

40

TÉCNICA

# INFLUENCIA DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS

Sociedad Española de Ciencias Hortícolas  
Sociedad Española de Genética

Jesús García Brunton // Olaya Pérez Tornero //

José E. Cos Terror // Leonor Ruiz García // Elena Sánchez López



Región de Murcia  
Consejería de Agua, Agricultura,  
Ganadería y Pesca

# INFLUENCIA DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS

Jesús García Brunton  
Olaya Pérez Tornero  
José E. Cos Terrer  
Leonor Ruiz García  
Elena Sánchez López

Sociedad Española de Ciencias Hortícolas  
Sociedad Española de Genética



Instituto Murciano de Investigación  
y Desarrollo Agrario y Alimentario



*"Fondo Europeo Agrícola de Desarrollo Rural: Europa invierte en las zonas rurales"*

*Esta publicación ha sido financiada a través de la medida 1 del Programa de Desarrollo Rural 2014-2020 de la Región de Murcia, gestionada por el Servicio de Formación y Transferencia Tecnológica.*

Murcia, 2018

A

de

Ağ

1ª Edición, 2018

© Los autores

© Comunidad Autónoma de la Región de Murcia  
Consejería de Agua, Agricultura, Ganadería y Pesca  
Dirección General de Agricultura, Ganadería, Pesca y Acuicultura  
Servicio de Formación y Transferencia Tecnológica

ISBN: 978-84-948233-8-1

D.L.: MU 855-2018

Edición a cargo de Compobell, S.L. (Murcia)



## Capítulo I.

# MEJORA GENÉTICA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

**José I. Ruiz de Galarreta<sup>1</sup>, Pietro Gramazio<sup>2</sup> y Jaime Prohens<sup>2\*</sup>**

- 1 Neiker-Instituto Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario.
- 2 Instituto de Conservación y Mejora de la Agrodiversidad Valenciana, Universitat Politècnica de València.

\*Coordinador: [jprohens@btc.upv.es](mailto:jprohens@btc.upv.es)

### CONTENIDO:

1. Cambio climático: evidencias y efectos sobre la agricultura
2. Caracteres objetivo para adaptación al cambio climático
3. Erosión genética como consecuencia del cambio climático
4. Fuentes de variación para adaptación al cambio climático
5. Métodos de mejora para adaptación al cambio climático
6. Mejora preventiva frente a cambio climático: introgresión
7. Mejora participativa y evolutiva frente al cambio climático
8. Aplicaciones de la genómica y nuevas técnicas de mejora para adaptación al cambio climático
9. Conclusiones
10. Agradecimientos
11. Bibliografía



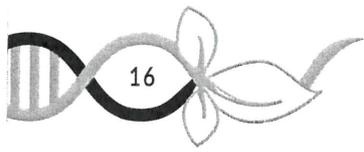
## Capítulo I.

# MEJORA GENÉTICA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

### 1. Cambio climático: evidencias y efectos sobre la agricultura

El clima de nuestro planeta ha sufrido cambios importantes desde su formación, con épocas más cálidas y más frías a las actuales y con variaciones considerables en las precipitaciones y concentraciones de gases en la atmósfera (Zalasiewicz y Williams, 2016). Dichos cambios no han tenido lugar solo a escala geológica, si no que a lo largo de los últimos miles de años han tenido lugar cambios importantes en el clima del planeta debidos, entre otros, a cambios en los ciclos solares, en la composición atmosférica, o en las corrientes marinas, a variaciones en la órbita terrestre, o a erupciones volcánicas (Wanner et al., 2008). A este respecto, se ha sugerido que la aparición de la agricultura fue en gran medida favorecida por el cambio climático que marca el cambio del Pleistoceno al Holoceno (Richerson et al., 2001), al menos en determinadas regiones como el Oriente Próximo (Wright y Thorpe, 2003). También durante la época histórica han tenido lugar cambios climáticos, con épocas más cálidas tales como las que tuvieron lugar entre los siglos IX y XII, que permitieron el establecimiento de colonias vikingas en Groenlandia o más frías como la Pequeña Edad de Hielo entre el siglo XIV y mitad del XIX (Broecker, 2001; Wanner et al., 2008).

En los últimos 150 años la emisión masiva de  $\text{CO}_2$ , un gas de efecto invernadero, a la atmósfera resultante de la utilización de combustibles fósiles como el carbón, petróleo y gas natural ha traído como consecuencia un aumento de las concentraciones de  $\text{CO}_2$  de unas 280 ppm a más de 400 ppm en la actualidad (Betts et al., 2016). Además del  $\text{CO}_2$ , la actividad industrial, agrícola y ganadera libera también cantidades crecientes de otros gases de efecto invernadero como el metano o el óxido nítrico. El incremento de las concentraciones de estos gases en la atmósfera está inequívocamente ligado a un incremento de la temperatura global (IPCC, 2014). Así, la temperatura media global ha aumentado cerca de  $1^\circ\text{C}$  desde 1880. Dado que las emisiones de gases de efecto invernadero no solo no se reducen, sino que están creciendo, esperándose que esa tendencia siga al menos en próximos años, las proyec-



ciones son que para 2100 la temperatura va a aumentar, dependiendo de los distintos escenarios, entre 1 °C y 3.7 °C adicionales (IPCC, 2014).

El cambio climático va a tener un gran impacto en la actividad agrícola y en la productividad de los ecosistemas agrarios (Rosenzweig et al., 2014). Aunque los incrementos de concentraciones de CO<sub>2</sub> van a contribuir a una mejora en la productividad agrícola debido a la mejora en la eficiencia de la fotosíntesis, a nivel global los efectos del cambio climático como el incremento de la temperatura media, del estrés por altas temperaturas, la variación en los patrones de pluviometría, el aumento de los eventos extremos y el incremento de las concentraciones de ozono van a causar una reducción en la productividad agrícola (Anwar et al., 2013). Por otra parte, el incremento del nivel del mar como consecuencia del aumento de la temperatura global provocará la pérdida de tierras cultivables y la intrusión marina en acuíferos (Nicholls y Tol, 2006). También el desarrollo y aparición de determinadas plagas y enfermedades de los cultivos va a intensificarse con el aumento de las temperaturas (Bebber et al., 2013). Así, diferentes modelos indican que por cada grado centígrado de incremento de temperatura a nivel global la reducción de la productividad agrícola puede rondar entre un 6 y un 10% (Guarino y Lobell, 2011). No obstante, los impactos en la productividad agrícola van a variar ampliamente dependiendo de las regiones del planeta y las previsibles reducciones en la productividad en regiones tropicales pueden verse compensadas por mayores productividades en latitudes altas, donde las bajas temperaturas son un factor limitante en la producción agrícola (Rosenzweig et al., 2014). Por lo que respecta a la Península Ibérica, diversos modelos indican que va a ser una de las regiones europeas en las que la productividad agrícola va a decrecer más debido al cambio climático, con descensos de alrededor del 30% de la productividad en la mayor parte del territorio (Císcar, 2009).

## 2. Caracteres objetivo para adaptación al cambio climático

En un programa de mejora genética la elección de los objetivos es fundamental para poder desarrollar variedades superiores a las ya existentes y que estén bien adaptadas al área agroecológica donde se vayan a cultivar. En general, éstos se pueden agrupar en cuatro grandes bloques: rendimiento, adaptación, resistencia a estreses y calidad.

El aumento paulatino del CO<sub>2</sub> en la atmósfera puede desencadenar un efecto directo en la fisiología de los vegetales, como incrementar la actividad fotosintética en plantas C3 (trigo, cebada) o un aumento en la eficiencia del uso del agua, tanto en éstas,



como en plantas C4. Pero también produce efectos indirectos como la elevación de la temperatura (2-3°C) y el cambio de regímenes de precipitación, dando lugar a sequías o inundaciones (Ceccarelli et al, 2010). Todo ello afectará a las plantas, ya que se verán sometidas a un determinado estrés abiótico, siendo éste el mayor factor limitante de la productividad.

Un programa de mejora genética para adaptación implica una búsqueda de la resistencia a factores abióticos, lo cual obliga a buscar una mayor concreción en los objetivos y caracteres a seleccionar, teniendo en cuenta que éstos suelen estar controlados por un alto número de genes con efecto cuantitativo. Los principales estreses asociados al cambio climático son los siguientes:

a. Tolerancia a la sequía: el objetivo es buscar el mantenimiento de las funciones de la planta sometida a alteraciones del estado hídrico. En general, dicho déficit afecta a cada aspecto del crecimiento de la planta, involucrando la anatomía, morfología, fisiología y bioquímica (Dobra et al., 2010). Entre los efectos más obvios son los fallos en la germinación, la reducción de la altura, área foliar y rendimiento. La tolerancia al estrés hídrico involucra el desarrollo de bajos potenciales osmóticos y acumulación de solutos, que es una característica presente en muchas especies de plantas en ambientes áridos. Se están empleando diferentes estrategias de mejora como conseguir una re-hidratación y restauración de las funciones de la planta tras un periodo de estrés. Otras, están relacionadas con aumentar la eficiencia del uso del agua, entendida como la relación entre el rendimiento y la tasa de transpiración.

La respuesta molecular de las plantas al estrés es la modificación de la expresión génica. Durante el déficit hídrico, diferentes tipos celulares responden incrementando o disminuyendo la transcripción de determinados genes. Se han incorporado herramientas moleculares como el mapeo de asociación para identificar genes candidatos relacionados con el estrés (Schönhals et., 2017), obteniéndose también plantas transgénicas tolerantes a la sequía (Pandey et al., 2011). Asimismo, se ha demostrado que proteínas de origen bacteriano pueden ser útiles para conferir tolerancia al estrés hídrico como las chaperoninas de RNA, que han servido para desarrollar el híbrido de maíz DroughtGard de Monsanto.

b. Resistencia a altas temperaturas: existen una serie de caracteres que están asociados al uso eficiente de la radiación solar como la cobertura temprana del suelo, el mantenimiento del verdor en las hojas o una elevada tasa fotosintética, lo que contribuye de forma positiva a la tolerancia a las altas temperaturas (Saint-Pierre et al., 2008). La baja temperatura del dosel y la alta conductancia estomática son también

indicadores de tolerancia. Otra estrategia empleada es la selección de genotipos precoces como método de escape al estrés terminal.

