

APUNTES DE GENÉTICA VEGETAL

AMAURY MARTÍN ARZATE-FERNÁNDEZ
JOSÉ LUIS PIÑA-ESCUTIA
TOMÁS HÉCTOR NORMAN-MONDRAGÓN
HUGO ABELARDO ARROYO-MARTÍNEZ



Universidad Autónoma
del Estado de México



Universidad Autónoma
del Estado de México

Dr. en Ed. Alfredo Barrera Baca
Rector

M. en E.U. y R. Marco Antonio Luna Pichardo
Secretario de Docencia

Dr. en C.I. Carlos Eduardo Barrera Díaz
Secretario de Investigación y Estudios Avanzados

M. en C. Jannet Valero Vilchis
Secretaria de Rectoría

Dr. en A. José Edgar Miranda Ortiz
Secretario de Difusión Cultural

Dra. en Ed. Sandra Chávez Marín
Secretaria de Extensión y Vinculación

M. en E. Javier González Martínez
Secretario de Finanzas

M. en Dis. Juan Miguel Reyes Viurquez
Secretario de Administración

Dr. en C. C. José Raymundo Marcial Romero
Secretario de Planeación y Desarrollo Institucional

M. en L.A. María del Pilar Ampudia García
Secretaria de Cooperación Internacional

Dra. en Dis. Monica Marina Mondragón Ixtlahuac
Secretaria de Cultura Física y Deporte

Dr. en C. S. Luis Raúl Ortiz Ramírez
Abogado General

M. en R.I. Jorge Bernaldez García
Secretario Técnico de la Rectoría

Lic. en Com. Gastón Pedraza Muñoz
Director General de Comunicación Universitaria

M. en A.P. Guadalupe Santamaría González
Directora General de Centros Universitarios
y Unidades Académicas Profesionales

M. en D. F. Jorge Rogelio Zenteno Domínguez
Encargado del Despacho de la Contraloría Universitaria

Apuntes de genética vegetal

DIRECCIÓN DE PUBLICACIONES UNIVERSITARIAS
Editorial de la Universidad Autónoma del Estado de México

Dr. en Ed. Alfredo Barrera Baca
Rector

Dr. en A. José Edgar Miranda Ortiz
Secretario de Difusión Cultural

M. en A. Jorge E. Robles Álvarez
Director de Publicaciones Universitarias

APUNTES DE GENÉTICA VEGETAL

Amaury Martín Arzate-Fernández
José Luis Piña-Escutia
Tomás Héctor Norman-Mondragón
Hugo Abelardo Arroyo-Martínez



Universidad Autónoma del Estado de México

"2019, Año del 75 Aniversario de la Autonomía ICLA-UAEM"

Este libro acreditó el proceso de revisión por pares bajo la modalidad de doble ciego, recurriendo a dictaminadores externos a la institución editora.

Primera edición, septiembre 2019

Apuntes de genética vegetal

Amaury Martín Arzate-Fernández

José Luis Piña-Escutia

Tomás Héctor Norman-Mondragón

Hugo Abelardo Arroyo-Martínez

Universidad Autónoma del Estado de México

Av. Instituto Literario 100 Ote.

Toluca, Estado de México

C.P. 50000

Tel: (52) 722 277 38 35 y 36

<http://www.uaemex.mx>



Esta obra está sujeta a una licencia *Creative Commons* Atribución 4.0 Internacional. Puede ser utilizada con fines educativos, informativos o culturales siempre que se cite la fuente. Disponible para su descarga en acceso abierto en: <http://ri.uaemex.mx>

Citación:

Arzate-Fernández, Amaury Martín, Piña-Escutia, José Luis, Norman-Mondragón, Tomás Héctor y Arroyo-Martínez, Hugo Abelardo (2019), *Apuntes de genética vegetal*, México, Universidad Autónoma del Estado de México.

ISBN: 978-607-633-073-9

Hecho en México

Made in Mexico

CONTENIDO

UNIDAD I. INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA GENÉTICA	11
La genética y sus fines	13
La genética	13
Utilidad de la genética	14
Relación de la genética con otras ciencias	15
Bases físicas y químicas de la herencia	18
Bases físicas. De la célula al DNA	18
Bases químicas. Del DNA a la proteína	31
Cambios físicos y químicos en el DNA	44
Mecanismos de reproducción de las plantas superiores	49
Sexual	49
Asexual	54
UNIDAD II. LEYES DE LA HERENCIA	57
Leyes de Mendel	59
Primera Ley de Mendel	60
Segunda y Tercera Ley de Mendel	61
Desviaciones de las segregaciones típicas mendelianas	66
Herencia ligada al sexo	68
Herencia extracromosómica	70
Androesterilidad	73

UNIDAD III. MUTACIONES Y DIVERSIDAD GENÉTICA VEGETAL	75
Definición de mutación	77
Factores químicos y físicos que generan mutaciones	78
Tipos de mutaciones en el material genético	81
Origen e importancia de la variabilidad genética	83
Características de la variación	84
Función y factores que afectan la diversidad genética	84
Factores que afectan la diversidad genética	85
Centros de origen y de diversidad de las plantas cultivadas	85
Recursos fitogenéticos, su uso y conservación	87
Métodos de evaluación de la variabilidad genética (marcadores genéticos)	87
Programas informáticos para el estudio de diversidad genética	93
UNIDAD IV. INTRODUCCIÓN A LA HERENCIA CUANTITATIVA Y GENÉTICA DE POBLACIONES	97
Caracteres cualitativos y cuantitativos	99
Constitución genética de poblaciones	102
Ley de Hardy-Weinberg	103
Cambios de frecuencia génica	105
UNIDAD V. MÉTODOS DE MEJORAMIENTO GENÉTICO VEGETAL	111
Definición, objetivos e importancia de la mejora vegetal	113
Disciplinas relacionadas con la mejora vegetal	115
Métodos empleados para la mejora vegetal	115
Mejoramiento genético de especies autóгамas	116

