



Análisis de la interacción genotipo ambiente en el cultivo de la soya (*Glycine max* (L) Merrill)

Analysis of the genotype environment interaction in the of soybean crop (*Glycine max* (L) Merrill)

Alejandro Mederos-Ramírez*, Rodobaldo Ortiz-Pérez

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700.

RESUMEN: El comportamiento diferenciado de las variedades en diferentes ambientes es lo que se conoce como interacción genotipo y ambiente (GxA), aspecto que es importante cuando los ambientes de selección y de destino son diferentes. Este es el problema fundamental del mejoramiento genético de las plantas. La selección directa en el ambiente de destino siempre ha sido más efectiva, pues permite mejorar la adaptación específica de las variedades en el propio ambiente donde crecerá; así, los cultivares y los cultivos expresan su mayor potencial. La definición del cultivar con mejor adaptación y su interacción con las fechas de cultivo tienen los mayores beneficios y posibilitan mejor la preparación para manejar los efectos del cambio climático, lo que favorece la selección de materiales en las fincas. Esta revisión bibliográfica se realizó con el objetivo de resaltar la importancia del análisis de la interacción genotipo-ambiente en el programa de mejoramiento genético en el cultivo de la soya, donde se abordan aspectos esenciales acerca del cultivo, tales como, su clasificación taxonómica; principales características morfológicas y genéticas; biotecnología aplicada para la mejora genética, así como elementos a tener en cuenta para el mejoramiento genético y análisis de la interacción genotipo-ambiente en dicho cultivo. Además, se trata conceptos básicos como la adaptabilidad y la estabilidad. Se concluye que la interacción genotipo-ambiente en los programas de mejora tiene una influencia determinante para la obtención de nuevos cultivares y genotipos más estables y con mejor adaptación específica a la hora de realizar la selección y que el desarrollo de estrategias que integren el fitomejoramiento tradicional con técnicas moleculares modernas favorecen el programa de mejoramiento genético de los cultivos.

Palabras clave: adaptabilidad, estabilidad, mejoramiento genético, selección.

ABSTRACT: The differentiated behavior of the varieties in different environments is what is known as genotype-environment interaction (GxE). A very important aspect when the selection and destination environments are different. This is the fundamental problem of the genetic improvement of plants. Direct selection in the destination environment has always been more effective, since it allows to improve the specific adaptation of the varieties in the environment where they will grow. Thus, cultivars and crops express their greatest potential. The definition of the cultivar with better adaptation and its interaction with dates of cultivation has the greatest benefits. It makes possible better preparation to manage the effects of climate change, which favors the selection of materials on farms. This bibliographical review was carried out with the objective of highlighting the importance of the genotype-environment interaction analysis in the genetic improvement program in the soybean crop, where essential aspects of the crop are addressed, such as its taxonomic classification, main morphological characteristics and genetics, applied biotechnology for genetic improvement, as well as elements to take into account for the genetic improvement and analysis of the genotype environment interaction in this crop. In addition, basic concepts such as adaptability and stability are discussed. It is concluded that the genotype environment interaction in the improvement programs has a determining influence on the new cultivar obtaining and more stable genotypes and with better specific adaptation at the time of making the selection and that the development of strategies that integrate the traditional plant breeding with modern molecular techniques they enhance the program of genetic improvement of the crops.

Key words: genetic improvement, selection, adaptability, stability.

*Autor para correspondencia: mrrole@inca.edu.cu

Recibido: 27/01/2020

Aceptado: 08/10/2020

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0).
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



INTRODUCCIÓN

De origen asiático, la soya cultivada (*Glycine max* (L) Merrill), es nativa del norte y centro de China (1). Se conoce que llegó a Cuba en 1904 procedente de Estados Unidos y fue sembrada en la Estación Agronómica de Santiago de las Vegas en La Habana, hoy Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical (INIFAT) (2).

De las oleaginosas que se producen a nivel mundial, el frijol de soya ocupa el primer lugar en cuanto a producción y consumo con más del 50 % en cada uno de esos conceptos, en relación al resto de las semillas oleaginosas, por su gran diversidad de usos, derivado de su alto contenido de proteína y calidad de aceite (3). En promedio, el grano seco contiene 20 % de aceite y 40 % de proteína (4). Los principales subproductos obtenidos de la soya son el aceite para el consumo humano y la harina utilizada como ingrediente proteico de alimentos balanceados para animales domésticos (principalmente cerdos y aves). Además, el aceite representa una opción para la producción de biodiesel (3). La proteína de la soya contiene todos los aminoácidos esenciales para los humanos y es la única proteína de origen vegetal con una calidad valorada por la puntuación de sus aminoácidos del 100 %, equiparable a las proteínas de origen animal, aunque es limitante en un aminoácido (metionina), por lo que es importante que sea combinada con un cereal (arroz, quinoa, avena) o con proteína animal para poder formar una buena calidad de proteína (4,5). La soya representa el 56 % de la producción total de las oleaginosas cultivadas a nivel mundial, siendo Brasil, Estados Unidos y Argentina los principales productores y exportadores del mundo.

