es la misma acumulación de biomasa total (proceso del componente del rendimiento I) más la misma distribución de parte de la biomasa hacia el rendimiento (proceso del componente II). La totalidad del sistema de rendimiento se integra enfocándose en el uso total del tiempo que hace la planta para completar ambos procesos. La medida final del tercer componente de rendimiento es la duración de tiempo utilizada (requerida) por el cultivar (genotipo) para desarrollarse desde una semilla recién sembrada hasta el cultivo maduro en la cosecha. Esta es la duración del crecimiento de la planta. Se simboliza como el componente de rendimiento I(DT) con el superíndice DT, indicando la duración del tiempo. I(DT) sustituye al componente I en el cómputo aritmético del rendimiento (compárese la Figura 2 con la Figura 1). El cuarto componente del rendimiento es la cantidad diaria promedio de la biomasa total acumulada, calculada durante la duración del crecimiento (I(DT), la cual se distribuye a los órganos de la planta que se convierten en rendimiento. Este se simboliza como el componente II(TD), con el superíndice(TD) que representa la tasa de distribución. II (TD) sustituye al componente II en el cómputo aritmético del origen del rendimiento (compárese la Figura 2 con la Figura 1). Multiplicando la duración del crecimiento en días (I(DT)) por la tasa promedio de distribución diaria (II(TD)) se obtiene el rendimiento (Figura 2). Los componentes II y II(TD) son medidas finales de la distribución de parte del peso total de la planta hacia el rendimiento.

A continuación se explica el significado fisiológico de II(TD) y I(DT). II(TD) se convierte en el numerador en cualquier cálculo de la tasa de

crecimiento relativo promedio (ganancia de peso por unidad de peso ya existente) de los órganos de la planta que se convierten en rendimiento. II(TD) es integral y, en un sentido práctico, casi sinónimo del proceso final de acumulación de rendimiento en sí mismo. Los días hasta la madurez (I(DT)) es un lapso de tiempo económicamente significativo, además de ser la duración de tiempo fisiológicamente significativa del crecimiento de la planta. El tiempo en el cual se inicia la distribución del crecimiento reproductivo, en combinación con la tasa de distribución, determina fuertemente (pero parcialmente) los días hasta la floración de un cultivar, su tasa de llenado de semillas y sus días hasta la madurez. Estos usos del tiempo por la planta, incluyendo su fuerte (pero parcial) control por parte de los genes del fotoperíodo y por la duración del día y la temperatura, establecen en gran medida la adaptación del genotipo (del cultivar) a la localización geográfica de cultivo. Esto afecta el rendimiento de múltiples maneras. Al integrar la duración del tiempo (I(DT)) y la tasa de acumulación del rendimiento (II(TD)) desde el punto de vista de la totalidad del sistema de rendimiento, se obtiene una perspectiva completa de la expresión del rendimiento en términos de la relación biomasa/tiempo/tasa/adaptación.

El enfoque del sistema de rendimiento como un todo (Figura 2) se origina del desarrollo de un análisis del sistema de rendimiento como un procedimiento adjunto fácil de lograr y a bajo costo, ligado a los ensayos de rendimiento. Su objetivo es medir para cada genotipo (cultivar) en los ensayos de rendimiento, la contribución al rendimiento por parte o la totalidad de los componentes fisiológicos-genéticos del rendimiento casi totalmente integrados. Los componentes casi totalmente integrados son

aquellos que han incorporado en ellos los efectos de numerosos subcomponentes. Siendo productos del sistema, siempre afectan el rendimiento.

La cadena de procedimientos que constituye un ciclo de mejoramiento genético incluye: la colección y selección de germoplasma parental; el cruzamiento de progenitores para crear nueva variabilidad genética; la selección de los genotipos segregados que presentan superioridad por características esenciales y por características de calidad deseadas; la evaluación de ensayos de rendimiento; y la selección por rendimiento. La unión de los análisis del sistema de rendimiento con los ensayos de rendimiento permite una cuarta selección por los componentes fisiológico-genéticos del rendimiento.

Cada procedimiento de selección involucra diferentes medidas y criterios. Cada decisión de selección debe equilibrarse contra las otras. Por ejemplo, para ser utilizado comercialmente, un genotipo de alto rendimiento también debe poseer genes que proporcionen todas las características de calidad esenciales. Los genotipos de alto rendimiento sin estas características presentan gran potencial, aunque limitado, para su utilización como progenitores. Es posible que los genes de calidad tengan que provenir de los progenitores de bajo rendimiento. Si una línea de bajo rendimiento es el genotipo superior para un componente fisiológico-genético del rendimiento, pero es deficiente en otros, tiene potencial esencial como progenitor, aunque limitado. El fundamento genético total para el rendimiento proviene del germoplasma parental. El avance en máximo rendimiento exige que este banco de genes permita un rango de niveles

superiores para cada uno de los componentes fisiológicos-genéticos del rendimiento. La selección de germoplasma parental debe utilizar un análisis del sistema de rendimiento que sea tan completo y económico como sea factible.

El mérito adquirido por cultivares comerciales como consecuencia de la repetición continua de su cultivo y de su evaluación por rendimiento y su comparación con progenies en generaciones avanzadas, proporciona criterios para seleccionar germoplasma parental. A costo mínimo, un análisis del sistema de rendimiento unido a los actuales ensayos de rendimiento puede determinar cuál de estos genotipos mejor conocidos expresan niveles superiores de cada uno de los principales componentes fisiológicos-genéticos del rendimiento. La obtención de esta información de todos los genotipos de los ensayos de cada año o estación, seguida por el cruzamiento de germoplasma superior después de cada ciclo de selección, trae consigo al mismo banco de genes los "genes de rendimiento" mejor reconocidos y recombina los componentes del rendimiento (genes) en nuevos genotipos, algunos de los cuales elevarán la capacidad genética del rendimiento. La repetición de esto año tras año progresivamente aumentará el nivel expresado de cada componente del rendimiento para mejorar el fundamento genético hacia la obtención de un mayor rendimiento. La efectividad del costo a corto y largo plazo dictamina que la selección de progenitores incluya, en cuanto sea posible, todos los componentes del rendimiento y todas las características de calidad que determinan la utilidad comercial. La selección dentro del continuo de progenies de bajo a alto rendimiento a partir de cruces es una tarea muy difícil en comparación con la selección

de progenitores. Esta requiere esfuerzo mínimo por genotipo, con diferenciación de las capacidades de rendimiento y las características de calidad del máximo número de progenies que puedan manejarse. Cada progenie F2 (plantas) representa un genotipo nuevo y desconocido para el cual no existe información acumulada. Otra complicación adicional es que la mayoría de las selecciones continúan segregando. Sus progenies se asemejan pero difieren de las plantas seleccionadas. La necesidad es la de descartar aquellas plantas de la generación F2 a F4 que sólo tendrán progenies de bajo rendimiento en las generaciones F5 más homocigotas (verdadero mejoramiento genético) y en generaciones posteriores. Si esto se logra confiablemente, en los ensayos de rendimiento repetidos que son costosos, sólo tendrán que diferenciarse aquellas progenies de generaciones avanzadas que produzcan rendimiento moderado, alto y muy alto.