Mejoramiento genético de especies alógamas	122
Mejoramiento genético en especies de reproducción asexual o vegetativa	128
Otros métodos de mejoramiento genético	129
UNIDAD VI. INTRODUCCIÓN A LA BIOLOGÍA MOLECULAR E INGENIERÍA GENÉTICA DE PLANTAS	139
Marcadores genéticos y moleculares	141
Marcadores basados en la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)	143
Mapas genéticos	147
Ingeniería genética	149
Transformación genética	149
Sobreexpresión de genes	150
GLOSARIO	153
REFERENCIAS	157

UNIDAD I

INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA GENÉTICA

LA GENÉTICA Y SUS FINES

La genética

Los organismos vivos se distinguen por su capacidad para perpetuar su propia especie. La transmisión de los rasgos o características de una generación a la siguiente se llama *herencia* (Del latín *heres*, heredar). Como ciencia, la genética apareció alrededor de 1860 con el trabajo de Gregor Mendel. Genética, del griego *gen*, llegar a ser, convertirse en algo. En el sentido estricto, la *genética* es la ciencia que estudia los mecanismos de la herencia, la variación hereditaria y las leyes por las que éstos se rigen (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987; Karp, 2011). Así, la *variación* se puede entender como la tendencia que se manifiesta en los individuos a diferenciarse unos de otros.

El estudio de la transmisión de caracteres hereditarios implica también analizar las variaciones que aparecen en los mismos, qué determina la evolución de las especies y la diversidad que se aprecia entre los individuos de una misma especie (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987).

De esta forma, al analizar la variación que presentan las especies, tenemos que, en principio, no existen dos personas o individuos, ni siquiera del mismo sexo, que sean exactamente iguales. La razón primaria de esto es que el ambiente del organismo nunca es igual en distintos lugares y en tiempo diferente. Dos plantas que crecen una al lado de otra en un prado no reciben exactamente la misma cantidad de luz, agua y minerales. Así, individuos con el mismo genotipo pueden adquirir fenotipo distinto si se hallan en condiciones distintas de alimentación, temperatura, luz, humedad y otros factores externos. Estas diferencias entre organismos de herencia semejante se denominan variaciones ambientales y son de herencia ecológica (Sinnott *et al.*, 1977).

Según Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana (1987), son considerados como objetivos de la genética los siguientes:

1. Estudiar la estructura de los genes, factores responsables de la transmisión de caracteres hereditarios.
2. Conocer las funciones que realizan los genes, los mecanismos que ellos utilizan y su regulación.
3. Dilucidar las leyes por las que se rige la transmisión de los genes de generación en generación.
4. Comprender el porqué de las diferencias existentes entre especies y, por tanto, de la evolución, entre los individuos de una misma especie.
5. Estudiar la distribución y evolución de los genes dentro de las poblaciones.

UTILIDAD DE LA GENÉTICA

La utilidad de la genética se manifiesta en tres direcciones diferentes:

1. Científica
2. Social
3. Económica

Desde el punto de vista científico, ofrece una explicación de fenómenos cuyas causas eran totalmente ignoradas o cuya manifestación fenotípica parecía confusa, por no tenerse un conocimiento exacto de lo que provocaba dichos cambios (De Loma, 1982).

Esta utilidad es más patente en su aplicación social y económica, muchos hechos históricos y antropológicos pueden explicarse mejor a la luz de los conocimientos que hoy tenemos sobre la herencia y la variación (De Loma, 1982).

De esta forma, la genética puede considerarse desde dos puntos de vista: el de la genética general y el de la genética aplicada (De Loma, 1982).

- a) General: considera los fenómenos de la herencia y de variación desde su aspecto exclusivamente científico.
- b) Aplicada: aprovecha todos los conocimientos proporcionados por la genética general para conseguir la mejora de aquellos organismos de interés humano.

Dentro de la genética aplicada encontramos la genética vegetal: además de estudiar los métodos que pueden emplearse para la obtención de nuevas variedades en las plantas cultivadas y para la mejora de los tipos existentes, investiga el modo en que se manifiestan y pueden modificarse los caracteres de mayor interés agronómico o industrial, en las plantas más importantes, y el modo de conducir la mejora de éstas en relación con cada uno de ellos.

RELACIÓN DE LA GENÉTICA CON OTRAS CIENCIAS

Genética cuantitativa

La genética cuantitativa es la rama de la genética que estudia los caracteres controlados por muchos genes, denominados poligénicos, y de sus propiedades genéticas en las poblaciones; estas propiedades genéticas se realizan mediante estimaciones estadísticas de los parámetros de la población, como son la media y la varianza (Lacadena, 1988).

En otras palabras, estudia los caracteres continuamente variables, tanto en cantidad como en extensión. Estos caracteres pueden estar bajo la influencia de numerosos genes (herencia poligénica), así como de las influencias del medio. Cuando se combinan ambos casos se tiene una herencia multifactorial. El efecto de esos genes sobre un determinado carácter puede ser diferente, además, los genes pueden interactuar entre sí (Lacadena, 1988).

Ejemplos de caracteres estudiados por la genética cuantitativa (Lacadena, 1988):

- a) peso (g, kg, t)
- b) altura (mm, cm, m)
- c) procesos fisiológicos (cantidad de vitamina en miligramos, etcétera)

Genética humana

Estudia la herencia biológica del hombre. Básicamente, se trata de un estudio entre las semejanzas y diferencias hereditarias de los humanos, las causas que las producen y la forma de transmisión (Winchester, 1986).

Uno de los grandes logros de la genética se produjo con el denominado Proyecto Genoma Humano, coordinado por numerosas instituciones, el cual se inició en 1990 con el fin de obtener la secuencia del genoma humano completo (construir un mapa de cada cromosoma). Para el 2000 ya se había conseguido secuenciar todo el genoma, el cual está formado por más de 50 millones de fragmentos de DNA; después siguió la tarea más difícil, que fue la de ensamblar esos millones de fragmentos.

Genética de poblaciones

Se ocupa de la composición genética de los grupos de organismos y de cómo cambia esa composición a lo largo del tiempo y en el espacio (Pierce, 2010).

Así, una población no sólo se puede ver como un número de individuos, cada uno con un determinado genotipo, sino que desde el punto de vista global también puede verse como una población de alelos con determinada frecuencia (Tiessen-Favier, 2009).