El país suramericano (Brasil), que es el mayor exportador, estima cosechar alrededor de 123 millones de toneladas métricas de semillas oleaginosas en la temporada 2019-2020, con lo que superará la cosecha de su rival del norte de 112,9 millones (6). En estos momentos la producción mundial de soya asciende a 354,5 millones de toneladas, un 5,2 % (17,8 millones de toneladas) más que en la campaña 2017/2018 (7), cubriendo un total de 127 millones de hectáreas sembradas para un rendimiento promedio por hectáreas de 2,8 toneladas (8). Parte de estos incrementos se ha podido obtener hoy en día, al emplear la ingeniería genética sumada a las prácticas convencionales como una herramienta más para mejorar o modificar los cultivos con el objetivo de obtener mayores rendimientos de los mismos y garantizar la seguridad alimentaria mundial (9).

Existen una serie de prácticas de manejo que, si bien no deben ser tomadas como una receta, sirven para cumplir el objetivo de un adecuado establecimiento del cultivo, que permitirá el máximo crecimiento durante el período crítico y la utilización más adecuada de los recursos disponibles. El ambiente define el crecimiento y desarrollo del cultivo y, por ende, la respuesta productiva del grupo de madurez elegido (10). La interacción Genotipo-Ambiente (GxA) es un fenómeno extremadamente común, fundamental a la hora de evaluar: la estabilidad; las adaptaciones específicas y generales de cultivares en un determinado ambiente, en el

que se quiere introducir, así como los potenciales productivos y limitaciones de estos en las localidades (11). La máxima expresión del potencial productivo del ambiente y del cultivar se logra con un correcto manejo del cultivo que contemple la elección de los cultivares en función de su rendimiento y adaptación (12).

TAXONOMÍA Y CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DEL CULTIVO

Glycine max (L.) Merrill, como muestra la Tabla 1, pertenece a la familia Fabaceae (Leguminosae). Es una planta herbácea anual, cuyo ciclo productivo oscila de tres a siete meses y de 40 a 100 cm de envergadura según el cultivar (13). El sistema aéreo de la planta, hojas, tallos y vainas son pubescentes, variando el color de los bellos de rubio a pardo más o menos grisáceo. Las hojas son alternas, trifoliadas de color verde en estado vegetativo y en la madurez se tornan amarillas-carmelitasas, el tallo es erecto y ramificado (14). La flor es perfecta (hermafrodita), se encuentra en inflorescencias racimosas axilares en número variable, es amariposada de color blanquecino o púrpura, según el cultivar. El fruto es una vaina dehiscente por ambas suturas de forma achatada, pubescente, con una longitud 2 a 7 cm y un diámetro entre 1 a 2,5 cm de color verde en la inmadurez, que se torna amarilla, gris o negra cuando está madura, cada fruto contiene de dos a tres semillas redondeadas, con un diámetro de 5 a 10 mm (15). El sistema radical es pivotante y puede alcanzar una profundidad de 15-30 cm, además es capaz de nodular en simbiosis con bacterias del género *Rizobium* (16).

Tabla 1. Clasificación taxonómica del cultivo de soya (17)

Dominio	Eukarya
Reino	Plantae
División	Magnoliophyta
Clase	Magnoliopsida
Subclase	Rosidae
Orden	Fabales
Familia	Fabaceae
Subfamilia	Faboideae
Género	<i>Glycine</i>
Especie	<i>Glycine max</i> (L.) Merrill

CARACTERÍSTICAS GENÉTICAS DE LA SOYA

Glycine max, así como su ancestro *Glycine soja* Sieb-Zucc tienen una dotación cromosómica $2n=2x=40$ por lo que son diploides con dos juegos de cromosomas homólogos con un par de alelos por cromosoma, donde la transmisión de caracteres de los progenitores a la descendencia es de herencia disómica (18).

El genoma de la soya (William 82) descifrado por un grupo de científicos de casi veinte institutos de investigación, muestran que el DNA de esta planta contiene, en sus 20 pares de cromosomas, alrededor de 46.430 genes codificantes de proteínas de alta confianza,

conformados por algo más de 1 100 millones de pares de bases o nucleótidos. Con el genoma secuenciado, la comunidad científica tiene hoy el acceso también a la información de más de 20 000 especies de legumbres y puede explorar la innovación evolutiva extraordinaria que representa la fijación simbiótica del nitrógeno (18,19). Diversos estudios con marcadores moleculares indican que la soya cultivada presenta niveles bajos de diversidad, debido a la reducida base genética de la que han partido la mayoría de los programas de mejoramiento genético de la soya en el mundo (20). La información genética es la base esencial de los programas actuales de mejora de cultivos. Se requiere información precisa para el seguimiento efectivo de las variaciones genómicas, el mapeo de *loci* de rasgos importantes y el descubrimiento de nuevos alelos (21); donde el germoplasma silvestre constituye una proporción significativa de los recursos genéticos de las principales especies de cultivos (22,23). El genoma de referencia de alta calidad de la soya silvestre es una herramienta crucial para su uso en dichos estudios, porque aumenta la precisión del análisis genético de las poblaciones (21).