Una mayor efectividad de la selección de progenies, como lo es la selección parental, exige un mejor entendimiento del sistema de rendimiento como un todo. La selección en generaciones tempranas puede ser más efectiva si se entiende la razón por la cual la antigua selección por rendimiento en sí generalmente ha avanzado el índice de cosecha sin avanzar el peso total de la planta. Por el contrario, por qué con frecuencia la selección por índice de cosecha solamente reduce en vez de aumenta el rendimiento? Por qué el menor rendimiento también resulta de la selección por peso total de la planta solamente? Los pocos análisis del sistema de rendimiento realizados hasta la fecha en unos pocos ambientes comienzan a elucidar dichas correlaciones inversas o positivas entre los componentes fisiológicos-genéticos del rendimiento. Ya sea que se utilicen los análisis del sistema de rendimiento más parciales o más completos, tal como

se describirá más adelante, debe considerar la forma como un mayor conocimiento acerca del sistema total de rendimiento ayudará a los esfuerzos del mejoramiento genético inmediatos y futuros, en ambientes tanto locales como diversos (localidades). Al igual que la selección de germoplasma parental, el elucidar el sistema de rendimiento puede lograrse más efectivamente en costos utilizando los actuales ensayos de rendimiento.

El análisis del sistema de rendimiento compara rápidamente muchos genotipos (cultivares o líneas genéticas) por la contribución relativa al rendimiento por parte de los cuatro componentes principales del rendimiento (I, II, I(DT), II(TD)) y por parte o todas las cinco características del sistema de rendimiento estrechamente relacionadas, indicadas más adelante. Cada una de las nueve características constituye un componente principal del rendimiento (Figura 3), debido a que integra muchos de los miles de procesos fisiológicos-genéticos que dan origen al rendimiento. Cada una es un resultado del sistema de rendimiento. Cada una siempre afecta al rendimiento (Figuras 1, 2 y 3).

Las contribuciones relativas al rendimiento por el peso total de la planta (componente I) vs. por el índice de cosecha (componente II) (Figura 1) y por los días hasta la madurez (componente I(DT)) vs. por el peso de la semilla acumulado por día (II(TD)) (Figura 2), cambiará de siembra a siembra o de estación a estación o de año a año (Cuadro 1). Con experiencia, esta variación indicará la influencia ambiental en el rendimiento. Es decir, el peso total acumulado causará la mayor variación en el rendimiento cuando los factores ambientales tales como la sequía y la infección por virus sean el control predominante; el índice de cosecha

complementario y los días hasta la madurez y el peso de semilla por día causarán la mayor variación cuando la longitud del día o la temperatura sean los factores que más influyan en el rendimiento. Queda mucho por aprender acerca de estos aspectos.

Un análisis completo del sistema de rendimiento adquiere casi la máxima información acerca de las bases fisiológicas-genéticas de la variación en rendimiento de los genotipos (cultivares) en un ensayo de rendimiento. Un análisis completo requiere mediciones antes de la cosecha sobre los días hasta la floración y mediciones a la cosecha sobre el peso de la semilla, biomasa de la planta y días hasta la madurez. Estas cuatro características del sistema de rendimiento más cinco que se calculan a partir de ellas (véase desde la 1 hasta la 9 a continuación) cumplen los siguientes cuatro objetivos del análisis del sistema de rendimiento.

OBJETIVO I DEL ANALISIS DE SISTEMA DE RENDIMIENTO. Medición de la biomasa de la planta y de su tasa de acumulación.

1) Biomasa de la Planta a la Madurez (componente del rendimiento I). Este es el punto final integrado de todo el crecimiento vegetativo. La mayoría de las hojas presentan senescencia y se caen antes de la madurez. Para hacer las comparaciones de genotipos que se necesitan para seleccionar el germoplasma superior que se utilizará como progenitor, las hojas caídas no deben recuperarse. Los pesos de las partes aéreas restantes se correlacionan altamente con la biomasa total real. La remoción de las hojas aún adheridas, facilita hacer comparaciones uniformes y precisas entre cultivares, debido a que la necesidad del mejoramiento genético es seleccionar varios genotipos

superiores por cada componente y característica del sistema de rendimiento. Los objetivos del mejoramiento no requieren identificar el genotipo único más superior. La selección de varios de los mejores genotipos por cada componente principal proporciona la variabilidad genética entre progenitores que requiere el avance en rendimiento. La colección de las hojas caídas y las raíces que se separan al momento de la cosecha constituyen labores costosas e innecesarias para propósitos del mejoramiento genético. Dicha exactitud se adicionará a la precisión de la información fisiológico-genética.

- 2) Biomasa Acumulada por Día del Crecimiento de la Planta. Esto se refiere a la tasa de crecimiento del cultivo. Mide la fotosíntesis neta por unidad de área por unidad de tiempo. El cálculo de esta tasa facilita la comparación entre cultivares de contribuciones complementarias a la biomasa por duraciones de crecimiento cortas o largas vs. tasas bajas o altas de acumulación de biomasa.

OBJETIVO II DEL ANALISIS DEL SISTEMA DE RENDIMIENTO. Medición de la Distribución al Rendimiento Económico.

- 3) Índice de Cosecha (componente del rendimiento II). Este se refiere al porcentaje de la biomasa de la planta que corresponde a la semilla u otro rendimiento económico. Es un punto final integrado de la distribución del rendimiento. Como el fotoperíodo controla la distribución hacia el rendimiento, i.e., controla el crecimiento reproductivo, el índice de cosecha se correlaciona negativamente con los días hasta la floración, los días hasta la madurez y, con frecuencia, con la biomasa total (Cuadro 1).

4) Peso de Semilla Acumulado por Día de Crecimiento de la Planta (componente II(TD)). Este mide la tasa cuantitativa de distribución del rendimiento, promediada a través de dicho tiempo fisiológica y económicamente significativo representado por los días desde la siembra hasta la madurez en la cosecha. Al igual que el índice de cosecha, es un punto final integrado de la distribución del rendimiento. Esta tasa de distribución establece la tasa de crecimiento relativo de los órganos de la planta que constituyen el rendimiento, i.e., corresponde a la tasa de la acumulación del rendimiento en sí mismo. La duración del tiempo es mayor que el proceso real de distribución. Sin embargo, desde puntos de vista múltiples (económico, fisiológico-genético y adaptación de la planta), esta es la característica más altamente integrada y la más informativa de las nueve características del sistema de rendimiento. Las diferencias en las tasas promedio de distribución entre genotipos (cultivares) se correlacionarán suficientemente con las tasas de distribución real durante los días de llenado de la semilla, como para permitir la selección de los diversos genotipos (cultivares) con superioridad en términos de su distribución hacia el rendimiento.

5) Peso de Semilla Acumulado por Día del Llenado de Semilla. Este mide la tasa promedio de distribución del rendimiento durante la duración real del llenado de la semilla.

OBJETIVO III DEL ANALISIS DEL SISTEMA DE RENDIMIENTO. Medición del Rendimiento Económico.

6) Peso de Semilla. Este es el rendimiento de un cultivo de semilla. La cuantificación del rendimiento para establecer el mérito económico de

diferentes cultivares (genotipo) es el propósito de los ensayos de rendimiento. El peso de la semilla acumulado por día del crecimiento de la planta es una posible manera para medir el mérito económico. Una medida más precisa de la tasa fisiológica real de la acumulación del rendimiento en sí es el peso de semilla acumulado por día de llenado de la semilla. Ambas medidas corresponden con la tasa de distribución de parte de la biomasa total hacia el rendimiento. Son, respectivamente, las tasas de distribución designadas como las características del sistema de rendimiento #4 (componente del rendimiento II(TD)) y #5.