En 1908, el famoso matemático inglés Godfrey Harold Hardy y el físico alemán Wilhelm Weinberg, establecieron el teorema independientemente llamado Ley de Hardy-Weinberg, el cual establece que las frecuencias genotípicas se mantendrán estables de generación en generación, si no hay factores como mutaciones o migraciones que varíen las frecuencias génicas y, por tanto, las genotípicas (Tiessen-Favier, 2009).

Genética bioquímica

Estudia la variación hereditaria respecto de las características bioquímicas. De los caracteres más estudiados han sido los grupos sanguíneos y los antígenos implicados en el rechazo de trasplantes, puesto que ambos están determinados por componentes genéticos. La inmunogenética es precisamente la rama de la genética que estudia las relaciones entre la inmunidad y los factores genéticos en la enfermedad (Winchester, 1986).

Los grupos sanguíneos constituyen un estudio muy importante en la genética humana, por su contribución al establecimiento de los principios genéticos y por su importancia clínica en las transfusiones sanguíneas y en los casos de incompatibilidad entre la madre y el feto.

Adquiere también gran importancia el estudio de las proteínas plasmáticas, que permiten establecer diferencias hereditarias entre los individuos (Winchester, 1986).

Existen en el organismo muchos trastornos bioquímicos debido a la ausencia de una determinada enzima o a algún defecto en su elaboración. Estos procesos metabólicos están genéticamente regulados y actualmente son objeto de importantes estudios. Entre las enzimopatías más destacadas se encuentran la galactosemia y la alcaptonuria (Winchester, 1986).

Citogenética

Estudia las estructuras y los mecanismos celulares relacionados con la genética. Analiza profundamente los cromosomas, los cuales se encuentran en el núcleo de la célula eucariota y contienen los genes que son los portadores del material hereditario. Esta rama de la genética está teniendo un gran éxito, sobre todo por la utilización de nuevas técnicas, tales como cultivos *in-vitro* de tejidos y de sangre, que permiten obtener células en división mitótica, principalmente en la etapa de metafase, donde mejor se observan los cromosomas, para así detectar los posibles desórdenes estructurales o numéricos de los cromosomas. Entre las enfermedades producidas por alteraciones cromosómicas tenemos el síndrome de Down, síndrome de Klinefelter, el síndrome de Turner o el síndrome de Edward, entre otros (Winchester, 1986).

Genética fisiológica

También llamada fenogenética, estudia los efectos fenotípicos del material genético, es decir, los efectos que produce sobre los caracteres y la morfología de los seres vivos (Winchester, 1986).

Genética mendeliana

Realiza un estudio científico de la herencia, en relación y concordancia con las leyes de Mendel. Si bien se han encontrado excepciones y variantes, los descubrimientos de

Mendel dieron lugar al nacimiento de la genética y hoy siguen vigentes muchas de sus afirmaciones (Winchester, 1986).

Genética molecular

Estudia los aspectos moleculares que subyacen a los mecanismos de la herencia, su expresión, regulación, variación y evolución. Su método experimental consiste en aislar fragmentos de DNA, localizar en ellos los genes a estudiar, establecer en ellos la secuencia de sus bases y estudiar las secuencias codificantes (exones), las no codificantes (intrones) y las reguladoras, así como las proteínas que controlan la expresión de dichos genes. Contrariamente a la genética mendeliana y a la genética clásica, la genética molecular parte del genotipo y deduce el fenotipo (Winchester, 1986).

Por lo tanto, la genética se relaciona, entre otras ciencias, con las siguientes: citogenética, bioquímica, fisiología, química, zoología, estadística, biología celular, microbiología, botánica, ecología, etología, física, matemáticas, biología molecular, ingeniería genética.

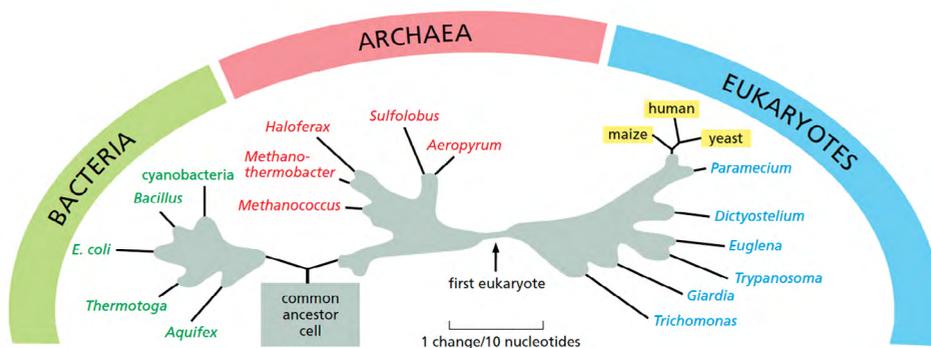
BASES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE LA HERENCIA

Bases físicas. De la célula al DNA

a) La célula

Es bien sabido que existe una gran diversidad de seres vivos, los cuales en la actualidad se clasifican en tres divisiones mayores o dominios (bacteria, archa y eucariotes) (figura 1); pero sin importar qué tan diferentes sean éstos, todos los organismos están formados por células, desde aquellos representados por una sola célula (unicelulares), como las bacterias, hasta los organismos superiores, como los vegetales, que están compuestos de comunidades de células que efectúan funciones especializadas coordinadas por sistemas de comunicación complejos; es por ello que la célula es considerada la unidad fundamental de la vida (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 1. Representación esquemática de los dominios de los seres vivos

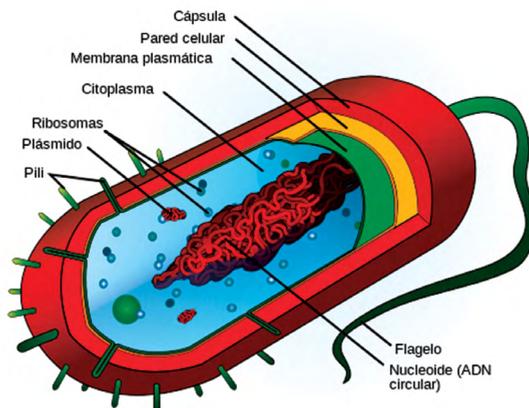


Fuente: Alberts, 2016.