Durante la domesticación del cultivo han ocurrido cambios hereditarios que están siendo revelados por el mapeo de genes y análisis del genoma, lo que ha dado como resultado que las accesiones de diferentes áreas geográficas presenten una alta diversidad genética (24). Una característica sorprendente del genoma de la soya es que el 57 % de la secuencia genómica ocurre en regiones heterocromáticas ricas en repeticiones y de baja recombinación que rodean a los centrómeros. La relación promedio de la distancia genético-física es de 1 cM por 197 kb en regiones eucromáticas y de 1 cM por 3.5 Mb en regiones heterocromáticas (24,25). El 93 % de la recombinación se produce en la región genómica eucromática rica en genes de escasa repetición, que solo representa el 43 % del genoma. Sin embargo, el 21,6 % de los genes de alta confianza se encuentran en las regiones ricas en repetición en los centros cromosómicos (25).

MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LA SOYA

El mejoramiento genético de las plantas se basa en una completa comprensión y aplicación de los principios de la genética. Exige también el conocimiento de los factores que afectan la adaptación de los cultivares. Los caracteres más importantes pueden ser en mayor medida modificados por el ambiente. Esto conduce también a que no se puedan extraer, con suficiente seguridad, conclusiones sobre los fundamentos genotípicos de un carácter a partir de su expresión fenotípica: $sp^2 = sG^2 + sA^2 + sGA^2$, el Fenotipo es igual al Genotipo, al Ambiente y la Interacción GxA. Esto tiene como consecuencia que genotipos diferentes alcanzan por modificaciones los mismos rendimientos (10,12).

La abrumadora mayoría de productos agrícolas que conocemos y empleamos, no son el resultado de la evolución natural de las plantas, sino de la manipulación de los humanos. El mejoramiento genético en los cultivos tiene

como finalidad potenciar las plantas con relación a su entorno y alcanzar un mayor rendimiento de sus frutos comestibles o utilizables para satisfacer sus necesidades, además de contribuir en la sostenibilidad de los sistemas agropecuarios de producción, mediante el desarrollo de genotipos adaptados a nuevos requerimientos ambientales y nuevas demandas del mercado de consumo (26). El uso de métodos para la mejora genética del cultivo de soya es el control más económico y ambientalmente seguro para obtener cultivares altamente productivos en condiciones adversas (obtener ganancia genética para el rendimiento y otros caracteres asociados al mismo en el ambiente). Las especies autógamas generalmente se mejoran por dos métodos, inducción de mutaciones y la hibridación artificial, aunque la introducción de nuevas variedades no se considera un método de mejora, conduce a un mayor rendimiento de producción (27). Al mejorar la genética de los cultivos se reduce el costo por tonelada producida y se logra la resistencia a plagas y enfermedades, al tiempo que se aumentan los rendimientos y la calidad de los granos (27,28).

El objetivo central de cualquier programa de mejoramiento de un cultivo de importancia económica, es la liberación de cultivares más productivos, resistentes a las más disímiles condiciones de explotación comercial. Se estima que la contribución del mejoramiento genético al incremento de los rendimientos en los cultivos, de manera general, es de alrededor del 50 % (29).

Los programas de mejoramiento genético en el cultivo de la soya se enfocan, principalmente, en el rendimiento de semillas con alto contenido de proteína y cultivares con resistencia genética a factores bióticos y abióticos (28). Estos programas de mejora han hecho un aporte significativo a la mejora productiva de soya, el rendimiento desde 1969 a 2010 aumentó a un ritmo de $28 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y se estima que el 70 % de ese aumento fue por genética (26).

BIOTECNOLOGÍA APLICADA PARA LA MEJORA GENÉTICA DE LA SOYA

En sentido amplio, la agrobiotecnología moderna comprende dos grandes áreas conocidas como "ingeniería genética" y "selección asistida por marcadores moleculares", cuya complementación amplía la posibilidad de generar importantes innovaciones cualitativas y cuantitativas para el cultivo. La ingeniería genética deriva en plantas transformadas a partir de la incorporación de genes que codifican la expresión de nuevas características para la especie (30). La transferencia de genes de un organismo a otro es un proceso natural que crea variaciones en los rasgos biológicos. Este hecho subyace a todos los intentos de mejorar especies de importancia agrícola, ya sea a través de la mejora tradicional o mediante las técnicas de biología molecular. Los métodos actuales, que permiten transferir un gen de un organismo a otro, involucran los mismos procesos científicos básicos que se aplican en el cruce de especies que les permite a los agricultores seleccionar cuidadosamente e introducir rasgos beneficiosos a sus cultivos (31).

En el caso de ingeniería genética es la obtención de variedades que producen la toxina de la bacteria denominada *Bacillus thuringiensis*. El gen transferido, denominado "Cry", es conocido como "gen Bt"b (30). Los eventos que lo contienen poseen genes amplificadores de la expresión de la toxina, haciéndola más eficiente en el control de gusanos de la soja, con una producción de hasta 1000 veces más respecto a la síntesis codificada por el gen bacteriano original. Otro caso es el de las variedades resistentes a glifosato, el evento de transformación "A 40-3-2" desarrollado por la empresa Monsanto en EEUU contiene el gen CP4-EPSPS que interviene en rutas metabólicas, otorgando resistencia de las plantas al herbicida (31). Por disposición de las empresas de mejoramiento, hizo posible la creación de las conocidas "variedades RR" que rápidamente se apoderaron de casi el 100 % de la superficie cultivada (30,31).