OBJETIVO IV DEL ANALISIS DEL SISTEMA DE RENDIMIENTO. Medición de las Duraciones de Tiempo usadas (requeridas) por la Planta para Lograr las Diversas Etapas de Desarrollo que Conducen a la Expresión del Rendimiento.

7) Días hasta la Floración. El tiempo es un recurso insumo, al igual que los fertilizantes, los pesticidas, el agua, la energía, etc. Al igual que otros insumos, el uso del tiempo por la planta debe manejarse. El manejo disponible es seleccionar genotipos que adapten el cultivar al ambiente.

8) Días hasta la Madurez (componente del rendimiento I(DT)). La adaptación de un cultivar está fuertemente determinada por el tiempo que utiliza (necesita) el cultivar para desarrollarse hasta la madurez en la cosecha. Este uso del tiempo y la adaptación y el rendimiento resultante están fuertemente determinados por los genes del fotoperíodo del cultivar más la duración del día, más la temperatura; este complejo regulador de tres factores controla fuertemente el tiempo utilizado (requerido) por la planta para desarrollarse hasta la floración, para

llenar la semilla y para desarrollarse hasta la madurez de cosecha. Para maximizar el rendimiento, estas duraciones de tiempo expresadas deben adaptar exclusivamente el cultivar a la duración de la estación de crecimiento proporcionada por los extremos de humedad y/o temperatura de la localidad geográfica de cultivo.

9) Días hasta el Llenado de la Semilla. Esta medida se refiere a los días hasta la madurez menos los días hasta la floración.

La medición directa de la quinta característica --la biomasa al momento de la floración (además del peso total de la planta, el rendimiento o peso de la semilla, los días hasta la floración, los días hasta la madurez) -- facilita la medición precisa de la biomasa acumulada durante la duración de tiempo del llenado de la semilla y de la tasa de distribución real durante el llenado de la semilla (crecimiento reproductivo) vs. la biomasa total (crecimiento vegetativo continuado) durante este tiempo. Esta es información que está más allá de las nueve características listadas para el sistema de rendimiento, de tal manera que es un análisis aumentado del sistema de rendimiento. Esta puede proporcionar conocimiento acerca del sistema de rendimiento total que facilitará la selección tanto de progenitores como de progenies.

Si no se miden los días hasta la floración, no pueden calcularse los días hasta el llenado de semilla y el peso de la semilla acumulado por día del llenado de la semilla. Este se convierte en un análisis parcial del sistema de rendimiento. Facilita comparaciones genéticas para seis de las nueve características del sistema de rendimiento.

El análisis del sistema de rendimiento más parcial y más fácil de lograr requiere la medición directa solamente del peso de la semilla (rendimiento económico) y de los días entre la siembra y la madurez (componente del rendimiento I(DT)). Este facilita el cálculo solamente del peso promedio de la semilla acumulado por día del crecimiento de la planta (componente del rendimiento II(TD)). Sin embargo, las diferencias entre cultivares (genéticas) en el componente II(TD) integran cualquier efecto en el rendimiento por: a) la duración del tiempo de la acumulación de biomasa (componente del rendimiento I(DT)); b) la tasa diaria de este proceso de acumulación de biomasa total; c) todos los controles genéticos más los controles ambientales en la proporción de la acumulación diaria de biomasa que se distribuye hacia el rendimiento; y d) por el efecto combinado de a, b y c en la adaptación del genotipo a la localidad de cultivo. La integración de todos estos efectos en el peso de la semilla por día (II(TD)) está indicada por la correlación generalmente alta y también altamente positiva y significativa del componente II(TD) con los componentes rendimiento, peso total de la planta, índice de cosecha y peso promedio total de la planta acumulado por día (Cuadro 1). La representación de la totalidad del sistema por el componente II(TD) está indicado aún más por su correlación similarmente alta y altamente significativa pero siempre negativa con los días hasta la madurez (Cuadro 1). Con toda esta información biológica integrada en el componente II(TD), la medición del rendimiento y de los días hasta la madurez y solo el cálculo del peso de semilla acumulado por día (II(TD)) constituye un análisis integrado del sistema de rendimiento. Se puede comparar un gran número de genotipos por el componente II(TD) con el mínimo de esfuerzo.

El documento acompañante (Masaya, White, Wallace, este simposio) indica que la selección por peso de semilla por día (componente del rendimiento II(TD)) ofrece una selección más efectiva en generaciones tempranas que las comparaciones visuales o la selección por rendimiento en sí mismo. El enfoque del sistema global de rendimiento a partir de los análisis incompletos del sistema de rendimiento (Cuadro 1) indica el por qué debe esperarse ésto. La selección por rendimiento solamente, no diferencia, cuantifica o selecciona con base en el uso del tiempo que hace la planta, i.e., no incluye una medición directa del efecto de la adaptación del cultivar en el rendimiento. Las relaciones biomasa/tiempo/tasa/adaptación del sistema global con el rendimiento elucidadas por el análisis del sistema de rendimiento indican que el complejo genotipo-duración del día-temperatura controla simultáneamente 1) la distribución del rendimiento, 2) los días hasta la madurez, 3) la adaptación y 4) la tasa de acumulación del rendimiento (Figura 3). Los datos indican que todos cuatro están fuertemente (pero parcialmente) controlados por la actividad de los genes del fotoperíodo. Es decir, todos los cuatro resultan del mismo proceso biológico. Como consecuencia de esta causa biológica común, más una relación estrecha con la tasa de acumulación de biomasa total (la tasa de crecimiento del cultivo, i.e. la tasa integrada de fotosíntesis), todas las comparaciones entre pares de las nueve características del sistema de rendimiento casi siempre muestran correlación. Las correlaciones generalmente son significativa y consistentemente negativas o positivas y pueden cambiar con la duración del día y la temperatura. El saber cuáles componentes del rendimiento se correlacionan positivamente y cuáles negativamente y el saber las relaciones que existen con el genotipo, la

duración del día y la temperatura, es esencial para un mejor uso de los componentes del rendimiento a fin de mejorar la eficiencia del mejoramiento genético por un rendimiento superior.

La selección dentro de progenies segregantes por un componente particular del rendimiento, ya sea un componente morfológico, fisiológico o de adaptación, con frecuencia ofrece un avance en rendimiento limitado o nulo. La compensación inversa debido a una correlación negativa se ilustra de la siguiente manera. La selección en la generación F2 o F3 por índice de cosecha (componente del rendimiento II) aumentó ligeramente la proporción de progenies de bajo rendimiento, en lugar de aumentar la proporción de progenies de alto rendimiento (Masaya, White, Masaya, este simposio). La selección intensa por índice de cosecha en soya también redujo los rendimientos de la progenie ( ). Este efecto negativo en el rendimiento debido a la selección por el índice de cosecha ocurre pese a que en selecciones pasadas por rendimiento en sí mismo casi siempre se había aumentado el índice de cosecha (componente del rendimiento II) sin aumentar el peso total de la planta (componente I). La mejor capacidad genética de rendimiento ocurre debido a la correlación biológica negativa creada (Figura 1; Cuadro 1) entre el índice de cosecha (componente del rendimiento II) y los días hasta la madurez (componente I(DT)). La selección únicamente por el índice de cosecha generalmente reducirá los días hasta la madurez, disminuyendo así el peso total de la planta y tendiendo a reducir el rendimiento, a la vez que un índice de cosecha mayor tiende a aumentarlo. La capacidad genética del rendimiento podría realmente disminuirse en lugar de aumentarse. La selección únicamente por

peso total de la planta también aumentó la proporción de segregantes de menor rendimiento (Masaya, While, Wallace, este simposio).