Características principales de la célula (Karp, 2011):

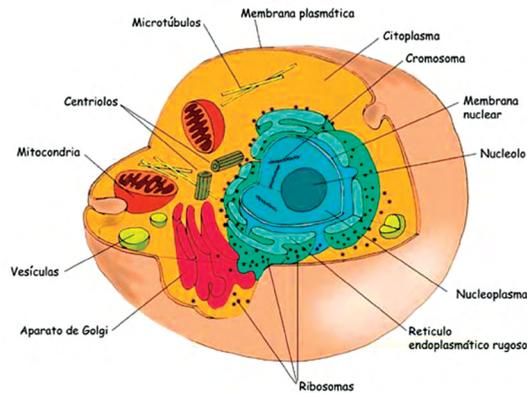
- Se clasifica en células procariontas y eucariotas (figura 2 y 3).
- Es considerada la unidad anatómica y fisiológica de los seres vivos.
- Toda célula proviene de otra preexistente.
- La división celular es la responsable de la continuidad genética entre las células y su descendencia.

Figura 2. Célula procariota



Disponible en: http://es.wikipedia.org/wiki/C%C3%A9lula_procariota

Figura 3. Célula eucariota



Fuente: Disponible en: http://recursostic.educacion.es/ciencias/biosfera/web/alumno/1bachillerato/organizacion_sv/contenidos3

Principales diferencias entre la célula eucariota y procariota (cuadro 1) (Karp, 2011)

Cuadro 1. Diferencias entre la célula eucariota y procariota

<i>Procariota</i>	<i>Eucariota</i>
Organismos procariontes: bacterias y arqueas.	Organismos eucariontes: animales, vegetales, hongos y protistas.
Su tamaño habitualmente oscila entre 1 a 10 micrómetros.	Su tamaño habitualmente oscila entre 10 a 100 micrómetros. Algunas pueden llegar a ser visibles a simple vista.
Posee pared celular de peptidoglucano.	La célula animal no posee pared celular; la célula vegetal tiene pared de celulosa, la pared de la célula fúngica es de quitina.
Los únicos organelos son los ribosomas (de menor tamaño que en eucariontes). No hay organelos membranosos.	Hay ribosomas y organelos membranosos tales como mitocondrias, lisosomas, retículo endoplásmico, aparato de Golgi; en célula vegetal puede haber plastos como los cloroplastos.
Las enzimas y pigmentos se encuentran en repliegues de la membrana plasmática.	Las enzimas y pigmentos se encuentran en organelos membranosos como mitocondrias, lisosomas o cloroplastos.

Núcleo ausente; el material genético se encuentra disperso en el citoplasma.	Núcleo presente; el material genético se encuentra encerrado por la membrana nuclear.
El DNA se dispone en una molécula circular y en una estructura llamada plásmido.	El DNA se organiza en varios cromosomas lineales, cuyo número varía según la especie.
Se reproducen por fisión binaria.	Se reproducen por mitosis. En la producción de gametos (células reproductoras) se da la división celular por meiosis.

Fuente: Karp, 2011.

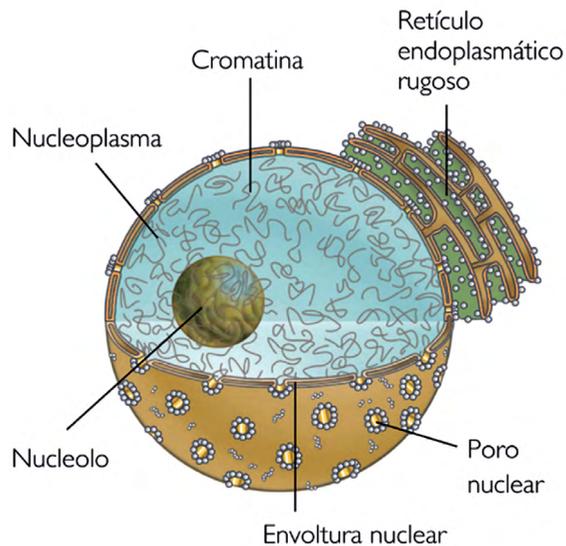
Para comprender la herencia como un fenómeno de la vida, se requiere saber cómo actúan los genes, determinando las características que ellos regulan y cómo forman réplicas de sí mismos para permitir la transmisión durante un número indefinido de generaciones celulares o de generaciones de organismos. Este conocimiento de la herencia debe basarse, en primer lugar, en el conocimiento de su estructura química y física.

b) Núcleo

El núcleo de la célula eucariota tiene dos funciones de importancia. Primero, mantiene el material genético de la célula (o DNA) seguro y custodiado. Aislado en su propio compartimiento, el DNA es separado de la actividad del citoplasma y de los procesos metabólicos que podrían dañarlo. La segunda función del núcleo es controlar el paso de ciertas moléculas entre él y el citoplasma. La membrana nuclear efectúa esta función (Starr *et al.*, 2012).

El núcleo es un organelo de forma más o menos redondeado, con material viscoso, encerrado por una envoltura nuclear compleja. Esta masa está formada por 1) los cromosomas, que se observan como fibras de nucleoproteína muy extendidas, denominada cromatina; 2) uno o más nucléolos, que son estructuras electrocondensadas de forma irregular que funcionan en la síntesis del RNA ribosómico y el ensamble de ribosomas; 3) el nucleoplasma es una sustancia líquida en la que los solutos del núcleo se disuelven; y 4) la matriz nuclear que contiene proteínas (figura 4) (Karp, 2011).

Figura 4. Núcleo celular



Fuente: Disponible en: <http://cienciasnaturalesinsanpecla.weebly.com/estructura-de-la-ceacutelula.html>

Envoltura nuclear

Consta de dos membranas celulares organizadas en paralelo una con la otra y separadas por un espacio de 10 a 50 nm. Estas membranas sirven como una barrera que protege los iones, los solutos y las macromoléculas que pasan entre el núcleo y el citoplasma. Las dos membranas se fusionan en sitios que forman poros circulares que contienen proteínas organizadas en complejos, éstas funcionan como receptores y transportadores. Las células tienen acceso a su DNA al fabricar RNA y proteínas, de modo que las moléculas que participan en este proceso deben pasar a través del núcleo y salir de él. El control de su transporte a través de la membrana nuclear es una manera en que las células regulan las cantidades de RNA y proteínas que fabrican (Karp, 2011; Starr *et al.*, 2012).