Gran cantidad de variedades transgénicas se encuentran en etapa de desarrollo. Se han transferido genes que aumentan rendimiento, otorgan resistencia a factores bióticos (hongos, bacterias, virus, nematodos, insectos), abióticos (sequía, calor, frío, salinidad), toleran otras moléculas herbicidas o presentan un balance nutricional y energético que prioriza la presencia de aminoácidos y ácidos grasos de valor. En el 2018 en los Estados Unidos se aprobaron nueve eventos biotecnológicos, tres corresponden a soja, cuatro a maíz, uno a papa y otro a alfalfa. En tanto, en 2017 se aprobaron dos eventos, uno de ellos corresponde también a soja; en 2016, fueron seis, la mitad fueron de soja, y en 2015, se aprobaron cinco, de los cuales tres fueron de la oleaginosa (32).

La selección asistida es de gran utilidad en el mejoramiento. Los marcadores son secuencias de ADN cuya expresión es identificada a nivel molecular y poseen una ubicación conocida en el genoma. Al ligar genes de interés con un marcador molecular es posible seleccionar variedades portadoras con mayor probabilidad de éxito que en la selección tradicional (31).

El ISAAA (Servicio Internacional para la Adquisición de Aplicaciones Agro-biotecnológicas) ha publicado el informe sobre el crecimiento de los cultivos transgénicos en el mundo, en la temporada de 2018 y se destaca que en 26 países se han cultivado 191,7 millones de hectáreas de productos modificados genéticamente. El informe apunta que los cuatro principales cultivos biotecnológicos, maíz, soja, colza y algodón, han sido los de mayor presencia en los 26 países, siendo la soja líder con un total de 95,9 millones de hectáreas, suponiendo un aumento del 2 %, respecto a los datos de 2017. La tecnología que más se utiliza es la soja tolerante a herbicida (33).

En la soja, la biotecnología ha desempeñado y seguirá desempeñando un papel valioso en los programas públicos y privados de mejoramiento de la misma. Con base a la disponibilidad y combinación de tecnologías convencionales y moleculares, se puede predecir un aumento sustancial en la tasa de ganancia genética para rasgos económicamente importantes (34).

Las estrategias de reproducción convencionales siguen siendo muy importantes para el mejoramiento genético de los cultivos. Sin embargo, el cultivo de soja sigue siendo un gran desafío, debido a que es de reproducción autógama y la diversidad genética de los cultivares utilizados actualmente es bastante estrecha. La mayoría de los genotipos de soja utilizados actualmente se derivan de ancestros comunes, lo que limita las estrategias de reproducción para producir más cultivares de soja genéticamente mejorados (33,34).

INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE

La primera preocupación al iniciar un programa de mejoramiento, es definir si el objetivo es el desarrollo de cultivares en un amplio espectro de ambientes o el desarrollo de un cultivar altamente adaptado a ambientes específicos (35).

Las plantas se pueden ajustar a las variaciones de su ambiente por la plasticidad que muestran sus genotipos, donde la contribución del ambiente representa una elevada proporción del valor fenotípico, el efecto de la selección se reduce y el progreso del mejoramiento es lento, disminuyendo la correlación entre el fenotipo y el genotipo y dificulta la apreciación del potencial genético de los cultivares. El potencial productivo del ambiente puede condicionar la compensación que expresa el cultivo en crecimiento y rendimiento, donde la capacidad de compensación a través de la plasticidad del mismo se traduce en estabilidad en el rendimiento en grano (35,36).

La interacción genotipo-ambiente (GxA) surge como resultado de los cambios en el ordenamiento de los cultivares al cambiar el ambiente y complica el proceso de evaluación y recomendación de cultivares (35).

Los estudios sobre GxA son de gran utilidad en los programas de mejoramiento genético de los cultivos, debido a que el genotipo responde de manera distinta a diferentes ambientes, por lo que los efectos de esta interacción no son aditivos estadísticamente (37). En esta última etapa del programa de mejora, se trabaja generalmente dentro de varios ambientes, existiendo diferencias experimentales donde la llamada GxA es un componente importante de la variabilidad fenotípica (38). De esta forma se afirma que la expresión fenotípica (F) de los diferentes caracteres es dependiente del genotipo (G), ambiente (A) y de GxA (35).

Por lo tanto, GxA se refiere al comportamiento diferencial de genotipos a través de condiciones ambientales variables, frecuentemente descrita como la inconsistencia del comportamiento entre genotipos desde un ambiente a otro y cuando esta ocurre en gran proporción reduce el progreso genético de la selección (39).

La formación de nuevos genotipos requiere la evaluación de los materiales genéticos en diferentes ambientes y la medición de la interacción genotipo-ambiente, la cual da una idea sobre la estabilidad fenotípica de los genotipos ante las fluctuaciones ambientales (40). La estabilidad fenotípica se refiere al comportamiento constante sin variación de un genotipo a través de todos los ambientes donde es evaluado, independiente de si las condiciones son favorables o no para el cultivo (35).