Los resultados de selecciones en generación temprana en frijol (Masaya, While, Wallace, este simposio) y las repetidas correlaciones negativas o positivas entre pares de componentes del rendimiento (Cuadro 1; Figuras 1, 2) indican que las ganancias en rendimiento serán mayores u ocurrirán más rápidamente si se hace selección simultánea por cada uno de los componentes del rendimiento casi totalmente integrados. El mérito de seleccionar los progenitores mediante sus componentes del rendimiento, se ilustra de la siguiente manera. En 1967, antes que se reconociera la función del fotoperíodo en el control de la biomasa, se hizo un cruce para combinar un alto índice de cosecha de un cultivar precoz de bajo rendimiento con el alto peso total de la planta del cultivar New York de madurez tardía Redkote. En teoría, la combinación de estos dos componentes del rendimiento ofrece un 50 por ciento de ganancia en rendimiento. De ese cruce, el cultivar Redcloud fue liberado en 1973. Redcloud madura en 85 a 90 días y Redkote en 105 a 115 días, dependiendo de la temperatura de la estación. En lugar del 50% sugerido para la ganancia en rendimiento, Redcloud tiene el mismo rendimiento de semilla que Redkote de ciclo de crecimiento más prolongado, debido a un 17% más de acumulación de peso en la semilla por día del crecimiento de la planta (componente del rendimiento II(TD)) y el correspondiente índice de cosecha mayor (componente del rendimiento II). La biomasa total de Redkote excede a la de Redcloud, pero solamente debido a su mayor duración del crecimiento controlada por genes del fotoperíodo.

Un frijol derivado de una selección parental recurrente utilizando un análisis parcial del sistema de rendimiento, seguido por un cruce recurrente, más cruces para incrementar el número de semillas por vaina, ha superado en rendimiento a Redcloud y Redkote en un 19% durante seis años. Madura tres días más tarde que Redcloud. Su peso de semilla acumulado por día excede al de Redkote en un 37%. Este cultivar de alto rendimiento no puede utilizarse comercialmente debido a que carece de características de calidad requeridas para su enlatado. En New York, la madurez precoz generalmente ofrece mayor rendimiento que la madurez tardía. El rendimiento tiene una correlación ligeramente negativa con los días hasta la madurez. En 1984 se probó por primera vez una progenie que dio un 32 por ciento más de rendimiento que Redcloud y Redkote. Con una duración hasta la madurez intermedia de 95 días, su peso de semilla acumulado por día de crecimiento de la planta es 40 por ciento superior al de Redkote. El progreso continúa hacia la ganancia anticipada en rendimiento del 50 por ciento. Se requiere más experiencia con estos procedimientos de selección antes de sacar conclusiones finales.

La planeación de una estrategia de mejoramiento genética es auxiliada al comparar las contribuciones al rendimiento por cada parte de todos los cuatro principales componentes del rendimiento para todos los genotipos incluidos en los ensayos de rendimiento (Figuras 1 y 2). Observando las asociaciones genéticamente determinadas entre dos componentes que cuentan aritméticamente para el rendimiento (Figuras 1 y 2), se pueden identificar excepciones (diferentes combinaciones de los dos componentes del rendimiento, i.e., genotipos excepcionales) que ya dan altos rendimientos.

Sugiere las combinaciones que podrían mejorarse para dar rendimientos aún mayores.

Cuando ya se están realizando ensayos de rendimiento para medir el peso de la semilla (rendimiento económico), el costo adicional es mínimo para también medir la biomasa total de la planta, los días hasta la floración y los días hasta la madurez. Si todos estos parámetros se midieran en los ensayos de rendimiento con el fin de facilitar un análisis completo del sistema de rendimiento, entonces dentro de cada región geográfica todos los agrónomos, fisiólogos, patólogos, fitomejoradores, etc. que trabajan en un cultivo en una región geográfica podrían integrar sus datos de investigación para constituir un equipo interdisciplinario. El equipo podría: responder a preocupaciones agronómicas de los agricultores; seleccionar progenitores apropiados para cruces recurrentes; identificar genotipos con características que merecieran una investigación fisiológica-genética detallada respecto al rendimiento; adelantar la investigación fisiológica-genética detallada; hacer cruces y mejorar y seleccionar por mayor rendimiento. Con frecuencia se indica la necesidad de dicha investigación interdisciplinaria. En la práctica, los equipos con frecuencia han proseguido con la "investigación básica", en tanto que los agrónomos y fitomejoradores no han contribuido a la información del sistema de rendimiento a partir de ensayos de rendimiento que están fácilmente al alcance de ellos, debido a que se les consideraba como científicos dedicados a la investigación aplicada sin hacer parte de un equipo científico. Este concepto no utilizaba el enfoque del sistema de rendimiento global. La investigación que se abre e integra biología vegetal básica hasta aplicada es necesaria para maximizar la eficiencia del

mejoramiento por un rendimiento superior. Los esfuerzos de equipo para maximizar el mejoramiento genético del rendimiento también deben incorporar los intereses sobre plagas, nutrición de la planta y nutrición y calidad del alimento que le proporcionan aceptabilidad a las ganancias en rendimiento por parte del consumidor.

Es bien reconocido el hecho de que los genes del fotoperíodo interactuando con la duración del día y con la temperatura controlan fuertemente (pero parcialmente) la duración del tiempo utilizada (requerida) por un cultivar para desarrollarse hasta la floración y que ésta afecta la duración del tiempo usada (requerida) para desarrollarse hasta la madurez. Este es el control sobre el componente de rendimiento I(DT). Esta ponencia indica (véase también Kinet, 1985) que el control del fotoperíodo sobre la duración del tiempo usada (requerida) por la planta resulta debido a que el complejo regulador de tres factores (genes del fotoperíodo/duración del día/ temperatura) primero controla la tasa a la cual se distribuyen los asimilados para sostener el crecimiento reproductivo (componente del rendimiento II(TD)). A medida que comienza el crecimiento reproductivo, esto constituye un control sobre la tasa de crecimiento de las yemas florales. Las yemas hacia las cuales se distribuyen asimilados limitados crecen lentamente y utilizan (requieren) más días para desarrollarse hasta su capacidad de floración. Después de la floración, el control continuado sobre la tasa de distribución hacia las vainas y las semillas controla fuertemente (pero parcialmente) el número de días utilizados (requeridos) para desarrollarse hasta la madurez. Esta y la explicación en el siguiente párrafo sobre el control adicional sobre los días hasta la floración y la madurez por parte de otros genes y por la temperatura, ilustran que la

selección por un mayor rendimiento es una selección por una interacción positiva genotipo x ambiente. Queda mucho por aprender acerca de las complejidades del sistema de rendimiento.