Por lo general, la membrana externa está tapizada con ribosomas y se continúa con la membrana del retículo endoplasmático rugoso. El espacio entre las membranas se continúa con la luz (lumen) del retículo endoplasmático (RE) (Karp, 2011).

c) Cromosomas

En células eucariotas, el DNA se asocia estrechamente con una clase especial de proteínas estructurales llamadas histonas, para formar un complejo denominado cromatina, material que forma los cromosomas. Cada molécula de DNA debe enrollarse una y otra vez alrededor de las histonas, hasta constituir los cromosomas que son estructuras gruesas con forma de bastón; este proceso de enrollamiento o condensación ocurre antes de la división celular, el cual resulta primordial para acomodar un DNA tan largo dentro de un pequeño volumen y se da en el DNA de la mayoría de las células eucariotas. Por ejemplo, la longitud total extendida del DNA en una célula humana es de unos 2 m, pero este DNA debe caber en un núcleo con un diámetro de tan solo 5 μm a 10 μm . Cuando la célula no está en división, los cromosomas se desenrollan hasta llegar a su estructura primaria, es decir, la cromatina, prolongándose y esparciéndose en zonas específicas del núcleo (Bernstein y Bernstein, 2004; Cooper y Hausman, 2010; Pierce, 2010).

Cada especie eucariota diploide ($2n$) posee un número característico de cromosomas por célula: las papas poseen $2n = 48$ cromosomas, las moscas de la fruta $2n = 8$ y los seres humanos $2n = 46$. Cada cromosoma de un conjunto tiene su correspondiente en el otro juego y juntos constituyen un par homólogo. Por ejemplo, las células de las papas que poseen 48 cromosomas comprenden 24 pares homólogos, cuya presencia es consecuencia de la reproducción sexual; un conjunto se hereda del padre y el otro de la madre (Pierce, 2010).

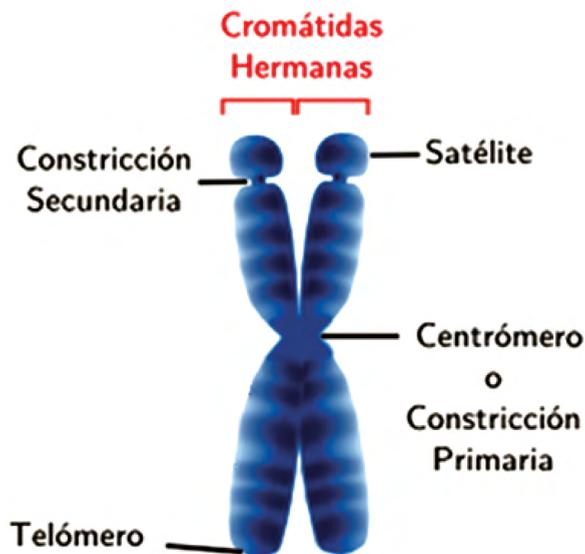
Estructura de los cromosomas

Como se mencionó antes, al iniciar la mitosis, los cromosomas se condensan y una vez que están lo suficientemente condensados y son visibles bajo el microscopio, se puede apreciar que cada uno consiste de dos copias longitudinales, llamadas cromátidas hermanas, una vez que se separan constituyen cromosomas independientes. Cada cromátida hermana está compuesta por una sola molécula de DNA, formada durante la preparación para la división celular donde cada cromosoma se replica y produce una copia de sí mismo, cada una de las cromátidas posee un área llamada centrómero, por la cual ambas cromátidas se unen. En cada centrómero se ensambla un gran complejo proteico, denominado cinetocoro, que forma una placa en la superficie del

centrómero en donde se insertan los microtúbulos del huso mitótico (Curtis y Barnes, 2006; Pierce, 2010).

Otro aspecto a considerar en la morfología de los cromosomas es la presencia y la posición de las constricciones secundarias, así como la presencia y el tipo de satélites (Figura 5). En general (aunque no siempre), las primeras corresponden a regiones organizadoras de los nucléolos (NORs) y los últimos a las porciones cromosómicas distales delimitadas por la constricción secundaria y el telómero de los brazos que los portan. Los cromosomas que presentan satélites se denominan cromosomas SAT. Los satélites se encuentran generalmente sobre los brazos cortos y en un solo par de cromosomas del juego; sin embargo, existen excepciones para ambos aspectos (García-Velázquez, 1990; Levitus *et al.*, 2010).

Figura 5. Partes de un cromosoma metafásico



Fuente: Disponible en: <http://es.slideshare.net/ericaopr/cromosomas-39355069>

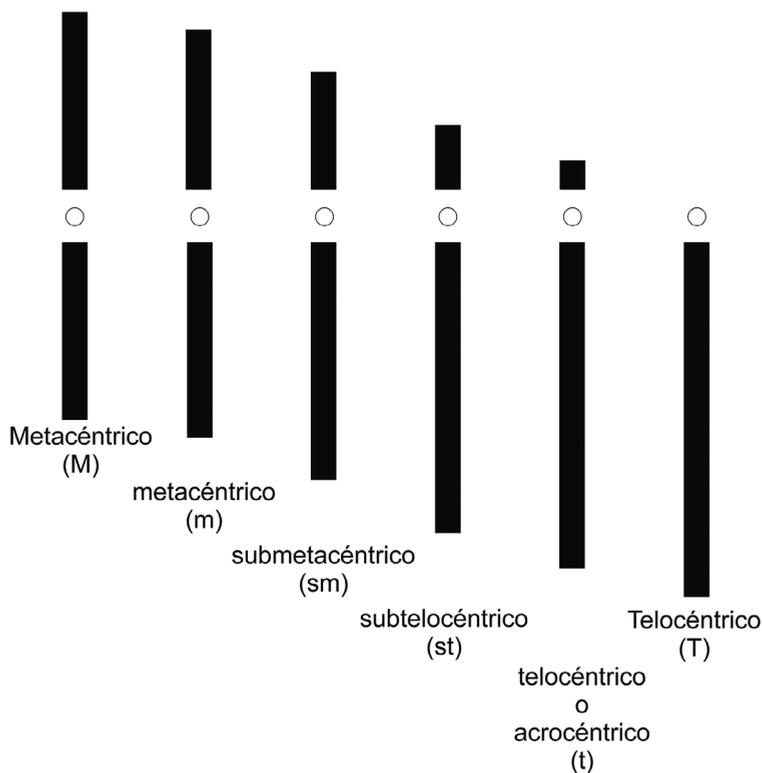
Tipos de cromosomas

La morfología cromosómica está determinada por la posición del centrómero (cinetocoro o constricción primaria). El centrómero separa al cromosoma en dos