Para el análisis de GxA y la estabilidad han sido usados varios procedimientos estadísticos, incluyendo métodos univariados y multivariados; el método multivariado más utilizado es el método de Efectos Aditivos Principales e Interacciones Multiplicativas (AMMI, por sus siglas en inglés) considerando que los efectos de los genotipos y el ambiente son aditivos y lineales. Este método estadístico no sólo permite estimar estabilidad, sino también, evaluar localidades y como consecuencia clasificar los ambientes (41). Otro de los parámetros que también se analizan dentro de GxA es la adaptabilidad, que no es más que la capacidad de aprovechar ventajosamente las variaciones del ambiente, donde el ecotipo es capaz de presentar un comportamiento altamente previsible, incluso con variaciones ambientales (35).

METODOLOGÍA ESTADÍSTICA PARA DETERMINAR GXA

Análisis de varianza (ANOVA): las fuentes de variación dependen del número de localidades y épocas en estudio. Provee información de la estabilidad relativa para los genotipos individualmente, las fuentes de variación se dividen en efectos principales y sus respectivas interacciones.

Análisis de regresión y componentes principales (ACP): se realiza un análisis de regresión del rendimiento de cada variedad sobre el índice ambiental de cada localidad, con el fin de estimar la estabilidad de los genotipos. Se considera una variedad estable cuando el coeficiente de regresión es igual o cercano a 1.

Índice ambiental: no es más que el potencial de rendimiento de cada localidad, es la diferencia entre el rendimiento promedio de las variedades en la localidad y el promedio de las variedades en todas las localidades en las que se realizó la evaluación (35). El método de efectos principales aditivos e interacciones multiplicativas (AMMI), permite evaluar los efectos de las interacciones GxA de manera simultánea mediante una representación gráfica en diagramas de dispersión multivariante. Este último método combina las técnicas de ANOVA y ACP. El modelo supone componentes aditivos para los efectos principales de los genotipos y componentes multiplicativos para la interacción (35,42). Una variedad se considera estable cuando muestra un coeficiente de regresión cercano a 1 y la sumatoria de sus desviaciones próximas a cero (42).

En un programa de mejoramiento genético habitualmente se conducen ensayos multiambientales para evaluar genotipos y ganar precisión en la selección de aquellos de mejor *performance* para un ambiente dado. En soya, estos programas de mejora apuntan al desarrollo de cultivares de alto rendimiento con la adaptación más amplia posible para simplificar la elección del cultivar y los procedimientos de producción de semillas (43).

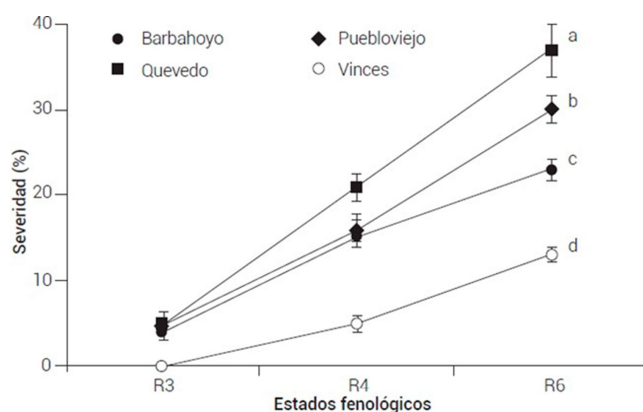
Si bien un cultivar de soya determinado se cultiva en una zona delimitada, según sea el grupo de madurez al que pertenezca, dentro de cada zona existen condiciones agroecológicas muy distintas. De este hecho se deriva la necesidad de que para que un cultivar se difunda en el

mercado tiene que mantener un buen *performance* en el rango de ambientes en los cuales se cultiva. Esta estrategia supone la conducción de ensayos repetidos en el espacio y el tiempo y la posterior evaluación de los mismos en forma conjunta (44).

Se estudiaron siete genotipos de soya, So ITAV 1, So ITAV 2, So ITAV 3, So ITAV 4, So ITAV 5, So ITAV 6 y So ITAV 7, desarrollados en la Universidad de Guayaquil, Ecuador y una variedad comercial para conocer su adaptabilidad y estabilidad fenotípica, productividad de grano y resistencia a la roya asiática (*Phakopsora pachyrhizi*). En las temporadas 2015, 2016 y 2017 se sembraron ocho ensayos en ambientes representativos de la provincia de Los Ríos, Ecuador, bajo un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Se evaluaron características agronómicas de la planta y rendimiento y sus componentes, a los que se les realizó un análisis de la varianza y comparaciones múltiples de medias por la prueba de Tukey ($p \leq 0,05$). Adicionalmente, se estudió la asociación entre los componentes del rendimiento mediante correlaciones de Pearson y regresión lineal. Para evaluar la estabilidad genética se empleó el modelo de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (modelo AMMI).

PRINCIPALES RESULTADOS

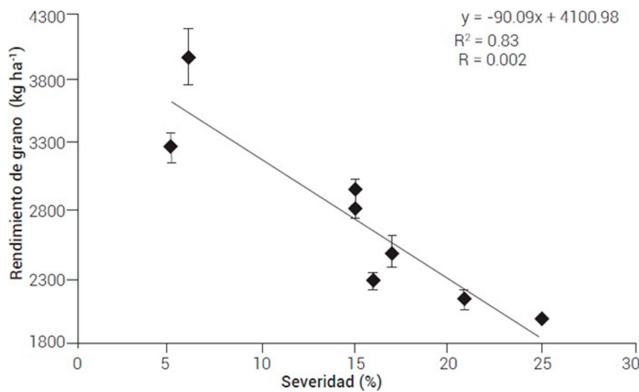
La variedad INIAP-308 obtuvo la menor altura de carga (12,02 cm) y de planta (53,25 cm), con promedios de todos los genotipos de 16,15 y 68,89 cm, respectivamente. Así mismo, la variedad INIAP-308, con 41,13 d, fue el genotipo más precoz; sin embargo, esta misma variedad alcanzó más tardíamente (111,63 d) el estado fenológico R8 (Figura 1) (42).