En un rango de temperatura de 14 a 29 oC (diferentes altitudes) en Guatemala, los días hasta la floración del frijol respondieron con una curva de respuesta en forma de U (Figura 4). El nudo a florecer, que constituye una medida frecuentemente utilizada del efecto del fotoperíodo por la duración del día, se retrasa por cada aumento en la temperatura media (Figura 5). Esto indica que el aumento en la temperatura estimula el control negativo por parte de los genes sensibles al fotoperíodo sobre la distribución de asimilados (en un momento temprano o tardío determinado) hacia el crecimiento reproductivo (acumulación del rendimiento). Las mismas temperaturas en aumento simultáneamente estimulan la actividad de los genes que controlan los días requeridos para desarrollar un nudo (Figura 5). (La temperatura estimula de manera similar la actividad de casi todos los genes). La multiplicación de los días por nudo x el nudo a florecer da los días hasta la floración. Por consiguiente, ambos juegos de genes controlan el tiempo utilizado (requerido) para desarrollarse hasta la floración. Comenzando desde las menores temperaturas en las cuales se cultiva frijol, cada aumento de temperatura causa la disminución de los días hasta la floración. Esto ocurre debido a que la disminución en los días hasta la floración causada por la temperatura por la reducción en los días para desarrollar un nudo, es mayor que el aumento en los días por retraso en el nudo a florecer (Figura 5). Los dos efectos opuestos en los días hasta la floración se cancelan hasta la magnitud del efecto menor. A una temperatura intermedia, los dos efectos opuestos se vuelven iguales; se

cancelan exactamente para dar el menor número de días hasta la floración en la parte más baja de la curva de temperatura en forma de U de los días hasta la floración. Esta es la temperatura óptima para la floración (bajo una duración del día determinada) debido a que el desarrollo hasta la floración ocurre en su tasa más rápida. A temperaturas por encima de las óptimas, todo aumento en temperatura retrasa la floración. Esto ocurre debido a que el retraso en días por el retraso en nudos (i.e. por la actividad de los genes del fotoperíodo) es mayor que la reducción en días hasta la floración o la disminución en los días por nudo.

En la Figura 6 se ilustra un rango de interacciones de genotipos por sensibilidad al fotoperíodo x duración del día x temperatura. A temperaturas de campo entre 12 y 24 °C, los genotipos insensibles al fotoperíodo siempre presentan solo disminuciones en días hasta la floración a medida que aumenta la temperatura. En este mismo rango de temperaturas bajas a moderadas, los cultivares altamente sensibles al fotoperíodo despliegan el cambio en forma de U en los días hasta la floración bajo días cortos y presentan una curva en U más pronunciada bajo días largos. Los genotipos moderadamente sensibles al fotoperíodo sólo presentan disminuciones en días en este rango de temperaturas bajo días cortos, pero presentan el tipo de respuesta de floración en U a la temperatura bajo días largos. Todos los genotipos son sensibles al fotoperíodo si la duración del día se extiende suficientemente y/o si la temperatura se eleva lo suficiente (Figura 5).

Estas explicaciones de la fisiología/genética del sistema de rendimiento son menos que completas. Las interacciones descritas entre los componentes

del rendimiento algunas veces representan efectos correlacionados por los mismos genes y algunas veces representan interacciones entre diferentes subjuegos de genes. Los efectos interactuantes con la duración del día y la temperatura ocupan casi todos los aspectos de la expresión del rendimiento. El progreso logrado hacia un mejor entendimiento del sistema de rendimiento demuestra méritos para comenzar su estudio con componentes en el extremo final casi totalmente integrado del sistema de rendimiento y luego trabajando hacia atrás hacia los componentes más numerosos y menos totalmente integrados del sistema. Este enfoque es altamente benéfico para mejorar por un mayor rendimiento debido a que siempre ocurren relaciones causales entre el rendimiento y los resultados del sistema de rendimiento que son los principales componentes fisiológico-genéticos del rendimiento. Por el contrario, las interacciones aún más complejas ocultan las relaciones con el rendimiento de numerosos componentes de rendimiento que están ubicadas en posiciones iniciales o centrales dentro del sistema de rendimiento. Las heredabilidades de los resultados del sistema de rendimiento pueden ser bajas al igual que aquellas del rendimiento. Sin embargo, estas heredabilidades probablemente son mayores que aquellas de los componentes dentro del sistema de rendimiento.

eld. Plant Breeding Reviews 3:21-167.

blications in preparation.

Masaya, P.N., and D.H. Wallace. 1987. A gene action model for daylength and temperature modulations of expressivity by photoperiod sensitive genes.

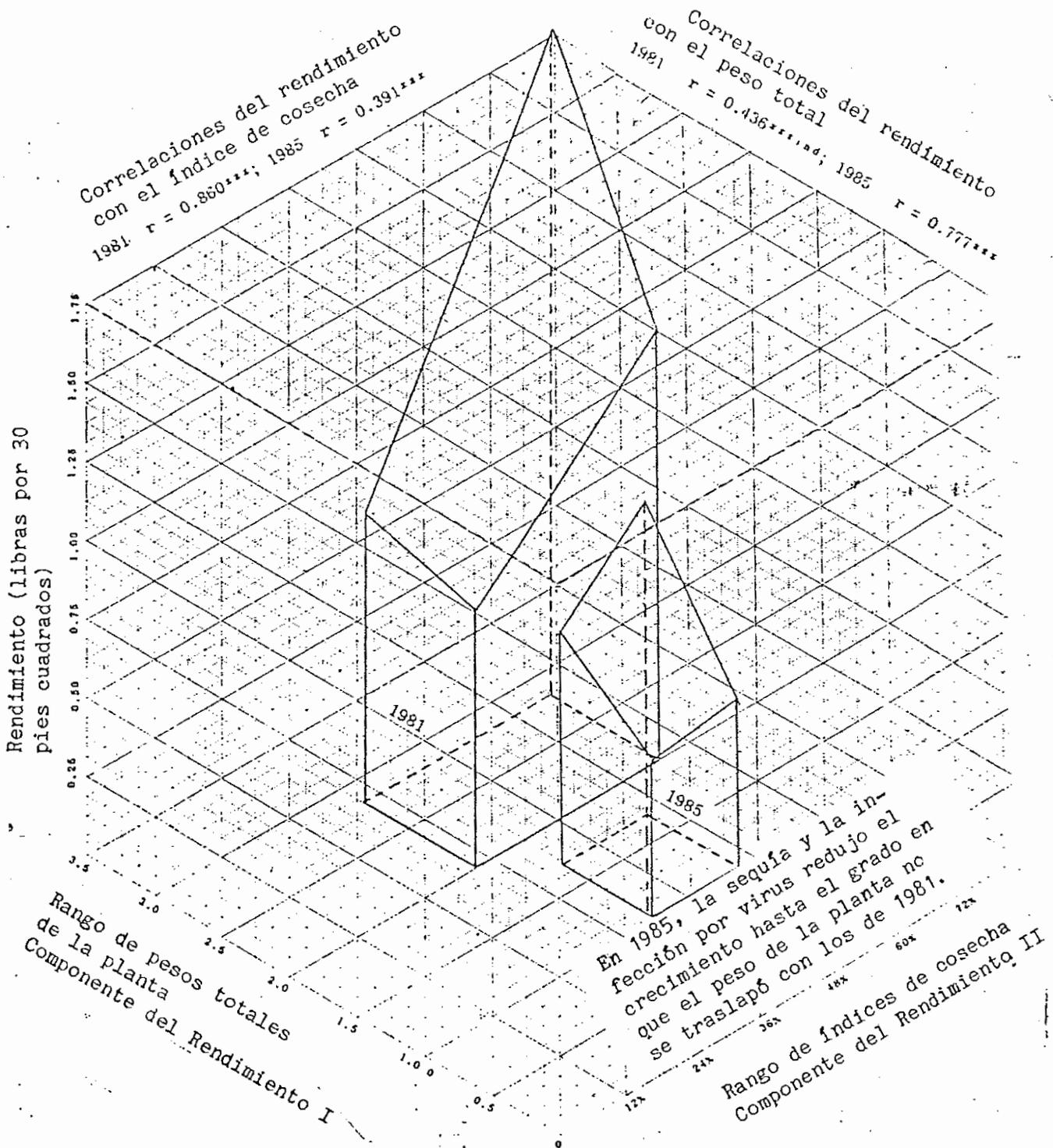
Masaya, P.N., and D.H. Wallace. 1987. Genotype, photoperiod, and temperature regulation of the F<sub>2</sub> segregation ratio for time of flowering in bean.