c. Tolerancia a la salinidad: un incremento en la concentración salina dificulta la captación de agua desde un medio más hipertónico e inhibe la entrada de nutrientes esenciales, diluidos en una combinación de sales heterogéneas que incluyen otros minerales tóxicos. La respuesta adaptativa de la planta se relaciona con la homeostasis iónica, fundamentalmente del sodio, que es nocivo a altas concentraciones, así como del potasio, un nutriente esencial cuya captación se ve afectada por los iones sodio. La mejora genética mediante la explotación de la variabilidad natural asistida por marcadores moleculares de alta densidad, ha permitido la selección de trigos más tolerantes a la salinidad (Munns et al., 2012). El mecanismo subyacente es una mayor retirada del sodio en el flujo xilemático mediada por proteínas de tipo HKT que actúan como canales de sodio. Se han identificado procesos similares en arroz y tomate, y anticipan un margen razonable de mejora, aunque la variabilidad natural disponible en especies cultivadas es claramente insuficiente para satisfacer la demanda tecnológica. Por otro lado, a pesar de la identificación de genes implicados en la respuesta a la salinidad, el éxito en la traslación de los resultados de laboratorio al campo ha sido muy limitado, por ser un carácter poligénico. La activación ectópica de rutas enteras o de procesos metabólicos relacionados con el estrés celular mediante la expresión de proteínas reguladoras, como TFs, han producido fenotipos más tolerantes pero con reducción en el crecimiento. Aquellos casos, en los que se han obtenido fenotipos interesantes, se han visto obstaculizados por el exceso regulatorio que dificulta la comercialización de un cultivo transgénico. No obstante, el desarrollo que están suponiendo las nuevas técnicas de edición génica (nucleasas TALEN y el sistema CRISP/Cas) anticipan una oleada de nuevos productos biotecnológicos con distintas modificaciones poligénicas diseñadas *ad hoc*. Entre los avances recientes se puede destacar la demostración práctica de la edición génica dirigida directamente por un complejo ribonucleico de RNA guía y nucleasa Cas9, sin la transferencia de DNA recombinante a la planta (Woo et al., 2015).

d. Tolerancia a nuevos patógenos: a temperaturas elevadas y alta concentración de CO<sub>2</sub> pueden evolucionar nuevas razas de patógenos debido a un aumento de los ciclos de fecundidad y de la infección en virtud de un microclima más favorable (Chakraborty, 2013). Asimismo, la distribución geográfica de los patógenos puede también modificarse (Bebber et al., 2013). No obstante, todavía hay un pequeño número de casos comprobados de cambio en la incidencia de enfermedades debido al cambio climático.



La ausencia de series históricas de los problemas fitosanitarios es otra de las razones para la baja incidencia de casos confirmados. Una de las evidencias es *Dothistroma septosporum*, que provoca la quema de *Pinus contorta* var. *latifolia*, en los bosques de la Columbia Británica en Canadá (Woods et al., 2010). Utilizando datos de 69 años de incidencia de *Phytophthora infestan* en patata en Finlandia, Hannukkala et al. (2007) concluyeron que la severidad de esta enfermedad se asocia con el cambio climático y la falta de rotación de cultivos. En cuanto a plagas, son las invasoras las más favorecidas en condiciones de sequía tales como los chinches y trips, ya que el aumento en la temperatura favorece su tasa reproductiva (Hamada, 2011).

e. **Resiliencia:** entendida como un indicador de la capacidad de los cultivos de absorber perturbaciones, sin alterar significativamente sus características productivas (Darnhofer, 2014). El uso de la diversidad es fundamental para optimizar el rendimiento y la resiliencia de los mismos. Ésta, en los sistemas agropecuarios se compone de tres aspectos: capacidad de amortiguamiento (buffer), capacidad de adaptación, y capacidad transformacional (Cuevas-Reyes, 2010). Muchas investigaciones plantean que el conocimiento tradicional y las prácticas indígenas de manejo de los recursos son la base de la resiliencia de los agroecosistemas campesinos. Estrategias como mantener la diversidad genética, utilizar policultivos y la conservación de suelos minimizan los riesgos frente a climas inciertos. El uso diversificado del paisaje y el acceso a recursos múltiples, incrementa la capacidad de los campesinos de responder a la variabilidad y al cambio ambiental (Altieri y Nicholls, 2013). Asimismo, el empleo de los sistemas tradicionales de manejo, en combinación con el uso de estrategias basadas en la agroecología, puede representar una vía para incrementar la sostenibilidad y resiliencia de los cultivos. En el caso del tomate un programa gestionado de plagas con depredadores polífagos ha reducido el uso de plaguicidas y aumentado la resiliencia de este cultivo debido al incremento de la capacidad de inducir respuestas de defensa de la planta por su comportamiento fitófago (Perez-Hedo y Urbaneja, 2015).

La mitigación, entendida como las políticas, tecnologías y medidas tendentes a limitar y reducir las emisiones de gases de efecto invernadero y mejorar los sumideros de los mismos, es un aspecto que hay que considerar. Con el Protocolo de Kyoto en 1998 se validó el potencial de los bosques y de las plantas para secuestrar carbono mediante la fotosíntesis. Estos procesos naturales están dentro de un conjunto de medidas sectoriales y ambientalmente efectivas propuestas por el IPCC, en el año 2007 (Solomon, 2007). Los cultivos y comunidades vegetales pueden actuar como reservas de carbono, ya que a través de la asimilación de CO<sub>2</sub> ayudan a compensar



las emisiones. Por otro lado, si se lograra reducir la deforestación y aumentar la protección de hábitats naturales, se estimularía este efecto sumidero (Parry et al., 2007). Los estudios de especies involucradas en la recuperación de áreas degradadas donde actúan como biorremediadoras y la biotransformación de residuos vegetales en energía y productos de interés comercial son ejemplos de investigaciones desarrolladas en el contexto de la mitigación de estos desordenes climáticos.

### 3. Erosión genética como consecuencia del cambio climático

La erosión genética es la pérdida de diversidad genética de una especie (Carrillo, 2016). En la mejora de plantas, la erosión genética de las variedades tradicionales y de las especies silvestres relacionadas produce una pérdida irreversible de diversidad genética, la cual deja de ser aprovechable para el mejorador. La erosión genética de las variedades tradicionales, al ser reemplazadas por variedades mejoradas, es un fenómeno bien conocido que ha provocado la desaparición de muchas variedades tradicionales (van de Wouw et al., 2010). Afortunadamente, en la mayoría de los cultivos importantes, las labores de recolección y conservación de variedades tradicionales realizadas por investigadores y bancos de germoplasma ha permitido conservar una parte importante de la diversidad antes de que esta desapareciese de los campos de cultivo. También en especies silvestres emparentadas con los cultivos se ha hecho un esfuerzo de recolección y conservación de las mismas. Así, a nivel global, los bancos de germoplasma conservan más de 7 millones de accesiones de especies cultivadas y silvestres relacionadas (FAO, 2010). Sin embargo, en muchos cultivos menores y marginados y en las especies silvestres relacionadas con los cultivos, la proporción de diversidad genética potencialmente útil para los mejoradores conservada en los bancos de germoplasma es mucho menor (FAO, 2010).

Una de las consecuencias del cambio climático puede ser la erosión genética, tanto de variedades locales como de especies silvestres no conservadas todavía *ex situ* (Burke et al., 2009; Dempewolf et al., 2014). En el caso de las variedades locales, éstas son el resultado de la evolución y selección natural y artificial de éstas para adaptación a condiciones locales (Cubero, 2016). El rápido cambio climático va a provocar variaciones ambientales importantes en los agroecosistemas, de forma que muchas variedades tradicionales actualmente cultivadas, a pesar de ser biodiversas, no van a ser capaces de adaptarse a las nuevas condiciones, lo que puede abocarlas a su desaparición (Bellon y van Etten, 2014). En algunos casos, la diversi-



la al., da- ge- res

llo, s y ad de fe- di- os les na de un os s y ar- di- os

ca, ex as, ra la na o- de si-

dad puede mantenerse por migración a nuevas áreas donde se den las condiciones ambientales adecuadas, pero muchas variedades pueden quedar excluidas del proceso o perder una parte importante de la diversidad durante la migración. En el caso de las especies silvestres, a lo largo de su evolución, han sufrido episodios de cambio climático adaptándose a los mismos mediante variación en las frecuencias alélicas y/o migración (Pauls et al., 2013). Sin embargo, la reducción y fragmentación de los hábitats de muchas especies, junto con las discontinuidades importantes de los ambientes causadas por la actividad humana (agricultura, ciudades, etc.) puede dificultar o impedir dicha migración causando la extinción de poblaciones genéticamente diferenciadas o incluso de especies completas (Jarvis et al., 2008). También, y de forma muy significativa, el cambio climático dificulta las iniciativas de conservación de los recursos *in situ*, muy comúnmente utilizadas en especies forrajeras y forestales, ya que se puede producir una pérdida de adaptación a las condiciones de las zonas en que se están conservando actualmente. En estos casos se ha propuesto la delimitación de zonas refugio, especialmente en especies silvestres relacionadas con los cultivos vulnerables (Araújo et al., 2004).

Con el fin de evitar la pérdida de la diversidad de especies silvestres emparentadas con los cultivos se puede utilizar técnicas de análisis de deficiencias ('gap analysis') en las colecciones de germoplasma (Maxted et al., 2008). En una de las aplicaciones de esta estrategia, a partir de los datos georeferenciados de accesiones de especies silvestres relacionadas presentes en los bancos de germoplasma y de especímenes de herbario de estos materiales, se puede realizar una comparación de las zonas de distribución conocidas de la especie con las presentes en las colecciones de germoplasma, siendo posible identificar zonas prioritarias de recolección de especies silvestres emparentadas con los cultivos (Ramírez-Villegas et al., 2010; Syfert et al., 2016). También mediante la combinación de los registros de herbarios, bancos de germoplasma u otras fuentes de la presencia de especies silvestres es posible, en combinación con bases de datos climáticas definir los nichos ambientales de especies silvestres concretas e identificar zonas donde potencialmente se pueden encontrar poblaciones de una especie silvestre concreta (Ramírez-Villegas et al., 2010; Parra-Quijano et al., 2011).

En definitiva, el cambio climático puede tener implicaciones importantes en la erosión genética de los cultivos y de las especies silvestres relacionadas con los mismos y es necesario el desarrollo de estrategias para evitar la erosión genética de los mismos. Además de las estrategias para la conservación *in situ*, como el establecimiento de reservas y zonas refugio, y la recolección de materiales prioritarios y en riesgo de extinción para la conservación *ex situ* (Araújo et al., 2004; Jarvis et al., 2008; Maxted et



al., 2008), una de las iniciativas globales para asegurar la conservación de los recursos fitogenéticos, es la “Bóveda Global de Semillas de Svalbard” (Ford-Lloyd et al., 2014). Estas instalaciones se encuentran en la isla de Spitsbergen (Noruega), situada en el Círculo Polar Ártico, y consiste en una excavación realizada en el permafrost bajo una montaña donde se encuentran salas en las que se almacenan semillas de alrededor de 1,5 millones de duplicados de accesiones de bancos de germoplasma a temperaturas de  $-18^{\circ}\text{C}$ , que aseguran una larga longevidad de las mismas (Fowler, 2016). Aún en el caso de que los sistemas de refrigeración artificial no actuasen, las bajas temperaturas dentro de la bóveda asegurarían una larga longevidad de los materiales depositados allí. Por otra parte, las instalaciones de la “Bóveda Global de Semillas de Svalbard” están a 130 m de altura sobre el nivel del mar, lo que garantiza que no se inunde aún en los peores escenarios de deshielo como consecuencia del cambio climático (Ford-Lloyd et al., 2014; Fowler, 2016).