Tomado de Revista Fitotecnia Mexicana

Figura 1. Severidad promedio de roya asiática de ocho genotipos en soya en los estados fenológicos R3 a R6 en cuatro ambientes de la costa ecuatoriana, en los años 2015 a 2017.

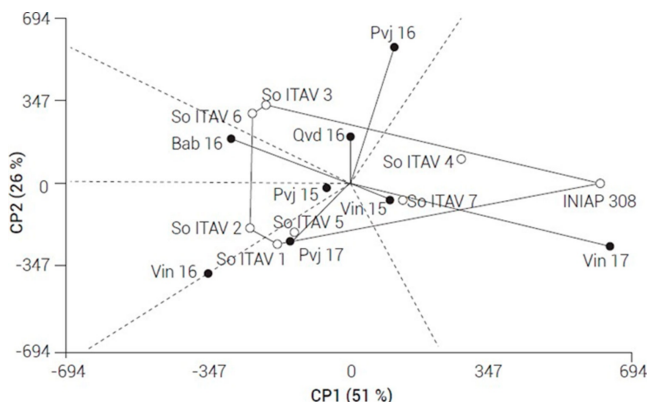
El número de granos por vainas y rendimiento de grano se diferenciaron estadísticamente entre genotipos. La línea So ITAV 7, con 2,72, obtuvo el mayor número de granos por vaina. El rendimiento de grano de este genotipo (2917,25 kg ha⁻¹) fue semejante al resto de las líneas, pero mayor estadísticamente a la variedad comercial testigo INIAP-308 (2594,50 kg ha⁻¹) (Figura 2) (42).



Tomado de Revista Fitotecnia Mexicana

Figura 2. Regresión entre la severidad de la roya asiática y el rendimiento de grano en ocho genotipos de soja, utilizando el promedio de todas las localidades estudiadas durante las temporadas 2015 a 2017.

La línea So ITAV 7 obtuvo el mayor rendimiento de grano y estabilidad. En cuanto a los ambientes, Vines temporada 2017 fue el más variable y Pueblo Viejo temporada 2015 registró la menor variación. Los ambientes Babahoyo temporada 2016 y Vines temporada 2017 registraron las mayores diferencias. Los genotipos de soja establecidos en la localidad de Vines mostraron la menor severidad de la roya asiática, en comparación con otras localidades (Figura 3) (42).



Tomado de Revista Fitotecnia Mexicana

Ambientes: Vin 15, Vin 16, Vin 17, Pvj 15, Pvj 16, Pvj 17, Bab 16, Qvd 16= Vines 2015, Vines 2016, Vines 2017, Pueblo Viejo 2015, Pueblo Viejo 2016, Pueblo Viejo 2017, Babahoyo 2016, Quevedo 2016
Figura 3. Representación de genotipos y ambientes con respecto a los dos primeros ejes de componentes principales del modelo AMMI para el rendimiento de grano en ocho ambientes de la costa ecuatoriana, entre los años 2015 a 2017.

CONCLUSIONES

- Este estudio mostró la influencia determinante de la interacción genotipo-ambiente en los programas de mejora para la obtención de nuevos cultivares y genotipos más estables y con mejor adaptación específica a la hora de realizar la selección y que el desarrollo de estrategias que integren el fitomejoramiento tradicional con técnicas moleculares modernas favorecen el programa de mejoramiento genético de los cultivos.

- Conocer el rol de esta interacción, permite aumentar el rendimiento del cultivo y se pueden explotar de manera más eficiente los ambientes y las localidades donde se presente mayor estabilidad y adaptación.