Masaya, P.N., and D.H. Wallace. 1987. Photoperiod and temperature modulation of assimilate partitioning to reproductive vs. vegetative growth of terminate bean.

Wallace, D.H., P.A. Gniffke and P.N. Masaya. 1987. Photoperiod, temperature and genotype effects on days to flowering of bean (Phaseolus vulgaris L.)

Wallace, D.H., P.N. Masaya, H.M. Munger, B.T. Scully, K.S. Yourstone and W. Zobel. 1987. Applications to breeding for higher yield of genetic, daylength, and temperature effects on the crop growth rate, growth duration, partitioning rate to yield, total biomass, and harvest index.

del rendimiento I) y por el índice de cosecha (componente del rendimiento II).

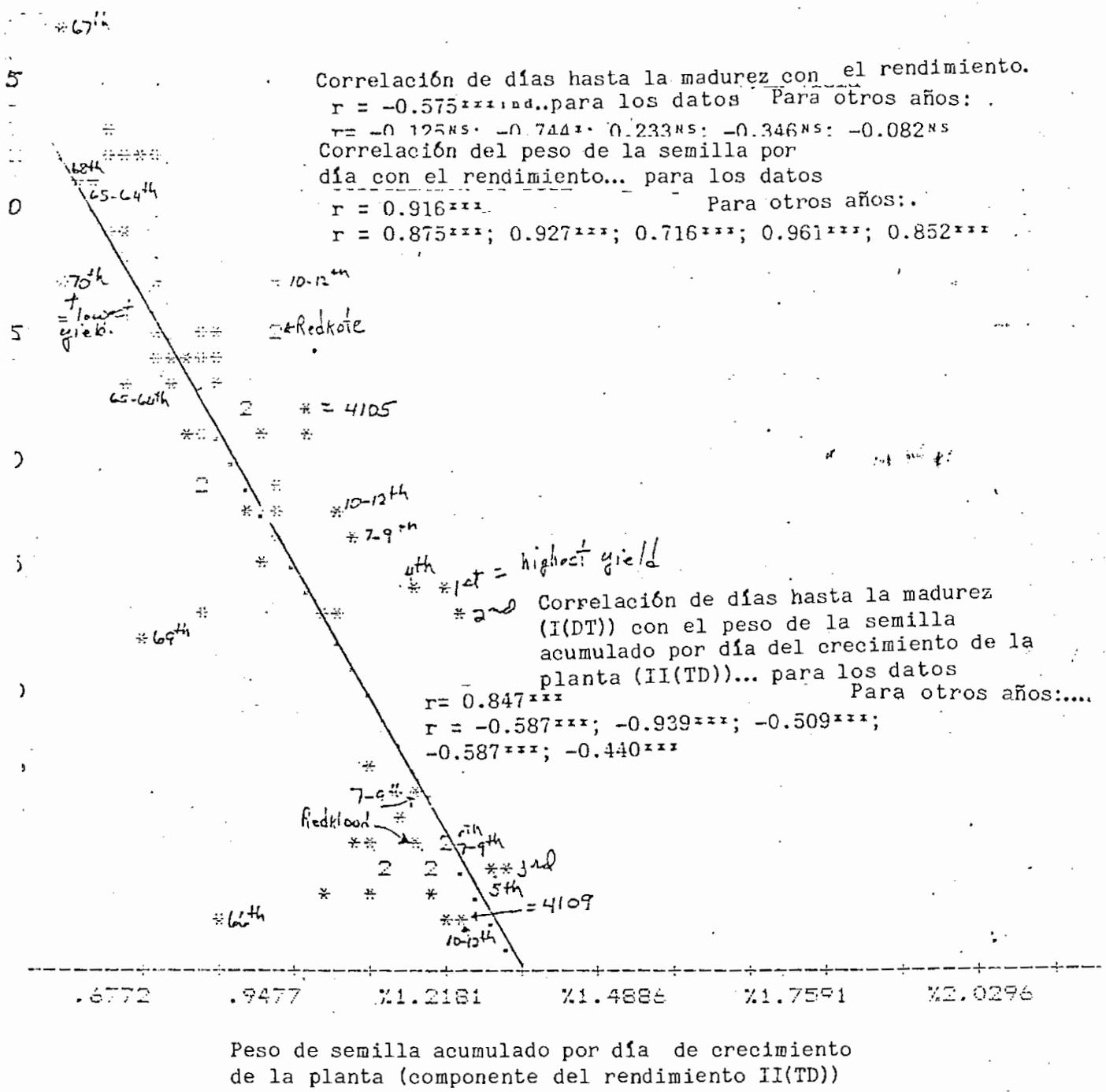


Relación del peso total con el índice de cosecha 1981  $r = -0.080^{ns}$ ;  
1985  $r = 0.055^{ns}$  para otros años  $0.463^*$ ;  $-0.740^*$ ;  $-0.504^*$ ;  $0.417^*$

Ind =

pares de factores se midieron independientemente. Por lo tanto, no se incorporó autocorrelación aritméticamente y toda la correlación tiene una base biológica. NOTA: Los datos también pueden mostrarse en el formato bidimensional de la figura 2. El formato bidimensional muestra mejor las distribuciones del rendimiento de los genotipos más las distribuciones de ambos componentes del rendimiento. Esta visión del rendimiento y sus componentes y sus distribuciones dirigidas por el genotipo ayuda a la planeación de una estrategia.

por los días del crecimiento de la planta (componente del rendimiento I(DT)) y por el peso promedio distribuido por día hacia la semilla (componente II(TD)).



Peso de semilla acumulado por día de crecimiento de la planta (componente del rendimiento II(TD))

d pares de factores se midieron independientemente. Por lo tanto, no se incorporó autocorrelación aritméticamente y toda la correlación tiene una base biológica. NOTA: Los datos también pueden mostrarse en el formato bidimensional de la figura 2. El formarto bidimensional muestra mejor las distribuciones del rendimiento de los genotipos más las distribuciones de ambos componentes del rendimiento. Esta visión del rendimiento y sus componentes y sus distribuciones dirigidas por el genotipo ayuda a la planeación de una estrategia de mejoramiento para el ambiente (localidad).