#### 4. Fuentes de variación para adaptación al cambio climático

La domesticación de las plantas sobre las que depende actualmente la base alimentaria se realizó desde la prehistoria y con procesos, en general, muy largos. Las primeras formas domesticadas se cultivaban junto con formas silvestres, lo que aseguraría un flujo genético suficiente para mantener polimorfismos. Harlan (1975) ya definió el síndrome de domesticación, como una selección automática para las alternativas génicas más favorables.

La selección posterior realizada por los agricultores dirigida a una mayor productividad, tuvo como consecuencia una reducción de la variabilidad intrínseca en cada especie (Carrillo et al., 2010). Ya durante los últimos siglos, los métodos de mejora dirigidos a obtener un elevado rendimiento han puesto en peligro la base genética de los cultivos, aumentando de esa forma la vulnerabilidad de los mismos frente a nuevas razas de patógenos o situaciones ambientales específicas.

Teniendo en cuenta los caracteres a seleccionar para la adaptación al cambio climático, es necesario recurrir a las especies silvestres emparentadas o variedades locales para aumentar la base genética y detectar así genes favorables que permitan cierta tolerancia de la planta frente a condiciones adversas.

En trigo se han empleado fuentes de variación en *Aegilops spp* mediante cruzamientos interespecíficos, para buscar tolerancia a altas temperaturas y sequía (Reynolds et al., 2007). También se ha utilizado la transformación genética con genes provenientes



de *Arabidopsis* (gen DREB2) (Qin, et al., 2007) o genes relacionados con la síntesis del almidón soluble, provenientes de plantas de arroz. En tomate se han utilizado especies silvestres para resistencia a sequía como *Solanum pennellii*, *S. chilense*, *S. pimpinellifolium* y *S. cheesmanii* (Foolad et al., 2007). Sin embargo, los progresos logrados en este campo han sido escasos, debido a la complejidad de los caracteres vinculados a este estrés y a los mecanismos fisiológicos, la presencia de numerosos genes, la gran influencia ambiental y la respuesta diferencial durante cada fase de desarrollo de la planta. En patata, Bedogni et al. (2009) identificaron genotipos tolerantes a estrés hídrico en variedades nativas como Sipancachi o Natin Suito. Asimismo, en judía-grano las diferentes variedades locales de origen mesoamericano como Common Red Mexican, Flor de Mayo o Apetito han supuesto una fuente muy importante de genes de resistencia a la sequía (Singh, 2007).

Para la tolerancia a la salinidad se ha demostrado la existencia de una amplia variabilidad intraespecífica en especies como *Sorghum bicolor* L. (Igartua y Gracia, 1999) o algodón (Ashraf, 2002) y variabilidad interespecífica en especies cercanas a las cultivadas como tomate o trigo duro (Munns, 2005). La salinidad afecta a todos los procesos fisiológicos de la planta, siendo uno de los más estudiados el ajuste osmótico, el cual está también relacionado con el estrés hídrico. Para este carácter se ha identificado variabilidad en cultivos como trigo, cebada, arroz, sorgo y maíz. Cuartero et al. (2002) también demostraron la existencia de variación en tomate.

Otras fuentes de variación utilizadas en cruzamientos para introgresión de genes procedentes de variedades locales para resistencia a enfermedades fúngicas e insensibilidad al fotoperiodo lo podemos encontrar en maíz con el cultivar local 'Zapalote Chico' de Méjico. En trigo, la variedad japonesa Oria 10 introducida en América en 1946, tuvo un papel primordial en la denominada Revolución Verde, ya que fue utilizada como donante de los genes responsables del enanismo. En ray-grass italiano, un conjunto de variedades locales fueron las fuentes de resistencia para la roya, lo que tuvo como consecuencia el establecimiento de céspedes en lugares de clima templado y subtropical. En alfalfa un ecotipo local iraní se utilizó como donante de la resistencia al nematodo del talo. En brásicas, también se han empleado variedades locales como fuentes de resistencia a la enfermedad denominada pierna negra (Lema et al., 2010).

En patata, se ha incorporado germoplasma exótico proveniente de especies silvestres y variedades nativas en varios programas de mejora genética para resistencia a estreses abióticos. Así, las variedades nativas Imilla lunku, Pintaboca y Waychu qoyllu, se han empleado en Bolivia para conferir resistencia a la sequía. También se han utili-



zadas especies silvestres como *S. etuberosum*, *S. hougasii* o *S. polytrichum*, tolerantes a sequía o *S. vernei*, con resistencia a las heladas.

Una estrategia paralela es el desarrollo de nuevos cultivos a futuro para el mantenimiento y aumento de la producción agrícola sometida al cambio climático. La domesticación comenzó hace solo 5,000 a 12,000 años para los cultivos más antiguos como el maíz, el trigo, la patata y el sorgo, mientras que, los arándanos y el arroz silvestre por ejemplo, fueron domesticados más recientemente. Hoy en día, hay centros de investigación que han iniciado programas de cruzamientos entre formas perennes de especies como maíz, mijo, arroz, sorgo, girasol y trigo con sus homólogos anuales y domesticados para el desarrollo de cultivos de granos perennes. Por otra parte, el creciente interés en la bioenergía, también ha alentado la domesticación de gramíneas C4, como pasto varilla (*Panicum virgatum*) y *Miscanthus*.

Asimismo, se están dando incitativas sobre la introducción de nuevos cultivos como alternativa a algunos existentes y que puedan adaptarse a las nuevas situaciones ambientales. En España, y concretamente en la Región de Murcia, se están probando frutas subtropicales en un claro intento de hacer frente al cambio climático al ser cultivos más resistentes al estrés hídrico, como el mango, la papaya, el aguacate, la chirimoya y la pitahaya.

## 5. Métodos de mejora para adaptación al cambio climático

Para definir los métodos a utilizar en programas de mejora frente al cambio climático, hay que tener en cuenta que existen caracteres implicados muy complejos, relacionados con la tolerancia a estreses abióticos, y otros más simples, como a resistencias frente a plagas y enfermedades. No obstante, el término adaptación incluye parámetros como vigor temprano, maduración adecuada, respuesta a niveles de fertilización, resistencia a altas temperaturas y a sequía o tolerancia al frío.

Si nos centramos en la resistencia a sequía, hay que identificar los mecanismos implicados, como el escape o la tolerancia. El escape a la sequía tiende a minimizar la interacción de ésta con el crecimiento del cultivo y su rendimiento, mientras que la tolerancia proporciona una capacidad productiva a pesar de la pérdida de humedad de la planta. Los métodos de mejora tienen que estar adecuados a la selección de este tipo de caracteres, de base genética muy compleja e influenciados por el medio, es decir, con una gran interacción genotipo por ambiente (gxe). Este factor es importante no sólo en los caracteres poligénicos, sino también en monogénicos y ambos tipos están involucrados en las consecuencias del cambio climático.



En la tolerancia a la salinidad, si el objetivo de mejora es la obtención de genotipos altamente resistentes, cercana a la del agua marina, una estrategia puede ser la domesticación de especies halófitas mediante cruzamientos con especies silvestres, aunque es un proceso muy largo. Si se persigue una tolerancia moderada, se partiría de donantes sin resistencia extrema, pero genéticamente más próximos (Cuartero et al., 2002).

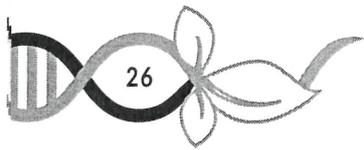
Básicamente, los métodos de mejora se dividen atendiendo al tipo de reproducción de la planta, según sean especies autóгамas (reproducción por autofecundación), especies alógamas (reproducción por polinización cruzada) o especies de multiplicación vegetativa.

En especies autóгамas, como el trigo que son homocigóticas, el método más sencillo es la selección masal, mediante eliminación de los genotipos no deseados o por selección de los que cumplen los objetivos de mejora. Tiene la ventaja de ser rápido y simple, pero con la desventaja de tener que seleccionar para caracteres con alta heredabilidad. Otro método es la selección de líneas puras, eligiendo los mejores genotipos y evaluando sus descendencias al año siguiente, formando así la nueva variedad con las líneas seleccionadas. Este método se aplica a cultivos que necesitan una gran uniformidad para operaciones de mecanización o de tipo industrial.

Cuando hay que generar variabilidad es necesario la realización de cruzamientos y selección en las generaciones segregantes, bien por el método genealógico o masal. También se ha utilizado la técnica denominada 'bulk selection', la cual se basa en estratificar cruces para la selección de padres basados en el rendimiento.

En especies alógamas como el maíz, el método más empleado es la obtención de híbridos, a partir de líneas puras desarrolladas por autofecundación o la obtención de haploides dobles y su duplicación posterior. La ganancia genética inicial que se obtiene con los híbridos es muy elevada, pero en los siguientes ciclos decrece paulatinamente. Por ello, otro método que se emplea es la selección recurrente cuyo objetivo es acumular alelos favorables en el material de partida y mantener la variabilidad genética. Comprende tres fases: desarrollo de progenies, evaluación y recombinación, existiendo diferentes variantes en el método (Weyhrich et al., 1998).

En la tolerancia a sequía, al tratarse de caracteres poligénicos involucrados, un aspecto muy importante es incidir en los aspectos fisiológicos relacionados con la mejora del rendimiento. Asimismo, es crucial la determinación de las asociaciones genotipo/fenotipo para aumentar la eficiencia de los métodos bien tradicionales o bien moleculares (Tollenaar y Lee, 2006). Otra técnica que se emplea tras los cruzamientos para generar variabilidad es el retrocruzamiento, muy utilizado para la introducción de ca-



racteres monogénicos a una variedad ya establecida y asociados generalmente con resistencia a determinadas enfermedades.

Las plantas de multiplicación vegetativa son en realidad un clon dentro del cual no existe más variación que la no hereditaria, por lo que, la selección intraclonal es totalmente ineficaz. Por ello, un método de mejora es producir una población heterogénea mediante la reproducción por semilla. El método más empleado y apropiado para caracteres de tipo poligénico como los relacionados con el cambio climático es mediante la generación de variabilidad por cruzamientos y selección en la F1 y generaciones sucesivas (Ruiz de Galarreta et al., 2006). No obstante, es preciso realizar una evaluación previa de los genotipos frente a los determinados estreses considerados como objetivos de mejora, para realizar una buena elección de los parentales. La descendencia obtenida se someterá a las presiones de selección del estrés ejercidas en las parcelas de los genitores evaluados e involucrados en los cruzamientos realizados. En la mejora genética con frutales habrá, además, que tener en cuenta la respuesta a la selección del patrón, del injerto y de la interacción de ambos en términos de compatibilidad.