RECOMENDACIONES

Comprobar la influencia de la interacción GxA en los programas de mejora, así como la implementación de técnicas moleculares modernas que favorezcan el programa de mejoramiento genético de los cultivos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Agustín M. La soja, su evolución en Argentina 'Internet'. 2018 'cited 13/01/2020'. Available from: <https://www.monografias.com/trabajos82/soja-su-evolucion-argentina/soja-su-evolucion-argentina.shtml>
2. Socorro MA, Martín DE. Soja. Granos, pp. 54-90. Ed. Pueblo y Educación, La Habana. 1989. - Buscar con Google 'Internet'. 'cited 13/01/2020'. Available from: [Link]
3. Comité Nacional Sistema Producto Oleaginosas M. Soja, situación actual, mundial y nacional 'Internet'. 2019 'cited 13/01/2020'. Available from: http://www.oleaginosas.org/art_344.shtml
4. Lope C, Ochoa X, Aguilera N. Soja. La oleaginosa de mayor importancia a nivel mundial 'Internet'. 2018 'cited 13/01/2020'. Available from: <http://www.oiap.es.sagarhpa.sonora.gob.mx/paq-tec/-soja>
5. Martín Salinas C, López-Sobaler AM. Beneficios de la soja en la salud. Nutrición Hospitalaria. 2017;34:36-40. <https://doi.org/10.20960/nh.1569>
6. Freitas T. Brasil superará a EE.UU. como mayor productor de soja del mundo 'Internet'. Perfil.com. 2019 'cited 7/12/2020'. Available from: <https://www.perfil.com/bloomberg/bc-brasil-superara-a-eeuu-como-mayor-productor-de-soja-del-mundo.phtml>
7. Departamento Americano de Agricultura (USDA). Producción mundial de soja para la campaña 2018/2019. - Buscar con Google 'Internet'. 'cited 14/01/2020'. Available from: [Link]
8. Romina GY, Lacell AG. Informe estadístico mercado de la soja, ranking mundial. 2018. - Buscar con Google 'Internet'. 'cited 14/01/2020'. Available from: [Link]
9. Gallino J, Rivero Y, Castillo A. Biotecnología aplicada al mejoramiento genético de la soja. 'Internet'. Unidad de Comunicación y Transferencia de Tecnología de INIAAndes 1365, Piso 12. Montevideo, Uruguay. 2018 'cited 14/01/2020'. 33 p. Available from: www.inia.uy/Publicaciones/fpta-68-proy.309-2018.pdf
10. Toledo R. Interacción ambiente y genotipo en soja, su ecofisiología y manejo. 'Internet'. 2018 'cited 14 de enero de 2020' p. 10. Available from: www.agro.unc.edu.ar/2018/07/Interaccion-genotipo-x-ambiente-en-soja
11. Gutierrez L. Importancia en el mejoramiento genético y en la evaluación y elección de cultivares 'Internet'. 2010 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://eva.udelar.edu.uy/mod/resource/view.php?id=91752>

12. Bologna S, Rojas E. Interacción genotipo ambiente y estabilidad de rendimiento en cultivares de soya en villa mercedes (SAN LUIS) 'Internet'. 2018 'cited 14/01/2020'. Available from: https://www.researchgate.net/publication/320765344_interaccion_genotipo_ambiente_y_estabilidad_de_rendimiento_en_cultivares_de_soya_en_villa_mercedes_san_luis 'accessed Jan 17 2019'
13. Toledo R. Fases del desarrollo del cultivo de la soya 'Internet'. 2016 'cited 14/01/2020'. Available from: http://agro.unc.edu.ar/~ceryol/documentos/soja/feno_soya.pdf
14. Nato V. Estudio y comportamiento de cultivares de soya en la región central de la Pampa Argentina - Buscar con Google 'Internet'. 'cited 14/01/2020'. Available from: [Link]
15. Bióloga GE. Soja, *Glycine max*, características y cultivo. Beneficios y propiedades 'Internet'. Naturaleza Paradais Sphynx. 2020 'cited 08/12/2020'. Available from: <https://naturaleza.paradais-sphynx.com/plantas/ver-duras/soja-glycine-max.htm>
16. Menjivar Menjivar A, Rivera Escobar SB, Vásquez Jovel KV. Evaluación fenológica y morfo-agronómica de ocho genotipos de soya *Glycine max* L.) en la Estación Experimental y de Prácticas, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de El Salvador, San Luis Talpa, La Paz. 'Internet' 'bachelor'. Universidad de El Salvador; 2017 'cited 14/01/2020'. 128 p. Available from: <http://ri.ues.edu.sv/15234/>
17. Napa F, Ordeñana O. Selección de cultivares avanzados de soya *Glycine max* (L) Merrill por rendimiento y tolerancia a plagas, en la zona de La Esmeralda, Cantón Montalvo, Provincia de Los Ríos 'Internet'. 'Ecuador'; 2011 'cited 14/01/2020'. Available from: <http://dspace.utb.edu.ec/handle/49000/977>
18. Corral M. El genoma de la soya abre una puerta al cultivo de biocombustible. 2010.- Buscar con Google 'Internet'. 'cited 14/01/2020'. Available from: [Link]
19. Argenbio. Completan la secuencia del genoma de la soya 'Internet'. 2010 'cited 14/01/2020'. Available from: <http://www.argenbio.org/index.php?action=notas¬e=4993>
20. Gill-Langarica HR, Pecina-Quintero V, Maldonado-Moreno N, Hernández-Delgado S, Mayek-Pérez N. Caracterización morfoagronómica y genética de germoplasma mejorado de soya. Agricultura técnica en México. 2006;32(3):281-94.
21. Xie M, Chung CY-L, Li M-W, Wong F-L, Wang X, Liu A, et al. A reference-grade wild soybean genome. Nature Communications. 2019;10(1):1-12. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09142-9>
22. Muñoz N, Liu A, Kan L, Li M-W, Lam H-M. Potential Uses of Wild Germplasms of Grain Legumes for Crop Improvement. International Journal of Molecular Sciences. 2017;18(2). <https://doi.org/10.3390/ijms18020328>
23. Zhang H, Mittal N, Leamy LJ, Barazani O, Song B-H. Back into the wild—Apply untapped genetic diversity of wild relatives for crop improvement. Evolutionary Applications. 2017;10(1):5-24. <https://doi.org/10.1111/eva.12434>
24. Science China. A new released Chinese soybean genome facilitates soybean elite cultivar improvement 'Internet'. Scienmag: Latest Science and Health News. 2018 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://scienmag.com/a-new-released-chinese-soybean-genome-facilitates-soybean-elite-cultivar-improvement/>
25. Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, Ma J, Mitros T, Nelson W, et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. Nature. 2010;463(7278):178-83. <https://doi.org/10.1038/nature08670>
26. Camarena M, Chura J, Blas R. Mejoramiento Genético y Biotecnológico de plantas 'Internet'. Peru; 2014 'cited 14/01/2020'. 278 p. Available from: www.agrobanco.com.pe/data/uploads/pdf_cpc/MEJORAMIENTO
27. Avalos S, Zujic S, Lozano M, Cirilo A, Otegui M. Efecto de cuatro décadas de mejoramiento genético de soja para el norte de Buenos Aires 'Internet'. Argentina; 2017 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://inta.gov.ar/documentos/efecto-de-cuatro-decadas-de-mejoramiento-genetico-de-soja-para-el-norte-de-buenos-aires>
28. Fekadu G, Hussein M, Getinet A. Genotype x environment interactions and stability of soybean for grain yield and nutrition quality. African Crop Science Journal. 2010;17(2):87-99. <https://doi.org/10.4314/acsj.v17i2.54202>
29. Pérez H, Santana I, Rodríguez I, Acevedo R. Caña de azúcar y sostenibilidad. Cuba & caña. 2013;1:45-52.
30. Ferraroti J, Semillas R. Mejoramiento Genético de Soja y Biotecnología Aplicada 'Internet'. Argentina; 2008 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://www.engormix.com/agricultura/articulos/mejoramiento-genetico-de-soja-y-biotecnologia-aplicada-t27587.htm>
31. Agriculture NRC (US) C on a NS for B in. Gene Transfer Methods Applicable to Agricultural Organisms 'Internet'. National Academies Press (US); 1987 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK217998/>
32. Agricultura. Más biotecnología: aprueban la primera soja tolerante a sequía y a herbicidas 'Internet'. 2018 'cited 14/01/2020'. Available from: https://www.clarin.com/rural/biotecnologia-aprueban-primera-soja-tolerante-sequia-herbicidas_0_MHcySQPK_.html
33. AgroBio México. Oleaginosas - Biotecnología agrícola y soya GM 'Internet'. 2019 'cited 14/01/2020'. Available from: http://www.oleaginosas.org/cat_146.shtml
34. Sudarić A, Vratarić M, Mladenović-Drinić S, Matosa Kocar M. Biotechnology in soybean breeding. Genetika. 2010;42. doi:10.2298/GENSR1001091S
35. Barreras F. Interacción Genotipo x ambiente 'Internet'. 2019 'cited 14/01/2020'. Available from: https://prezi.com/zeqozf_mh2tg/6interaccion-genotipo-x-ambiente/
36. Ortiz R, Gonzales R, Ponce M. Importancia de la localidad en el comportamiento de variedades de soya durante siembras de primavera en Cuba. Cultivos Tropicales. 2004;25:67-72.
37. Hernández-Hernández N, Martínez-González J, Parra-Bracamonte M, Cienfuegos- Rivas E. Importance of the genotype x environment interaction in production traits in dairy cattle. CienciaUAT. 2016;10(2):72-8.