regiones o brazos: brazo corto (bc) y brazo largo (bl), además, el centrómero se caracteriza por ser constante y constituye el marcador más utilizado en la identificación y determinación morfológica de los cromosomas. Su localización puede ser expresada en términos de: relación de brazos cromosómicos ($r = bl / bc$) e índice centromérico [IC = $(bc / bl + bc) \times 100$] (García-Velázquez, 1990; Levitus *et al.*, 2010).

De acuerdo con la posición del centrómero, Levan *et al.* (1964) propusieron la clasificación de los cromosomas en cuatro grupos: m (metacéntricos), sm (submetacéntricos), st (subtelocéntricos) y t (telocéntricos o acrocéntricos) (figura 6). Cada uno de estos grupos se caracteriza por una magnitud definida de su relación de brazos o índice centromérico (cuadro 2). Los grupos m y t incluyen respectivamente a los términos M (metacéntricos) y T (telocéntricos) para posiciones centroméricas estrictamente medias y terminales (García-Velázquez, 1990).

Figura 6. Representación gráfica de los diferentes tipos de cromosomas según su morfología



Fuente: Elaboración propia.

Cuadro 2. Clasificación de los cromosomas

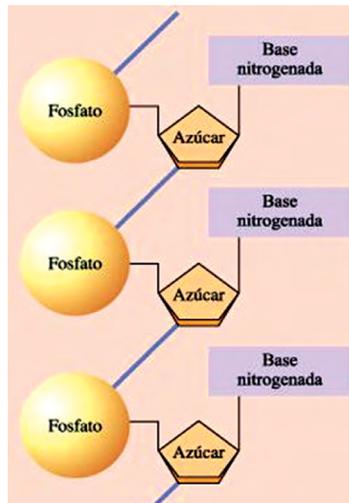
Posición	bl / bc	IC	Clasificación
Punto medio	1.0	50	Metacéntrico (M)
Región media	1.0 – 1.7	47.5 - 37.5	Metacéntrico (m)
Región submedia	1.7 – 3.0	37.5 - 25	Submetacéntrico (sm)
Región subterminal	3.0 – 7.0	25 - 12.5	Subtelocéntrico (st)
Región terminal	7.0 - ∞	12.5 - 2.5	Telo o acrocéntrico (t)
Punto terminal	∞	0	Telocéntrico (T)

Fuente: Levan *et al.* (1964)

d) Ácidos nucleicos (DNA y RNA)

Los ácidos nucleicos funcionan en el almacenamiento y transmisión de información genética, aunque también pueden tener funciones estructurales o catalíticas. Estos son largos polímeros en los que las subunidades están unidas covalentemente entre sí mediante enlaces fosfodiéster entre el grupo fosfato unido al azúcar de un nucleótido y un grupo hidroxilo del azúcar del siguiente nucleótido (figura 7) (Karp, 2011; Alberts *et al.*, 2016).

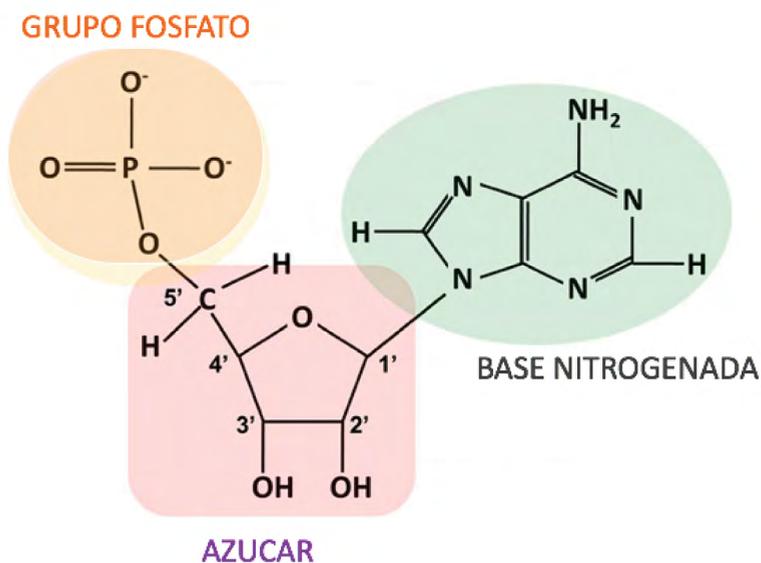
Figura 7. Estructura de un ácido nucleico



Disponible en: http://www.fisicanet.com.ar/biologia/introduccion_biologia/ap13_nucleotidos_y_acidos_nucleicos.php

Un nucleótido es una molécula formada a partir de: 1) una base nitrogenada, formada por cinco átomos de nitrógeno como parte de los anillos de la molécula; 2) un azúcar de 5 carbonos, donde cada base nitrogenada se une al carbono 1' del azúcar; y 3) un grupo fosfato, donde cada grupo fosfato se une al carbono 3' y 5' del azúcar (figura 8) (Karp, 2011).