En cualquier caso, en los métodos de mejora genética para caracteres poligénicos relacionados con el cambio climático, el reto es poder lograr una correcta identificación de las plantas tolerantes a estreses en forma eficiente y confiable. El problema a la hora de su elección es el gran número de caracteres y parámetros fisiológicos involucrados en la respuesta de la planta, cuando está sometida a un estrés determinado. Asimismo, la eficiencia de un método de selección basado únicamente en el rendimiento se ve limitada por la baja heredabilidad de este carácter y la alta interacción entre los genotipos y el ambiente. La idea es poder combinar en la descendencia de un cruzamiento los caracteres fisiológicos relacionados con una alta productividad y tolerancia a determinados estreses.

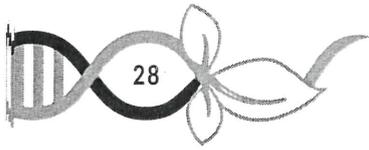
Un aspecto a tener en cuenta para la evaluación de la respuesta fenotípica de los materiales a seleccionar a un amplio rango de condiciones agroecológicas es la necesidad de llevar a cabo ensayos en múltiples localidades y/o años, es decir multiambientes (EMA). El objetivo final de los EMA, y sobre todo cuando nuestros objetivos están relacionados con el cambio climático, puede consistir en identificar una serie de variedades que muestren un rendimiento superior en un amplio rango de ambientes relacionados con el estrés que estamos evaluando, es decir, de adaptación amplia (baja interacción gxe). Otro concepto, es la elección de determinados genotipos adaptados a un ambiente muy específico. Este tipo de ensayos son fundamentales



para poder evaluar la respuesta de los nuevos materiales que vamos seleccionando y consumen una parte muy importante de los recursos disponibles en un programa de mejora (Romagosa et al., 2008).

## 6. Mejora preventiva frente a cambio climático: introgresión

La aplicación de los métodos de mejora genética ha permitido que los programas de mejora puedan responder con una cierta rapidez a la aparición de nuevos retos y necesidades, particularmente cuando se dispone de materiales de élite en un fondo genético adaptado (Cubero, 2013). Sin embargo, cuando se debe recurrir a especies silvestres o materiales no adaptados como fuentes de variación y el carácter o caracteres a introducir son complejos, como muchos de los relacionados con tolerancia a cambio climático, el proceso se puede dilatar a lo largo del tiempo, requiriendo varios años, si no décadas (Dwivedi et al., 2008). Así, es común que cuando no se encuentran fuentes de variación dentro de la especie cultivada, se deba recurrir a especies silvestres relacionadas o formas semidomesticadas (Hajjar y Hodgkin, 2007; Dempewolf et al., 2017). Sin embargo, éstas presentan caracteres desfavorables (Meyer y Purugganan, 2013) muchas veces dominantes y poligénicos, que requieren de varias generaciones para su eliminación. Además, en los cruzamientos interespecíficos es común el fenómeno del arrastre de ligamiento ("linkage drag") por el cual puede ser difícil eliminar genes desfavorables ligados al gen o región génica de interés de la especie silvestre, como en el caso del gen *Ty-1* que confiere resistencia al virus de la cuchara (Tomato Yellow Leaf Curl Virus) introgresado de la especie silvestre *Solanum chilense* en tomate (Verlaan et al., 2011). Así, cuando se debe recurrir a especies silvestres como fuentes de variación en programas de mejora, la incorporación efectiva del gen o genes de interés en variedades comerciales puede demorarse muchos años (Dempewolf et al., 2014, 2017). De esta forma, en ocasiones se dispone de una fuente de variación para un carácter de interés en una especie silvestre, pero su incorporación en variedades comerciales se retrasa debido a las dificultades inherentes de la utilización de especies silvestres en programas de mejora (Hajjar y Hodgkin, 2007; Dwivedi et al., 2008; Meyer y Purugganan, 2013). Para facilitar la utilización de especies silvestres en mejora se han realizado multitud de trabajos de pre-mejora, incluyendo el desarrollo de poblaciones avanzadas de retrocruzamiento, y el desarrollo de colecciones de líneas de introgresión, que facilitan la utilización de genes de interés de especies silvestres en la mejora de plantas cultivadas (Valkoun et al., 2001; Zamir, 2001; Gur y Zamir, 2004; Guerrero et al., 2016).



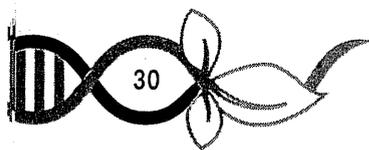
Una nueva propuesta para facilitar la incorporación de la diversidad presente en las especies silvestres relacionadas con los cultivos desde una perspectiva ambiciosa y holística, fundamentalmente dirigida a adaptación de los cultivos frente a cambio climático, es la denominada “introgresiómica” (Prohens et al., 2017). La introgresiómica se ha definido como “*el desarrollo sistemático a escala masiva de materiales y poblaciones portadores de introgresiones de fragmentos genómicos procedentes de especies relacionadas (principalmente silvestres) en un fondo genético de cultivos, de forma que se puedan desarrollar nuevas generaciones de cultivares con propiedades mejoradas*” (Prohens et al., 2017). A este respecto, se propone el desarrollo de múltiples materiales de la especie cultivada con introgresiones de especies silvestres o materiales primitivos, de forma que se generen colecciones de materiales que amplíen considerablemente la base genética del cultivo. Se trata pues de un tipo de mejora preventiva, en un sentido similar al propuesto por McIntosh (1992) para abordar el problema de la superación de resistencias a la roya en trigo. Este autor sugirió el desarrollo de distintas poblaciones preventivas de mejora que intrograsasen genes de resistencia a la roya del trigo, de forma que se dispusiese de materiales de élite con el gen o genes adecuados para la rápida generación de cultivares resistentes una vez aparezcan nuevas razas predominantes que superen los genes de resistencia de los cultivares comúnmente utilizados. De esta forma la aproximación introgresiómica se dirige a la generación masiva de materiales para hacer frente a los retos y necesidades presentes y futuras en mejora, ya sean predecibles, como la adaptación al cambio climático, o no (Prohens et al., 2017). A este respecto, existen dos variantes de la introgresiómica, la denominada “dirigida”, cuyo objetivo son determinados objetivos ya sean específicos o generales (como adaptación al cambio climático), o “no dirigida”, en que el objetivo es la generación de materiales que contengan la mayor diversidad posible procedente de especies silvestres, sin buscar deliberadamente un objetivo concreto.

En definitiva, el objetivo fundamental de la introgresiómica consiste en desarrollar materiales de mejora que, presentando un fondo genético de la especie cultivada, contengan en su conjunto introgresiones de especies silvestres que amplíen sustancialmente el fondo genético de la especie cultivada y puedan ser rápidamente incorporados en los programas de mejora. Esos materiales pueden acortar considerablemente el tiempo necesario para desarrollar nuevos cultivares con características mejoradas, gracias a introgresiones de especies silvestres, especialmente en lo que respecta a caracteres complejos como los derivados de adaptación al cambio climático (Dempewolf et al., 2014).



El desarrollo de la introgresión típicamente sigue varios pasos (Prohens et al., 2017). En un primer paso, es necesario identificar los materiales silvestres a utilizar para el desarrollo de materiales con introgresiones silvestres, lo cual dependerá del tipo de aproximación (“dirigida” o “no dirigida”) y de la disponibilidad de materiales de especies silvestres relacionadas, los cuales a menudo se encuentran infrarepresentados en las colecciones de germoplasma (Castañeda-Álvarez et al., 2016). En el caso de una aproximación “dirigida” los materiales de silvestres relacionadas deberían seleccionarse por presentar una probabilidad elevada de contener el carácter o caracteres de interés, ya sea mediante datos de fenotipado o a partir de información sobre los ambientes en los que crece la especie. En este último caso, la utilización de estrategias como la FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy), que se basa en la asunción de que las especies y accesiones que crecen en un ambiente determinado llevan genes para adaptación a esas condiciones ambientales (Street et al., 2016), puede permitir la selección de materiales que puedan ser útiles en la mejora del carácter o caracteres de interés. Aunque esta estrategia se ha aplicado eficazmente para identificar variedades locales con tolerancia a estreses abióticos que sirvan como fuentes de variación en programas de mejora (Bari et al., 2012; Khazaei et al., 2013), su uso en especies silvestres todavía ha sido poco explotado (Street et al., 2016). También en la elección de las especies silvestres a utilizar en un proceso de introgresión es conveniente tener en cuenta el grupo de germoplasma (gene pool) al que pertenecen y evaluar los riesgos de obtener materiales de introgresión (Prohens et al., 2017). Así, según el concepto de Harlan y de Wet (1971), las especies del germoplasma primario son fácilmente cruzables, las del secundario pueden ser cruzadas pero el grado de éxito puede ser bajo y la descendencia puede ser parcialmente estéril, mientras que las del germoplasma terciario pueden ser difíciles de cruzar y requerir técnicas especiales, como el rescate de embriones, para obtener descendencias, las cuales a menudo presentan un alto grado de esterilidad.

Una vez identificadas las accesiones de especies silvestres a utilizar un siguiente paso es la hibridación y derivación de materiales con introgresiones (Prohens et al., 2017). A este respecto, la hibridación entre la especie cultivada y sus silvestres relacionadas suele ser más complicada que el cruzamiento entre materiales de la especie cultivada (Harlan y de Wet, 1971; Jones, 2003). Aún en el caso de cruzamientos con especies del germoplasma primario en ocasiones la dificultad de cultivar plantas silvestres, debido a requerimientos específicos de fotoperiodo, y otros caracteres típicos de especies silvestres puede dificultar la obtención de híbridos (Prohens et al., 2017). Cuando los cruzamientos son con especies del germoplasma secundario o terciario

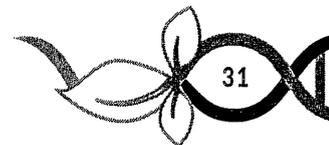


pueden aparecer barreras reproductivas precigóticas y postcigóticas (Tabla 1) que dificulten la obtención de híbridos interespecíficos (Khush y Brar, 1992). A este respecto existen distintas técnicas que, en determinados casos, pueden permitir la superación de dichas barreras (Tabla 1). Una alternativa a la hibridación sexual en cruzamientos alejados es la hibridación somática (Johnson y Veilleux, 2000), aunque el resultado, en caso de obtenerse, es un híbrido poliploide con el que puede ser difícil o imposible obtener descendencias.