38. Gálvez G, Ortiz R, Espinosa R. Estudio de la interacción genotipo-ambiente en experimentos de variedades de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) en dos localidades del occidente de Cuba. Comportamiento de dos métodos de estabilidad. Caña de Azúcar - Buscar con Google 'Internet'. 'cited 14/01/2020'. Available from: [\[Link\]](#)
39. Gómez Y, Boicet T, Tornés N, Meriño Y. Interacción genotipo ambiente de cuatro variedades de tomate en la provincia Granma. Centro Agrícola. 2018;45(2):21-8.
40. Sanchez D, Borrego F, Manuel V. Estimación de la interacción genotipo-ambiente en tomate *Solanum lycopersicum* L.) con el modelo AMMI. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas. 2015;6:763-78.
41. Rueda E, Rodríguez R, Ponce J, Avendaño L, Santillano J, Cruz M. Genotype- environment interaction to the yield stability in wheat in Mexicali, B.C., México region. Tropical and Subtropical Agroecosystems. 2011;14.
42. Painii F, Camarena F, Santillán O, Garcés R. Genotype × environment interaction of soybean genotypes in Ecuador. Revista Fitotecnia Mexicana. 2018;41:433-41.
43. German L, Salines H. Interacción genotipo ambiente en líneas avanzadas de soja 'Internet'. 2011 'cited 14/01/2020'. Available from: <https://inta.gob.ar/documentos/interaccion-genotipo-ambiente-en-lineas-avanzadas-de-soja>
44. Giménez F, Gómez P, Tomaso J. Estabilidad de cultivares de soja cultivados en la región pampeana sur para rendimiento de grano 'Internet'. 2009 'cited 14/01/2020'. Available from: <http://www.agrositio.com.ar/noticia/65171-estabilidad-de-cultivares-de-soja-cultivados-en-la-region-pampeana-sur-para-rendimiento-de-grano>