Figura 3. Relaciones biológicas entre nueve resultados casi totalmente integrados del sistema de rendimiento de plantas productoras de semillas sensibles al fotoperíodo.

Resultados Directamente Medibles y su orden en el tiempo	Resultados Calculados (algunas relaciones entre #1 a #4)
<p>1. Rendimiento biológico = componente del rendimiento I = biomasa total de la planta = crecimiento vegetativo</p> <p>Los genes del fotoperíodo(1) controlan fuertemente la tasa de distribución hacia el crecimiento reproductivo. Este controla fuertemente (pero parcialmente) la tasa de crecimiento de yemas, vainas y semillas. Por tanto, controla la tasa de acumulación del rendimiento como también los días hasta la floración y los días hasta la madurez.</p>	<p>5. Índice de cosecha (#4 :- #1) = componente del rendimiento II = biomasa de semilla/biomasa total = mide de la distribución entre el crecimiento vegetativo y reproductivo</p>
<p>2. Días a floración; hoja (nudo) a flor; = tiempo utilizado para crecer hasta el estado de desarrollo de floración - el crecimiento reproductivo conducido al desarrollo</p>	<p>6. Eficiencia del rendimiento (#4 :- #3) = componente del rendimiento II(TD) = peso de semilla acumulado por día del crecimiento (y desarrollo) de la planta = mide la tasa de distribución hacia el rendimiento económico, promediada durante la duración del crecimiento económicamente importante. = controlada por los genes del fotoperíodo (1) y por la tasa total de asimilación (resultado #7) - el componente de rendimiento más integrado</p>
<p>3. Días hasta madurez = componente del rendimiento I(DT) = tiempo utilizado (requerido) para el crecimiento hasta el estado de desarrollo de madurez de cosecha = Medida de adaptación</p>	<p>7. Eficiencia biológica (#1 :- #3) = peso total de la planta por día = mide la tasa integrada de múltiples procesos asimilatorios</p>
<p>4. Rendimiento económico = peso de semilla = integración de todo el crecimiento reproductivo y de todo el tiempo utilizado (requerido) para acumular y madurar el rendimiento</p>	<p>8. Duración de llenado de semilla (#3 menos #2) = días hasta la madurez menos días a floración</p> <p>9. Eficiencia del llenado de semillas (#4 :- #8) = peso de semilla/día de crecimiento reproductivo = tasa fisiológica real de distribución hacia la semilla, que establece la tasa relativa crecimiento real del rendimiento</p>

(1) La actividad de los genes del fotoperíodo está controlada por un complejo regulador de tres factores: 1) el fenotipo por sensibilidad; 2) duración del día; 3) la temperatura. Los tres factores controlan lo mismo-- la actividad por los genes del fotoperíodo. Esta actividad determina la proporción de los asimilados disponibles que se distribuyen para sostener el crecimiento reproductivo vs. los que se distribuyen para sostener el crecimiento vegetativo continuado.

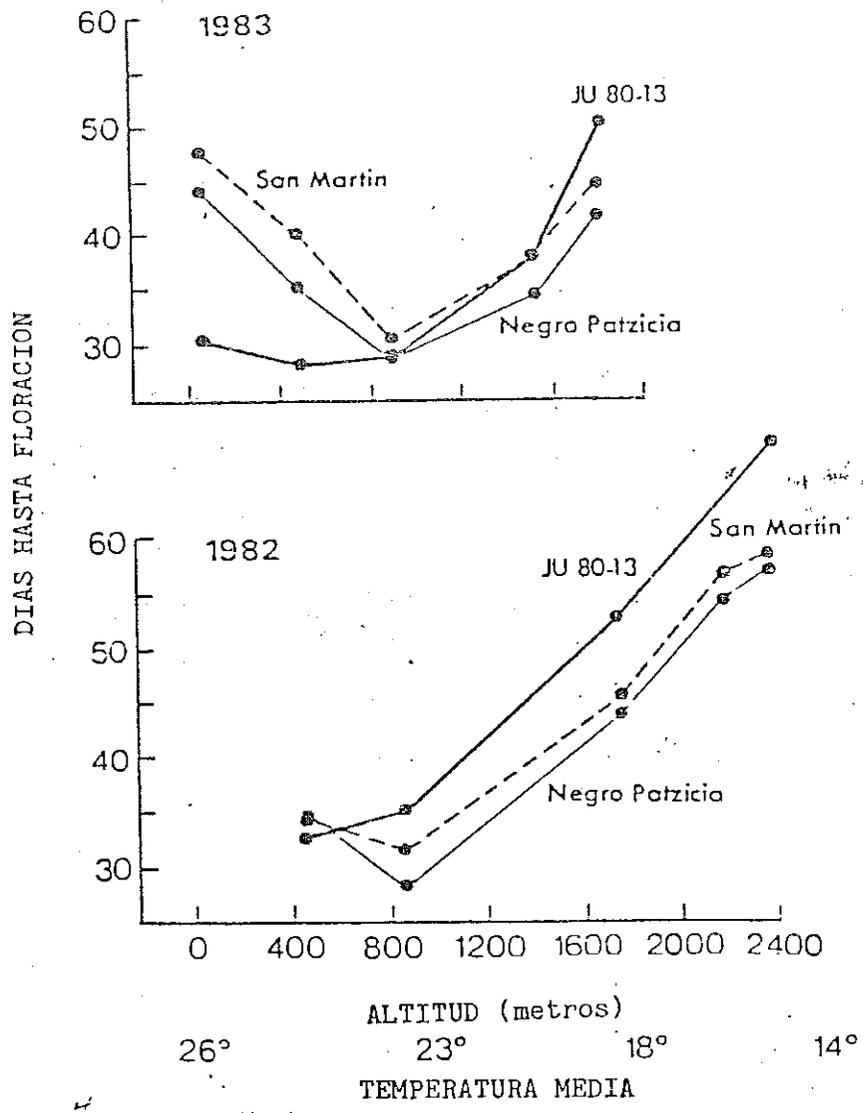
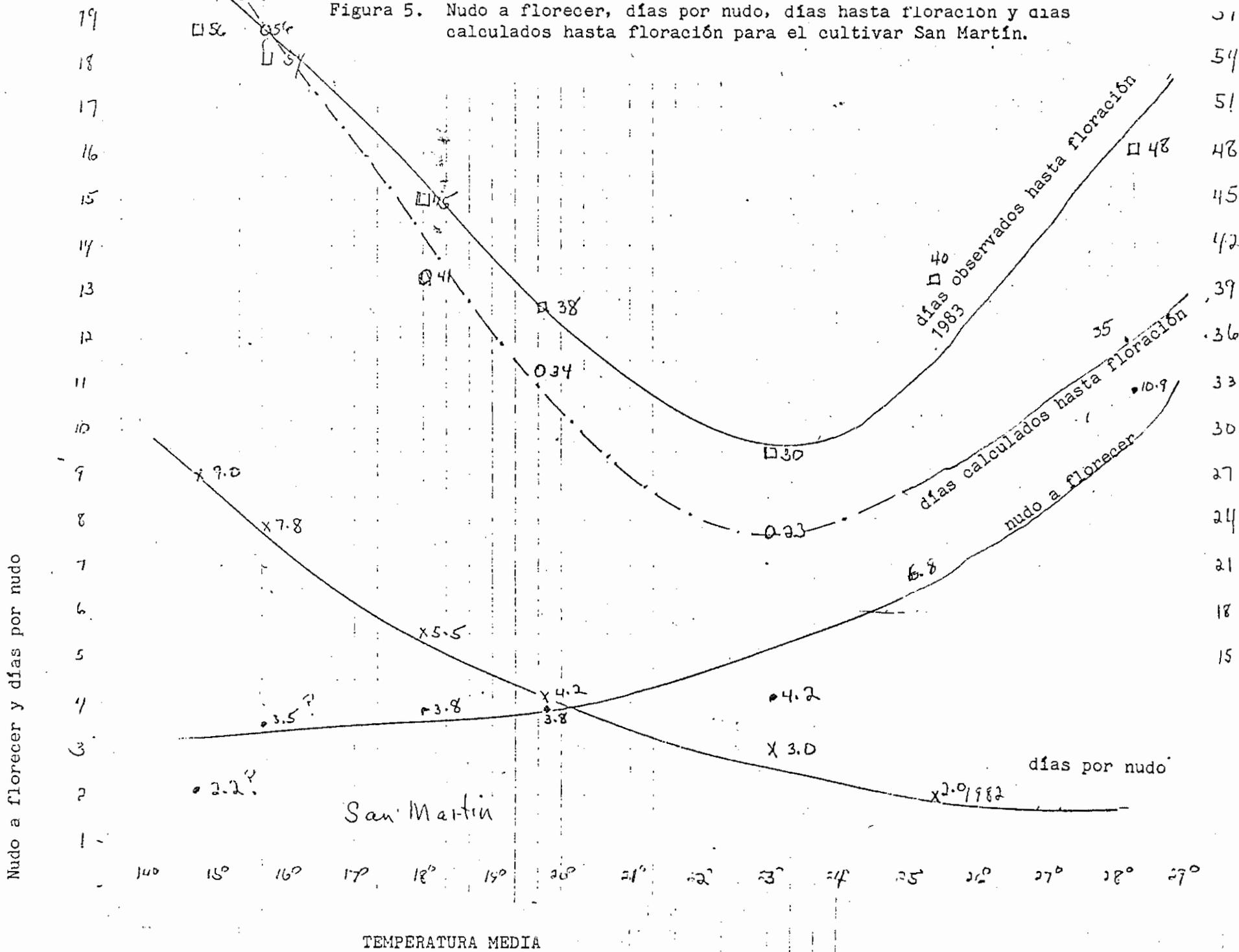