**Tabla 1.** Barreras precigóticas y postcigóticas que pueden dificultar la hibridación interespecífica entre especies cultivadas y silvestres relacionadas y principales estrategias para superarlas (basado en Prohens et al., 2017).

Barrera	Estrategias para superarlas
<i>Precigóticas</i>	
Germinación del polen	Tratamientos químicos del estigma Excisión del estigma Utilización de la especie autocompatible como parental femenino cuando la incompatibilidad es unilateral
Desarrollo del tubo polínico	Mezcla de polen con polen compatible
Fertilización	Fertilización in vitro
<i>Postcigóticas</i>	
Desarrollo del embrión	Rescate de embriones y cultivo in vitro Cultivo de semillas inmaduras Modificación del nivel de ploidía

Cuando ya se dispone de híbridos interespecíficos es común recurrir a retrocruzamientos para desarrollar materiales con introgresiones de especies silvestres (Zamir, 2001; Gur y Zamir, 2004). La obtención de híbridos interespecíficos no es garantía de obtención de generaciones de retrocruzamiento, ya que éstos pueden ser total o parcialmente estériles (De Storme y Mason, 2004). Cuando la esterilidad no es total se puede recurrir a utilizar el híbrido interespecífico como parental femenino, ya que el polen debe tener alto vigor para germinar y alcanzar el óvulo, algo que no es necesario en el gameto femenino (Prohens et al., 2017). También la duplicación del genoma del híbrido en ocasiones permite restaurar la fertilidad del mismo (Khush y Brar, 1992; Shivanna y Bahadur, 2015) aunque se obtiene un poliploide. Cuando el número de cromosomas de la especie cultivada y la silvestre es el mismo y se duplica el cromosoma del híbrido interespecífico se obtiene un tetraploide, que en caso de ser fértil se puede retrocruzar con el parental silvestre al cual se le ha duplicado el genoma. Una vez obtenidas una o dos generaciones de retrocruzamiento mediante cultivo de anteras o microsporas se puede volver al estado diploide (Prohens et al., 2017). Un aspecto



importante en la obtención de retrocruzamientos es que a medida que se avanzan generaciones de retrocruzamiento, la fertilidad se recupera (Wall, 1970), facilitando la obtención de materiales con introgresiones.

El paso final en la introgresión para adaptación al cambio climático es la obtención de materiales que puedan ser fácilmente utilizados por el mejorador y que contengan en su conjunto una amplia diversidad procedente de especies silvestres (Prohens et al., 2017). Básicamente, mediante la selección asistida por marcadores en generaciones segregantes se pueden obtener distintos tipos de poblaciones, como colecciones de líneas de sustitución cromosómica (CSLs; "chromosome substitution lines"), cada una de las cuales contiene el genoma de la especie silvestre excepto para una pareja de cromosomas introducida desde la especie silvestre y entre todas representan el genoma de la especie silvestre (Cavanagh et al., 2008), líneas de introgresión (ILs; "introgression lines") que contienen el fondo genético de la especie cultivada y una parte de un cromosoma de la especie silvestre, de forma que al igual que con las CSLs está representado todo, o la mayor parte, del genoma silvestre en la colección (Zamir, 2001), o poblaciones multiparentales avanzadas de entrecruzamientos (MAGIC; multi-parental advanced generation inter-cross) en que entre un conjunto de varios parentales, típicamente 8 o 16, se incluya una especie silvestre (Prohens et al., 2017). Cuando se utilizan varias especies silvestres para obtener estos tipos de poblaciones, este tipo de colecciones aumentan considerablemente la base genética del cultivo, al representar en el mismo el genoma completo de varias especies silvestres y pueden ser rápidamente incorporados en los programas de mejora para adaptación al cambio climático u otros caracteres de interés (Prohens et al., 2017).

## 7. Mejora participativa y evolutiva frente al cambio climático

La biodiversidad agrícola debe estar ligada con las estructuras y relaciones sociales. Los agricultores no suelen participar en los procesos de mejora y selección de los cultivos, adquiriendo la semilla certificada cada año que posteriormente van a sembrar. Las decisiones basadas en la rentabilidad y el beneficio económico han reemplazado a la cultura tradicional a la hora de elegir la variedad a cultivar (Hammer et al., 2003). Esto ha traído como consecuencia la desaparición progresiva de un conocimiento acumulado a lo largo de los años, así como de la mayoría de las variedades locales empleadas en la agricultura convencional.

En países en vías de desarrollo la situación no es tan crítica, existiendo, además proyectos de mejora participativa. Este tipo de iniciativas se están extendiendo de forma progresiva, impulsadas de alguna manera a partir de las variaciones provocadas por el cambio climático. Una de las ventajas de este tipo de mejora es la adopción inmediata por parte de los agricultores de las variedades obtenidas. Es el caso del CIMMYT con maíz en la región de Oaxaca (México) o el del arroz en el Nepal (Joshi et al., 2001).

En Colombia, en la zona de Cundinamarca, se lleva a cabo lo que han denominado IAP (Investigación Acción Participante) como estrategia comunitaria frente al cambio climático. Esto se ha centrado en acciones como el desarrollo de huertas biodinámicas para producción de hortalizas y plantas medicinales, cultivos asociado de judía con maíz para mejorar el suelo y aumentar la productividad, elaboración de panadería por las mujeres de la región, instalación de mercados ecológicos o creación de asociación de productores (Mendoza et al., 2015). En otros países como Nicaragua se desarrolló la variedad de café Marsellesa en 2013 proveniente de una mejora participativa entre pequeños productores y con buenos resultados de producción. Asimismo, en Camerún se realizaron experiencias similares con la obtención de nuevas variedades de cacao. En la región del Sahel en África, las variedades locales de mijo y de sorgo utilizadas por los agricultores familiares poseen una gran capacidad de adaptación a las variaciones climáticas en el tiempo y en el espacio, gracias especialmente a su fotoperiodismo. Se han obtenido variedades de sorgo resistentes a la sequía como Soumba y Gnessiconi en Burkina Faso y Mali mediante selección participativa junto con los mejoradores (Sourisseau, 2014).

Desde el año 2008 el Centro Internacional de la Papa (CIP), junto con la Red Latinpapa, desarrolla programas de selección participativa en Perú para el desarrollo y transferencia de variedades de patata, mediante la metodología denominada MyB (Mamá y Bebé). Dicha técnica se basa fundamentalmente, en la participación activa de los agricultores y actores de la cadena en la selección de variedades, junto con los investigadores para la aplicación de los métodos de selección. De esta forma, se han liberado las variedades Unica, con tolerancia a las heladas y Serranita. En batata o camote se obtuvo la variedad INIA100 (de Haan et al., 2017).

Desde otro punto de vista, es necesario resaltar que la evolución es un cambio de la estructura genética de una población. Esta puede, o no, mejorar el grado de adaptación, entendida aquella como la capacidad para responder genéticamente o fenotípicamente al cambio de condiciones ambientales. También se relaciona con el concepto de eficacia o aptitud de un individuo para transferir sus genes a la próxi-



ma generación. Las causas de la evolución son la selección natural, las mutaciones y la deriva genética, siendo sólo la primera la que contribuye a mejorar el grado de adaptación. La mejora evolutiva basada en la creación de poblaciones variables que co-evolucionan de forma gradual en condiciones climáticas desfavorables es otra estrategia de adaptación al cambio climático. Los sistemas agrícolas diversificados como sistemas agroforestales, sistemas silvopastorales y policultivos, constituyen ejemplos de cómo los agroecosistemas complejos son capaces de adaptarse y evolucionar para resistir los efectos del cambio climático.

## 8. Aplicaciones de la genómica y nuevas técnicas de mejora para adaptación al cambio climático

Los nuevos desarrollos de la genómica y nuevas técnicas de mejora genética pueden contribuir efectivamente al desarrollo de nuevas variedades adaptadas a cambio climático (Jacobsen y Schouten, 2007; Hartung y Schiemann, 2014; Abberton et al., 2016; Prohens et al., 2017). En los últimos años gracias a los avances en nuevas técnicas de secuenciación ha tenido lugar un desarrollo espectacular en el desarrollo y disponibilidad de marcadores moleculares, mapas genéticos, secuencias de genomas y transcriptomas y anotaciones de genes (Pérez-de-Castro et al., 2012; Baute et al., 2015; Brozynska et al., 2016), que facilita la mejora genética para adaptación al cambio climático.

La disponibilidad de plataformas de alto rendimiento que permiten el genotipado de marcadores distribuidos a lo largo del genoma es de gran utilidad en el desarrollo de CSLs y de ILs (Zamir, 2001; Gur y Zamir, 2004; Pérez-de-Castro et al., 2012). De esta forma, se han conseguido este tipo de poblaciones en un amplio número de cultivos (Gur y Zamir, 2004; Dwidevi et al., 2008; Khlestkina et al., 2014). En algunos casos la obtención de estas colecciones de introgresión se ha realizado dirigida específicamente al análisis genético e introgresión de genes relacionados con adaptación al cambio climático. Por ejemplo, recientemente, Gramazio et al. (2017) han obtenido líneas de berenjena con introgresiones de *Solanum incanum*, una especie silvestres emparentada que crece en zonas desérticas y han identificado en las mismas 68 genes candidatos relacionados con tolerancia a la sequía. También la disponibilidad de un amplio número de marcadores permite el mapeo fino y delimitación de los fragmentos introgresados, así como la obtención de sublíneas de introgresión (subILs) mediante la detección de recombinantes (Wendler et al., 2015; King et al., 2016).

Así mismo, la disponibilidad de secuencias de genomas y transcriptomas, permite la identificación y búsqueda de variantes alélicas para genes de interés (Ramkumar et al., 2016). Además de éstas, existen otras muchas posibilidades de utilización de los marcadores genéticos y secuencias genómicas y transcriptómicas en mejora genética, las cuales se revisan en trabajos específicos dedicados a ello (Pérez-de-Castro et al., 2012; Baute et al., 2015; Kole et al., 2015; Brozynska et al., 2016).