Figura 8. Estructura de un nucleótido



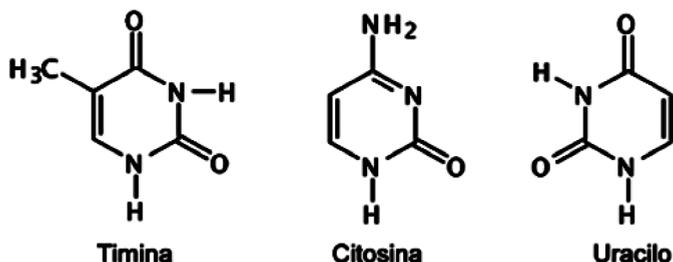
Fuente: <http://www.diegocalvo.es/definicion-de-nucleotido/>

Los anillos nitrogenados se llaman bases debido a que bajo condiciones ácidas pueden unir un H^+ (protón) e incrementar así la concentración de iones OH^- en la solución acuosa. El parentesco familiar entre las diferentes bases es muy grande, sin embargo, éstas han sido clasificadas en dos grupos, donde cada nucleótido puede llevar el nombre de la base que contiene (Alberts *et al.*, 2016).

Las pirimidinas, que son compuestos derivados de un anillo pirimidínico hexagonal, e incluyen a la citosina (C), la timina (T) y el uracilo (U); la timina y el

uracilo son químicamente similares, aunque la timina contiene un grupo metilo en su anillo pirimidínico (figura 9) (Alberts *et al.*, 2016).

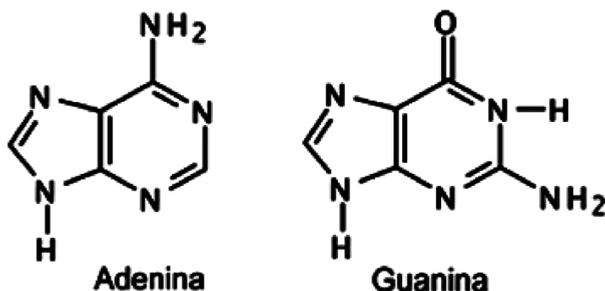
Figura 9. Estructura química de las pirimidinas



Fuente: Disponible en: <http://toxamb.pharmacy.arizona.edu/c1-1-1-3.html>

Las purinas presentan un segundo anillo pentagonal unido al anillo hexagonal, incluyen a la guanina (G) y la adenina (A) (figura 10) (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 10. Estructura química de las purinas

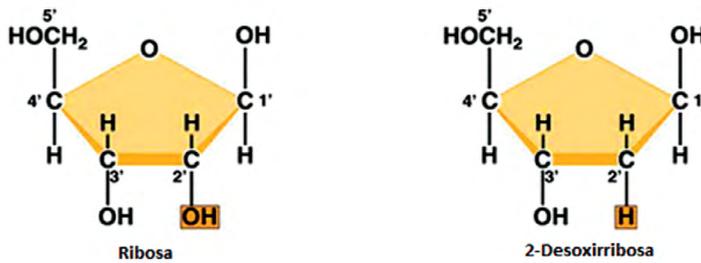


Fuente: Disponible en: <http://toxamb.pharmacy.arizona.edu/c1-1-1-3.html>

Juntos, el azúcar y las bases nitrogenadas forman un nucleósido. Los azúcares de cinco carbonos pueden ser la ribosa o la desoxirribosa (figura 11). Los nucleótidos que

contienen ribosa se denominan ribonucleótidos y los que contienen desoxirribosa se denominan desoxirribonucleótidos (Alberts *et al.*, 2016; Karp, 2011).

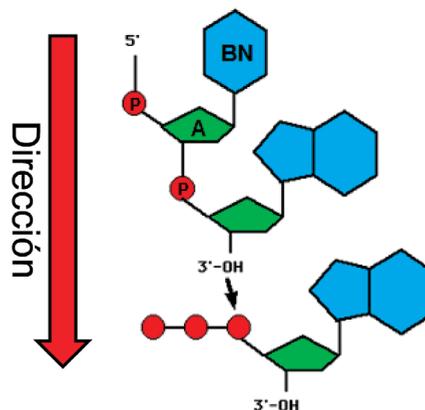
Figura 11. Estructura química de la ribosa y la desoxirribosa



Fuente: Disponible en: http://bio2bachilleratohernandezcuellar.blogspot.mx/2013_02_01_archive.html

Asimismo, los nucleótidos tienen una estructura polarizada: un extremo donde se localiza el fosfato y se conoce como el extremo 5' (extremo cinco prima), mientras que el otro es el 3' (extremo tres prima). Puesto que todos los nucleótidos apilados de la cadena se dirigen hacia el mismo lado, toda la cadena tiene una dirección (el extremo 5' y el extremo 3') (figura 12) (Karp, 2011).

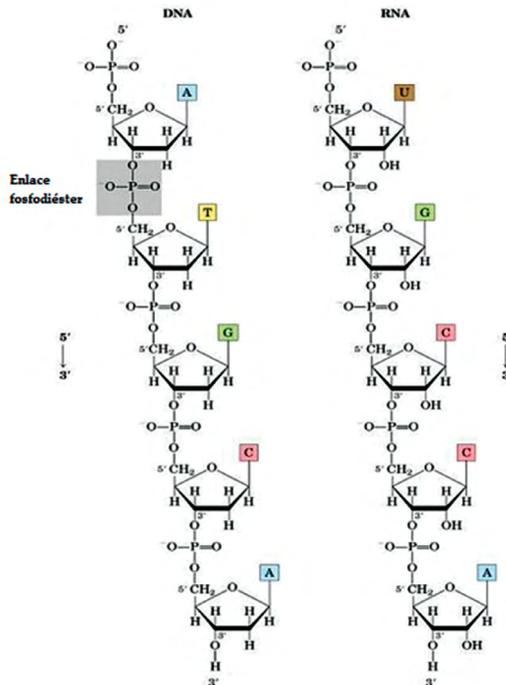
Figura 12. Dirección de la cadena de nucleótidos



Fuente: Disponible en: <http://www.ehu.es/biomoleculas/an/an25.htm>

Ahora bien, existen dos tipos principales de ácidos nucleicos en función del tipo de azúcar de su esqueleto azúcar-fosfato. Los que tienen el azúcar ribosa se conocen como ácidos ribonucleicos o RNA, y normalmente contienen las bases A, G, C y U. Los que tienen el azúcar desoxirribosa se conocen como ácidos desoxirribonucleicos o DNA, y contienen las bases A, G, C y T (figura 13) (Alberts *et al.*, 2016).