Figura 4. Días hasta la floración en un cultivar de frijol adaptado a tierras bajas (JU-80-13) y dos cultivares de frijol adaptados a tierras altas (San Martín y N. Patzicia) al cultivarlos en campos de Guatemala en un rango de altitud de 50 a 2400 m. de Masaya y Wallace (1984).

Figura 5. Nudo a florecer, días por nudo, días hasta floración y días calculados hasta floración para el cultivar San Martín.



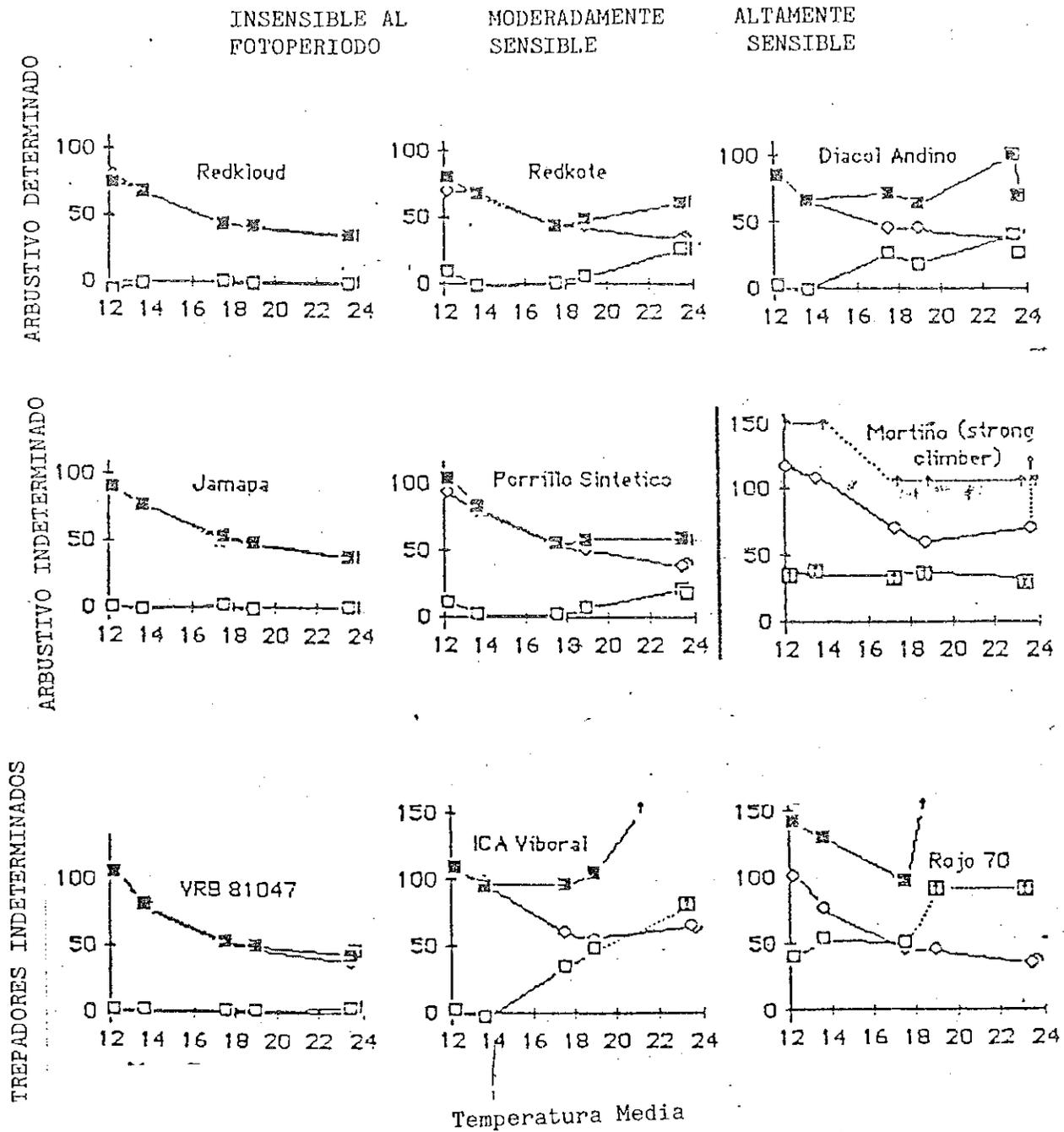


Figura 6. Efecto de fotoperíodos largos vs. cortos y temperatura media en los días hasta la floración en nueve cultivares de frijol cultivados en el campo en tres altitudes de Colombia (fotoperíodo corto; fotoperíodo largo; retraso debido a fotoperíodo prolongado; \_\_\_ y \_\_\_ no florecieron durante el ensayo). (Gniffke, 1985; Wallace, Gniffke y Masaya, 1986).