Además de las técnicas derivadas de la genómica, que permiten mejorar la eficiencia de los programas de mejora, existen otras técnicas que pueden permitir ampliar la variación disponible para el mejorador (Tester y Langridge, 2010; Hartung y Schiemann, 2014). Una de ellas es la transformación genética, en la que mediante la inserción de genes y secuencias reguladoras de otros organismos es posible obtener fenotipos que no serían posibles mediante hibridación o mutación. Así, se han obtenido plantas transgénicas en distintos cultivos con mayor tolerancia a sequía y a salinidad (Bita y Gerats, 2013; Lawlor, 2013; Fita et al., 2015), estreses abióticos que serán más frecuentes con el cambio climático (Rosenzweig et al., 2014). Así, recientemente se han liberado las primeras variedades de maíz transgénico con tolerancia a la sequía (Nemali et al., 2015). También, la obtención de plantas transgénicas para otros caracteres, como resistencia a plagas y enfermedades ha probado ser de gran utilidad, con nuevos fenotipos e importantes mejoras, siendo cultivadas en más de 185 millones de hectáreas en 2016 (ISAAA, 2016). Sin embargo, en muchos países, y particularmente en Europa, existe un rechazo social a los cultivos transgénicos y la legislación es muy estricta para la autorización de nuevas variedades y cultivos transgénicos (Lutz, 2015).

Una alternativa a las plantas transgénicas para aumentar la variación disponible para el mejorador son las denominadas "nuevas técnicas de mejora genética" (NPBT; new plant breeding techniques) (Lusser et al., 2011; Hartung y Schiemann, 2014). Entre estas se encuentra la cisgénesis (Jacobsen y Schouten, 2007), que consiste en la transformación genética utilizando genes procedentes de especies sexualmente compatibles con el cultivo sin que en el resultado final existan genes marcadores o seleccionables procedentes de otros organismos (Cardi, 2016). A pesar de su potencial, la cisgénesis ha sido poco utilizada para tolerancia a estreses abióticos; en cambio, ha demostrado su utilidad en conferir resistencia a estreses bióticos (Park et al., 2009). Sin embargo, a pesar de que las plantas cisgénicas son similares a las obtenidas por técnicas convencionales, como aquellas obtenidas por translocación inducida (Jacobsen y Schouten, 2007), en determinados países, la incertidumbre legal dificulta su uso (Hartung y Schiemann, 2014).



Otra de las nuevas técnicas muy prometedoras entre las NPBT es la edición genética basada en el sistema CRISPR/Cas9 (Belhaj et al., 2013; Kole et al., 2015; Cardi, 2016). Mediante este sistema es posible la modificación de la secuencia de genes y reguladores, siendo la secuencia final obtenida indistinguible de una mutación espontánea (Cardi, 2016). Es por ello, que la edición genética mediante CRISPR/Cas9 ofrece un amplio potencial en la mejora genética de plantas, incluyendo el desarrollo de plantas adaptadas a cambio climático. Por ejemplo, en maíz, mediante la modificación mediada por CRISPR/Cas9 de un gen regulador de la respuesta a etileno, se han creado variantes alélicas que confieren una mayor tolerancia a la sequía (Shi et al., 2017), demostrando el potencial de esta tecnología para obtener plantas con mayor adaptación al cambio climático. No obstante, al igual que el resto de NPBT, entre las que se incluyen mutagénesis dirigida, la metilación de ADN dependiente de ARN, o la mejora reversa (reverse breeding) (Hartung y Schiemann, 2014), la legislación aplicable a la edición genética está en discusión en muchos países, existiendo también un alto grado de escepticismo entre los consumidores sobre su seguridad (Lusser et al., 2011; Hartung y Schiemann, 2014).

## 9. Conclusiones

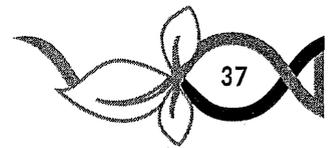
El cambio climático supone un reto sin precedentes para los mejoradores, los cuales debemos obtener variedades que permitan seguir aumentando la producción y la calidad de los cultivos en un escenario de cambio climático. Ello va a requerir realizar un énfasis en la tolerancia a estreses abióticos y bióticos, que se verán intensificados por el cambio climático, y en la resiliencia de los cultivos. Especial atención requiere la erosión genética causada por el cambio climático, tanto en las especies cultivadas como en las silvestres relacionadas, por lo que es necesario adoptar medidas para su conservación. La mejora para adaptación al cambio climático puede beneficiarse de la variación disponible en las especies silvestres relacionadas y en las razas locales adaptadas a ambientes extremos. A este respecto, la aplicación de nuevas aproximaciones como la introgresión, puede permitir ampliar considerablemente la base genética de los cultivos. Esas nuevas aproximaciones, utilizando las herramientas disponibles para el mejorador, en combinación con programas de mejora participativa y evolutiva, son necesarias para el desarrollo de una nueva generación de variedades que permitan hacer frente al escenario de cambio climático. Confiamos que, al igual que ha ocurrido en el último siglo, los desarrollos actuales y futuros en genética y mejora vegetal permitan afrontar exitosamente este importante reto.

## 10. Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado como parte de la iniciativa "Adapting Agriculture to Climate Change: Collecting, Protecting and Preparing Crop Wild Relatives" la cual cuenta con el apoyo del Gobierno de Noruega. El proyecto es gestionado por Global Crop Diversity Trust con el Millenium Seed Bank de los Royal Botanic Gardens, Kew (UK) e implementado en colaboración con bancos de germoplasma nacionales e internacionales e institutos de mejora genética de todo el mundo. Para más información dirigirse a la página web del proyecto: <http://www.cwrdiversity.org/>. Pietro Gramazio agradece a la Universitat Politècnica de València la concesión de un contrato predoctoral (Programa FPI de la UPV convocatoria UPV-Subprograma1/2013).

## 11. Bibliografía

- Abberton, M.; Batley, J.; Bentley, A.; Bryant, J.; Cai, H.; Cockram, J.; Costa de Oliveira, A.; Cseke, L.J.; Dempewolf, H.; De Pace, C.; Edwards, D.; Gepts, P.; Greenland, A.; Hall, A.; Henry, J.; Hori, K.; Howe, G.T.; Hughes, S.; Humphreys, M.; Lightfoot, D.; Marshall, A.; Mayes, S.; Nguyen, H.T.; Ogonnaya, F.C.; Ortiz, R.; Paterson, A.H.; Tuberosa, R.; Valliyodan, B.; Varshney, R.K.; Yano, M. 2016. Global agricultural intensification during climate change: a role for genomics. *Plant Biotechnology Journal* 14:1095-1098.
- Altieri, M.A.; Nicholls, C.I. 2013. Agroecología y resiliencia al cambio climático: principios y consideraciones metodológicas. *Agroecología* 8:7-20.
- Anwar, M.J.; Liu, D.L.; Macadam, I.; Kelly, G. 2013. Adapting agriculture to climate change: a review. *Theoretical and Applied Climatology* 113:225-245.
- Araújo, M.B.; Cabeza, M.; Thuiller, W.; Hannah, L.; Williams, P.H. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 11:1504-1513.
- Ashraf, M. 2002. Salt tolerance of cotton: some new advances. *Critical Reviews in Plant Science* 21:1-30.
- Bari, A.; Street, K.; Mackay, M.; Endresen, D.T.F.; De Pauw, E.; Amri, A. 2012. Focused Identification of Germplasm Strategy (FIGS) detects wheat stem rust resistance linked to environmental variables. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59:1465-1481.
- Baute, G.J.; Dempewolf, H.; Rieseberg, L. 2015. Using genomic approaches to unlock the potential of CWR for crop adaptation to climate change, pp. 268-280. En: Red-



- den, R.; Yadav, S.; Maxted, N.; Dulloo, M.E.; Guarino, L.; Smith, P. (eds.) Crop wild relatives and climate change. Wiley, Hoboken, NJ, USA.
- Bebber, D.P.; Ramotowski, M.A.T.; Gurr, S.J. 2013. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature Climate Change* 3:985-988.
- Bedogni, M.C.; Capezio, S.; Huarte, M. 2009. Comportamiento frente a estrés hídrico de variedades nativas y especies silvestres de papa. *Revista Latinoamericana de la Papa* 15:72-74.
- Belhaj, K.; Chaparro-Garcia, A.; Kamoun, S.; Nekrasov, V. 2013. Plant genome editing made easy: targeted mutagenesis in model and crop plants using the CRISPR/Cas system. *Plant Methods* 9:39.
- Bellon, M.R.; van Etten, J. 2014. Climate change and on-farm conservation of crop landraces in centres of diversity, pp. 137-150. En: Jackson, M.; Ford-Lloyd, B.; Parry, M. (eds.) *Plant genetic resources and climate change*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Betts, R.A.; Jones, C.D.; Knight, J.R.; Keeling, R.F.; Kennedy, J.J. 2016. El Niño and a record CO<sub>2</sub> rise. *Nature Climate Change* 6:806-810.
- Bitá, C.E.; Gerats, T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat-stress tolerant crops. *Frontiers in Plant Science* 4:273.
- Broecker, W.S. 2001. Was the medieval warm period global?. *Science* 291:1497-1499.
- Brozynska, M.; Furtado, A.; Henry, R.J. 2016. Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. *Plant Biotechnology Journal* 14:1070-1085.
- Burke, M.B.; Lobell, D.B.; Guarino, L. 2009. Shifts in African crop climates by 2050, and the implications for crop improvement and genetic resources conservation. *Global Environmental Change* 19:317-325.
- Cardi, T. 2016. Cisgenesis and genome editing: combining concepts and efforts for a smarter use of genetic resources in crop breeding. *Plant Breeding* 135:139-147.
- Carrillo, J.M. 2016. Erosión genética y reemplazo de variedades tradicionales, pp. 29-41. En: Ruiz de Galarreta, J.I.; Prohens, J.; Tierno, R. (eds.) *Las variedades locales en la mejora genética de plantas*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria.
- Carrillo, J.M.; Díez, M.J.; Pérez de la Vega, M.; Nuez, F. 2010. Los recursos Fitogenéticos en la mejora genética vegetal. En J.M. Carrillo et al. (eds.). *Mejora genética y recursos fitogenéticos: nuevos avances en la conservación y utilización de los recursos fitogenéticos*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid. 8 pp.

- Castañeda-Alvarez, N.P.; Khoury, C.; Achicanoy, H.A.; Bernau, V.; Dempewolf, H.; Eastwood, R.J.; Guarino, L.; Harker, R.H.; Jarvis, A.; Maxted, N.; Müller, J.V.; Ramirez-Villegas, J.; Sosa, C.C.; Struik, P.C.; Vincent, H.; Toll, J. 2016. Global conservation priorities for crop wild relatives. *Nature Plants* 2:16022.
- Cavanagh, C.; Morell, M.; Mackay, I.; Powell, W. 2008. From mutations to MAGIC: resources for gene discovery, validation and delivery in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology* 11:215-221.
- Ceccarelli, S.; Grando, S.; Maatougui, M.; Michael, M.; Slash, M.; Haghparast, R.; Rahmanian, M.; Taheri, A.; Al-Yassin, A.; Benbelkacem, A.; Labdi, M.; Mimoun, H.; Nachit, M. 2010. Plant breeding and climate changes. *Journal of Agricultural Science* 148: 627-637.
- Chakraborty, S. 2013. Migrate or evolve: options for plant pathogens under climate change. *Global Change Biology* 19:1985-2000.
- Císcar, J.C. 2009. Climate change impacts in Europe: final report of the PESETA Research project. European Commission – Joint Research Centre, Sevilla.
- Cuartero J.; Romero-Aranda, R.; Yeo, A.R.; Flowers T.J. 2002. Variability for some physiological characters affecting salt tolerance in tomato. *Acta Horticulturae* 573:435-441.
- Cubero, J.I. 2013. Introducción a la mejora genética vegetal. Mundiprensa, Madrid.
- Cubero, J.I. 2016. De las plantas silvestres a las variedades tradicionales: domesticación y evolución, pp. 9-27. En: Ruiz de Galarreta, J.I.; Prohens, J.; Tierno, R. (eds.) Las variedades locales en la mejora genética de plantas. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria.
- Cuevas-Reyes P. 2010. Importancia de la resiliencia biológica como posible indicador del estado de conservación de los ecosistemas: implicaciones en los planes de manejo y conservación de la biodiversidad. *Biológicas* 12: 1-7.
- Darnhofer, I. 2014. Resilience and why it matters for farm management. *European Review of Agricultural Economics* 41:461-484.
- De Haan, S.; Salas, E.; Fonseca, C.; Gastelo, M.; Amaya, N.; Bastos, C.; Hualla, V.; Bonierbale M. 2017. Selección participativa de variedades de papa (SPV) usando el diseño mamá y bebé: una guía para capacitadores con perspectiva de género. Centro Internacional de la Papa, Lima, Peru. 82 pp.
- De Storme, N.; Mason, A. 2014. Plant speciation through chromosome instability and ploidy change: Cellular mechanisms, molecular factors and evolutionary relevance. *Current Plant Biology* 1:10-33.



- Dempewolf, H.; Baute, G.; Anderson, J.; Kilian, B.; Smith, C.; Guarino, L. 2017. Past and future use of wild relatives in crop breeding. *Crop Science* 57:1070-1082.
- Dempewolf, H.; Eastwood, R.J.; Guarino, L.; Khoury, C.K.; Müller, J.V.; Toll, J. 2014. Adapting agriculture to climate change: a global initiative to collect, conserve, and use crop wild relatives. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 38:369-377.
- Dobra, J.; Motyka, V.; Dobrev, P.; Malbeck, J.; Prasil, I. T.; Haisel, D.; Gaudinova, A.; Havlova, M.; Gubis, J. y Vankova, R. 2010. Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content. *Journal of Plant Physiology* 167:1360-1370.
- Dwivedi, S.L.; Upadhyaya, H.D.; Stalker, H.T.; Blair, M.W.; Bertoli, D.J.; Nielen, S.; Ortiz, R. 2008. Enhancing crop gene pools with beneficial traits using wild relatives. *Plant Breeding Reviews* 30:179-230.
- FAO. 2010. The second report on the state of the World's plant genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization, Roma, Italia.
- Fita, A.; Rodríguez-Burruezo, A.; Boscaiu, M.; Prohens, J.; Vicente, O. 2015. Breeding and domesticating crops adapted to drought and salinity: a new paradigm for increasing food production. *Frontiers in Plant Science* 6:978.
- Foolad, M. R. 2007. Tolerance to Abiotic Stresses. En: Razdan, M. K. y Matoo, A. K. Eds. *Genetic Improvement of Solanaceous Crops, vol 2: Tomato*. Science Publishers, Enfield, USA. pp. 521-590.
- Ford-Lloyd, B.; Engels, J.M.M.; Jackson, M. 2014. Genetic resources and conservation challenges under the threat of climate change, pp. 16-37. En: Jackson, M.; Ford-Lloyd, B.; Parry, M. (eds.) *Plant genetic resources and climate change*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Fowler, C. 2016. Seeds on ice in the Arctic Circle, the Svalbard Global Seed Vault is not waiting for doomsday, but is a secure backup for crop diversity. *American Scientist* 104:304-308.
- Gramazio, P.; Prohens, J.; Plazas, M.; Mangino, G.; Herraiz, F.J.; Vilanova, S. 2017. Development and characterization of advanced backcross materials and an introgression line population of *Solanum incanum* in a *S. melongena* background. *Frontiers in Plant Science* 8:1477.
- Guarino, L.; Lobell, D.B. 2011. A walk on the wild side. *Nature Climate Change* 1:374-375.
- Guerrero, R.F.; Posto, A.L.; Moyle, L.C.; Hahn, M.W. 2016. Genome-wide patterns of regulatory divergence revealed by introgression lines. *Evolution* 70:696-706.

- Gur, A.; Zamir, D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLOS Biology* 2:e245.
- Hajjar, R.; Hodgkin, T. 2007. The use of crop wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica* 156:1-13.
- Hamada E.; Ghini R. 2011. Impactos del cambio climático en plagas y enfermedades de las plantas en Brasil. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2:195-205.
- Hannukkala A.O.; Kaukoranta T.; Lehtinen A.; Rahkonen A. 2007. Late-blight epidemics on potato in Finland, 1933–2002; increased and earlier occurrence of epidemics associated with climate change and lack of rotation. *Plant Pathology* 56: 167-176.
- Hammer, K.; Gladis, T.; Diederichsen, A. 2003. In situ and on-farm management of plant genetic resources. *European Journal of Agronomy* 19:509-517.
- Harlan J.R. 1975. Our Vanishing Genetic Resources. *Science* 188:618-621.
- Harlan, J.R.; de Wet, J.M.J. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20:509-517.
- Hartung, F.; Schiemann, J. 2014. Precise plant breeding using new genome editing techniques: opportunities, safety and regulation in the EU. *Plant Journal* 78:742-752.
- Igartua, E.; Gracia, M.P. 1999. Divergent selection for salinity tolerance at germination-emergence stage in grain sorghum. *Maydica* 43:161-168.
- IPCC. 2014. Climate change synthesis report 2014. Intergovernmental Panel on Climate Change, Ginebra, Suiza.
- ISAAA. 2016. Global status of commercialized biotech/GM crops: 2016. ISAAA Brief No. 52. ISAAA, Ithaca, NY, USA.
- Jacobsen, E.; Schouten, H.J. 2007. Cisgenesis strongly improves introgression breeding and induced translocation breeding of plants. *Trends in Biotechnology* 25:219-223.
- Jarvis, A.; Lane, A.; Hijmans, R.J. 2008. The effect of climate change on crop wild relatives. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126:13-23.
- Johnson, A.A.T.; Veilleux, R.E. 2000. Somatic hybridization and applications in plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 20:167-225.
- Jones, T.A. 2003 The restoration gene pool concept: beyond the native versus non-native debate. *Restoration Ecology* 11:281-290.
- Joshi K.D.; Sthapit B.R.; Witcombe J.R. 2001. How narrowly adapted are the products of decentralised breeding?. The spread of rice varieties from a participatory plant breeding programme in Nepal. *Euphytica* 122:589-597.



- Khazaei, H.; Street, K.; Bari, A.; Mackay, M.; Stoddard, F.L. 2013. The FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy) approach identifies traits related to drought adaptation in *Vicia faba* genetic resources. PLOS ONE 8:e63107.
- Khlestkina, E.K. 2014. Current applications of wheat and wheat-alien precise genetic stocks. Molecular Breeding 34:273-281.
- Khush, G.S.; Brar, D.S. 1992. Overcoming the barriers in hybridization, pp 47-61. En: Kalloo, G.; Chowdhury, J.B. (eds.) Distant hybridization of crop plants. Springer, Berlin, Alemania.
- King, J.; Grewal, S.; Yang, C.; Hubbart, S.; Scholefield, D.; Ashling, S.; Edwards, K.J.; Allen, A.M.; BurrIDGE, A.; Bloor, C.; Davassi, A.; da Silva, G.J.; Chalmers, K.; King, I.P. 2016. A step change in the transfer of interspecific variation into wheat from *Amblyopyrum muticum*. Plant Biotechnology Journal 15:217-226.
- Kole, C.; Muthamilarasan, M.; Henry, R.; Edwards, D.; Sharma, R.; Abberton, M.; Batley, J.; Bentley, A.; Blakeney, M.; Bryant, J.; Cai, H.; Cakir, M.; Cseke, L.J.; Cockram, J.; de Oliveira, A.C.; De Pace, C.; Dempewolf, H.; Ellison, S.; Gepts, P.; Greenland, A.; Hall, A.; Hori, K.; Highes, S.; Humphreys, M.W.; Iorizzo, M.; Ismail, A.B.; Marshall, A.; Mayes, S.; Nguyen, H.T.; Ogonnaya, F.C.; Ortiz, R.; Paterson, A.H.; Simon, P.W.; Tohme, J.; Tuberosa, R.; Valliyodan, B.; Varshney, R.K.; Wulschleger, S.D.; Yano, M.; Prasad, M. (2015) Application of genomics-assisted breeding for generation of climate resilient crops: progress and prospects. Frontiers in Plant Science 6:563.
- Lawlor, D.W. 2013. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. Journal of Experimental Botany 64:83-108.
- Lema M.; Soengas P.; Velasco P.; Cartea M.E. 2010. Las razas locales como reservorio de variabilidad genética. En Carrillo et al. (eds). Mejora genética y recursos fitogenéticos. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid. 563 p.
- Lusser, M.; Parisi, C.; Plan, D.; Rodríguez-Cerezo, E. 2011. New plant breeding techniques: state-of-the-art and prospects for commercial development. Reference Report by the Joint Research Centre of the European Commission. Publications Office of the European Union, Luxembourg, Luxemburgo.
- Lutz, J.M. 2015. Public acceptance of plant biotechnology and GM crops. Viruses 7:4254-4281.

- Maxted, N.; Dulloo, E.; Ford-Lloyd, B.V.; Iriondo, J.M.; Jarvis, A. 2008. Gap analysis: a tool for complementary genetic conservation assessment. *Diversity and Distributions* 14:1018-1030.
- McIntosh, R.A. 1992. Pre-emptive breeding to control wheat rusts. *Euphytica* 63:103-113.
- Mendoza, S.A.; Cano J.G.; Rojas F. 2015. Acción comunitaria frente al fenómeno del cambio climático en el páramo de la región del Guavio, Cundinamarca, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental* 6:267-279.
- Meyer, R.S.; Purugganan, M.D. 2013. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics* 14:840-852.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167: 645-663.
- Munns, R.; James, R.A.; Xu, B., Athman, A.; Conn, S.J.; Jordans C.; Byrt, C.S.; Hare, R.A.; Tyerman, S.D.; Tester M.; Plett, D.; Gilliham, M. 2012. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na<sup>+</sup> transporter gene. *Nature Biotechnology* 30: 360-366.
- Nemali, K.S.; Bonin, C.; Dohleman, F.G.; Stephens, M.; reeves, W.R.; Nelson, D.E.; castiglioni, P.; Whitsel, J.E.; Sammons, B.; Silady, R.A.; Anstrom, D.; Sharp, R.E.; Patharkar, O.R.; Clay, D.; Coffin, M.; Nemeth, M.A.; Leibman, M.E.; Luethy, M.; Lawson, M. 2015. Physiological responses related to increased grain yield under drought in the first biotechnology-derived drought-tolerant maize. *Plant, Cell, and Environment* 38:1866-1880.
- Nicholls, R.J.; Tol, R.S.J. 2006. Impacts and responses to sea-level rise: a global analysis of the SRES scenarios over the twenty-first century. *Physiological Transactions of the Royal Society A - Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 364:1073-1095.
- Pandey, S.K.; Nookarajua, A.; Upadhyaya, C.P.; Gururani, M.A.; Venkatesh, J.; Kim, D.H.; Park, S.W. 2011. An update on biotechnological approaches for improving abiotic stress tolerance in tomato. *Crop Science* 51:2303-2324.
- Park, T.H.; Vleeshouwers, V.G.A.A.; Jacobsen, E.; van der Vossen, E.; Visser, R.G.F. 2009. Molecular breeding for resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in potato (*Solanum tuberosum* L.): a perspective of cisgenesis. *Plant Breeding* 128:109-117.
- Parra-Quijano, M.; Iriondo, J.M.; Torres, E. 2011. Improving representativeness of genebank collections through species distribution models, gap analysis and ecogeographical maps. *Biodiversity and Conservation* 21:79-96.

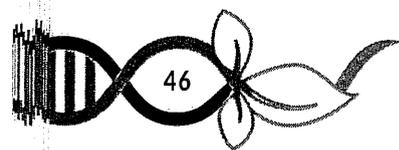


- Parry, M.L.; Canziani, O.F.; Palutikof, J.P.; van der Linden, P.J.; Hanson, C.E. 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 982 pp.
- Pauls, S.U.; Nowak, C.; Bálint, M.; Pfenninger, M. 2013. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology* 22:925-946.
- Pérez-de-Castro, A.M.; Vilanova, S.; Cañizares, J.; Pascual, L.; Blanca, J.M.; Díez, M.J.; Prohens, J.; Picó, B. 2012. Application of genomic tools in plant breeding. *Current Genomics* 13:179-195.
- Perez-Hedo, M.; Urbaneja, A. 2015. Resiliencia en hortícolas: el cultivo del tomate. *Agrícola Vergel* 165-167.
- Prohens, J.; Gramazio, P.; Plazas, M.; Dempewolf, H.; Kilian, B.; Díez, M.J.; Fita, A.; Herreraiz, F.J.; Rodríguez-Burruezo, A.; Soler, S.; Knapp, S.; Vilanova, S. 2017. Introgressomics: a new approach for using crop wild relatives for adaptation to climate change. *Euphytica* 213:158.
- Qin, F.; Kakimoto, M.; Sakuma, Y.; Maruyama, K.; Osakabe, Y.; Tran, L.S.P. 2007. Regulation and functional analysis of ZmDREB2A in response to drought and heat stress in *Zea mays* L. *Plant Journal* 50:54-69.
- Ramírez-Villegas, J.; Khoury, C.; Jarvis, A.; Debouck, D.G.; Guarino, L. 2010. A gap analysis methodology for collecting crop gene pools: A case study with *Phaseolus* beans. *PLOS ONE* 5:e13497.
- Ramkumar, Madhav, M.S.; Rama Devi, S.J.S.; Umakanth, B.; Pandey, M.K.; Prasad, M.S.; Sundaram, R.M.; Viraktamath, B.C.; Ravindra Babu, V. 2016. Identification and validation of novel alleles of rice blast resistant gene *Pi54*, and analysis of their nucleotide diversity in landraces and wild *Oryza* species. *Euphytica* 209:725-737.
- Reynolds, M.P.; Trethowan, R.M. 2007. Physiological interventions in breeding for adaptation to abiotic stress. En J.H.J. Spiertz, P.C. Struik and H.H. van Laar (eds.), *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations*, 129-146. Springer. Holanda.
- Romagosa, I.; Voltas, J.; Malosetti, M.; van Eeuwijk, F.A. 2008. Interacción genotipo por ambiente. En Avial et al. (eds). *La adaptación al ambiente y los estreses abióticos en la mejora genética vegetal*. IFAPA. Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. Sevilla. 107-136.

- Ruiz de Galarreta, J.I.; Ezpeleta, B.; Pascualena, J.; Ritter E. 2006. Combining ability and correlations in early generations of potato. *Plant Breeding* 125:183-186.
- Richerson, P.J.; Boyd, R.; Bettinger, R.L. 2001. Was Agriculture imposible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? A climate change hypothesis. *American Antiquity* 66:387-411.
- Rosenzweig, C.; Elliott, J.; Deryng, D.; Ruane, A.C.; Müller, C.; Arneth, A.; Boote, K.J.; Folberth, C.; Glotter, M.; Khabarov, N.; Neumann, K.; Piontek, F.; Pugh, T.A.M.; Schmid, E.; Stehfest, E.; Yang, H.; Jones, J.W. 2014. Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 111:3268-3273.
- Saint-Pierre, C.; Peterson, C.W.; Ross A.S.; Ohm, J.B.; Verhoeven, M.C.; Larson M.; Hofer, B. 2008. White wheat grain quality changes with genotype, nitrogen fertilization, and water stress. *Agronomy Journal* 100:414-420.
- Schönhals, E.M.; Ortega, F.; Barandalla, L.; Aragones, A.; Ruiz de Galarreta, J.I.; Liao, J.C.; Sanetomo, R.; Walkemeir, B.; Tacke, E.; Ritter, E.; Gebhardt G. 2017. Identification and reproducibility of diagnostic DNA markers for tuber starch and yield optimization in a novel association mapping population of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 129:767-785.
- Shi, J.; Gao, H.; Wang, H.; Lafitte, R.; Archibald, R.L.; Yang, M.; Hakimi, S.M.; Mo, H.; Habben, J.E. 2017. ARGOS8 variants generated by CRISPR-Cas9 improve maize grain yield under field drought stress conditions. *Plant Biotechnology Journal* 15:207-216.
- Shivanna, K.R.; Bahadur, B. 2015. Efficacy of biotechnological approaches to raise wide sexual hybrids, pp. 347-362. En: Bahadur, B.; Rajam, M.V.; Sahijram, L.; Krishnamurthy, K.V. (eds.) *Plant biology and biotechnology: Volume II: Plant genomics and biotechnology*. Springer India, New Delhi, India.
- Singh S.P. 2007. Drought resistance in the Race Durango dry bean landraces and cultivars. *Agronomy Journal* 99:1229-1225.
- Solomon S. 2007. *Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, New York, USA.
- Sourisseau J. M. 2014. *Agriculturas familiares*. Agropolis international. Montpellier, Francia, 64 p.
- Street, K.; Bari, A.; Mackay, M.; Amri, A. 2016. How the Focused Identification of Germplasm Strategy (FIGS) is used to mine plant genetic resources collections for



- adaptive traits, pp. 54-63. En: Maxted, N.; Dulloo, M.E.; Ford-Lloyd, B.V. (eds.) Enhancing crop gene pool use: Capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Syfert, M.M.; Castañeda-Álvarez, N.P.; Khoury, C.; Särkinen, T.; Sosa, C.C.; Achicanoy, H.A.; Bernau, V.; Prohens, J.; Daunay, M.C.; Knapp, S. 2016. Crop wild Relatives of the brinjal eggplant (*Solanum melongena*): Poorly represented in genebanks and many species at risk of extinction. *American Journal of Botany* 103:635-651.
- Tollenaar M., Lee E.A. 2006. Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica* 51:399-408.
- Tester, M.; Langridge, P. 2010. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327:818-822.
- Valkoun, J.J. 2001. Wheat pre-breeding using wild progenitors. *Euphytica* 119:17-23.
- Van de Wouw, M.; Kik, C.; van Hintum, T.; van Treuren, R.; Visser, B. 2010. Genetic erosion in crops: concept, research results and challenges. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization* 8:1-15.
- Verlaan, M.G.; Szinay, D.; Hutton, S.F.; de Jong, H.; Kormelink, R.; Visser, R.G.F.; Scott, J.W.; Bai, Y. 2011. Chromosomal rearrangements between tomato and *Solanum chilense* hamper mapping and breeding of TYLCV resistance gene *Ty-1*. *Plant Journal* 68:1093-1103.
- Wall, J.R. 1970. Experimental introgression in the genus *Phaseolus*. I. Effect of mating systems on interspecific gene flow. *Evolution* 24:356-366.
- Wanner, H.; Beer, J.; Bütikofer, J.; Crowley, T.J.; Cubash, U.; Flückiger, J.; Goose, H.; Grosjean, M.; Joos, F.; Kaplan, J.O.; Küttel, M.; Müller, S.A.; Prentice, C.; Solomina, O.; Stocker, T.F.; Tarasov, P.; Wagner, M.; Widmann, M. 2008. Mid- to Late Holocene climate change: an overview. *Quaternary Science Reviews* 27:1791-1828.
- Wendler, N.; Mascher, M.; Himmelbach, A.; Johnston, P.; Pickering, R.; Stein, N. 2015. *Bulbosum* to go: a toolbox to utilize *Hordeum vulgare/bulbosum* introgressions for breeding and beyond. *Molecular Plant* 8:1507-1519.
- Weyhrich, R.A.; Lamkey, K.R.; Hallauer, A.R. 1998. Response to seven methods of recurrent selection in the BS1 maize population. *Crop Science* 38:308-321.
- Woo, J.W.; Kim, J.; Kwon, S.I.; Corvalán, C.; Cho, S.W. 2015. DNA-free genome editing in plants with preassembled CRISPR-Cas9 ribonucleoproteins. *Nature Biotechnology* 33:1162-1164.
- Woods, A.J.; Heppner, D.; Kope, H.; Burleigh, J.; Maclauchlan, L. 2010. Forest health and climate change: a British Columbia perspective. *Forestry Chronicle* 86:412-422.



Wright, H.E.; Thrope, J.L.2003. Climate change and the origin of Agriculture in the Near East, pp. 49-62. En: Mackay, A.; Battarbee, R.; Birks, J.; Oldfield, F. (eds.) Global change in the Holocene, Routledge, Londres, Reino Unido.

Zalasiewicz, J.; Williams, M. 2016. A geological history of climate change, pp. 3-17. En: Letcher, T.M. (ed.) Climate change: observed impacts on plante Earth. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.

Zamir, D. 2001. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. Nature Reviews Genetics 2:983-989.