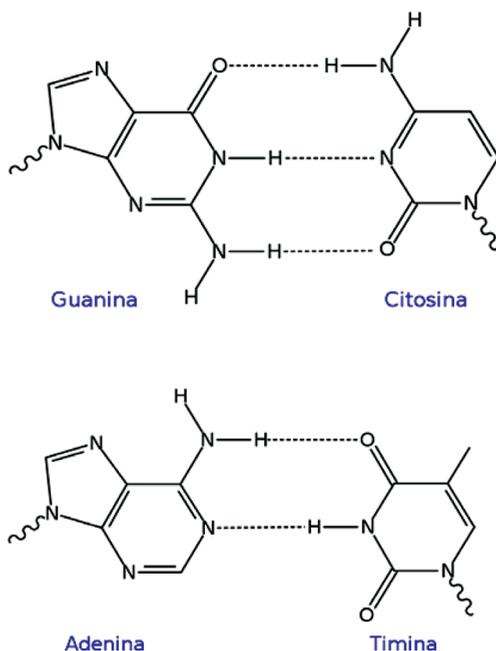
Figura 13. Estructura química de los ácidos nucleicos



Fuente: Disponible en: <http://bif.es/~jsancho/estructuramacromoleculas/11nucleotidos/11nucleotidos.htm>

La secuencia lineal de los nucleótidos en el DNA y en el RNA codifica la información genética de la célula. La capacidad de las bases de las distintas moléculas de ácidos nucleicos para reconocerse y aparearse entre sí por medio de puentes de hidrógeno es la base de la herencia y de la evolución, y se denomina apareamiento de bases complementarias, donde la guanina sólo se aparee con la citosina; la adenina con la timina (en el DNA) o el uracilo (en el RNA) (figura 14) (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 14. Apareamiento de bases



Fuente: Disponible en: <http://www.taringa.net/posts/ciencia-educacion/9957768/El-Descubridor-del-Adn.html>

Habitualmente el RNA se encuentra en las células en forma de una sola hebra polinucleotídica, mientras que el DNA se encuentra en las células en forma de doble hebra, estructura descubierta por James Watson y Francis Crick en 1953 (Alberts *et al.*, 2016; Karp, 2011).

El DNA es el material genético de todos los organismos celulares, aunque el RNA tiene esa función en muchos virus. En la célula, la información almacenada en el DNA se usa para gobernar las actividades celulares a través de la formación de mensajes de RNA (Karp, 2011).

Bases químicas. Del DNA a la proteína

Un gen, o unidad funcional, suele concebirse como un segmento de DNA que funciona como una clave para una proteína (Srb *et al.*, 1978). Así, los genes son

unidades de transcripción que codifican proteínas (enzimas y proteínas estructurales), y las proteínas, especialmente las enzimas, determinan en gran medida los fenotipos (Jenkins, 1986).

Las proteínas están compuestas por uno o varios polipéptidos y cada especie de polipéptido es codificado por un gen. Cada polipéptido consiste en una secuencia larga de aminoácidos mantenidos juntos por enlaces peptídicos (Gardner *et al.*, 2008).

En organismos eucariontes, el DNA permanece en el núcleo de la célula, mientras que las proteínas se sintetizan en el citoplasma. Por lo tanto, cuando la célula necesita una determinada proteína, la secuencia de nucleótidos del fragmento apropiado de DNA (gen) es copiada, primero, en otro tipo de ácido nucleico, denominado RNA mensajero (mRNA) (proceso conocido como transcripción), para posteriormente poder sintetizar una proteína (traducción) (Gardner *et al.*, 2008).

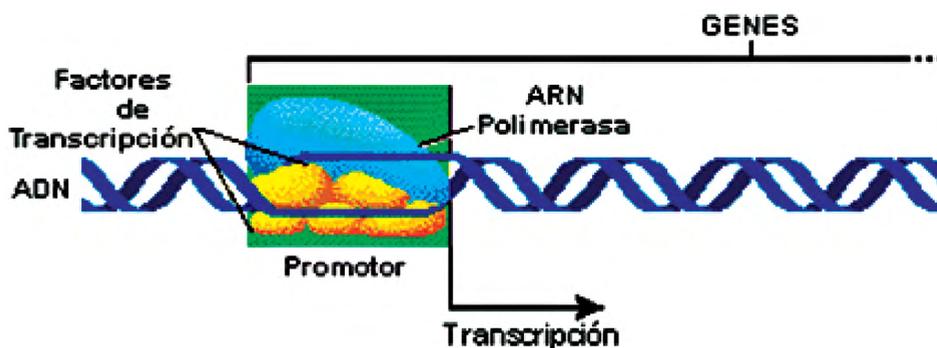
a) Transcripción

La transcripción de genes codificantes en eucariontes se lleva a cabo por medio de la enzima RNA polimerasa II; sin embargo, ésta no puede iniciar por sí misma la transcripción, por lo cual requiere de ciertas proteínas conocidas como factores de transcripción que posicionan a la RNA polimerasa II, y enzimas como la helicasa, las cuales separan la doble hélice y lanzan a la RNA polimerasa II a iniciar la transcripción (Alberts *et al.*, 2016).

Así, la transcripción comienza con la unión del factor de transcripción TFIID a una secuencia del DNA denominada promotor basal, la cual se encuentra río arriba de la región codificante del *gene*. El promotor basal es rico en nucleótidos T y A, conocido como caja TATA por dicha composición, que indican el punto de inicio para la síntesis de RNA. La unión del TFIID al DNA causa una distorsión local del DNA, que sirve de referencia para el ensamblaje de una serie de factores de transcripción (TFIID, TFIIB, TFIIE, TFIIIF, TFIIH), y el ensamblaje de la RNA polimerasa en el promotor basal, para formar finalmente un complejo de iniciación de la transcripción (figura 15). Una vez iniciado dicho proceso, se liberan los factores de transcripción y la RNA polimerasa comienza su tarea de

sintetizar una molécula de RNA, esto ocurre sólo en dirección 5' a 3', donde una de las cadenas del DNA actúa como molde para la síntesis del RNA. La enzima helicasa se mueve en forma escalonada a lo largo del DNA, desenrollando la hélice del DNA, justo por delante, exponiendo una nueva región de la cadena molde, produciéndose la cadena de RNA mensajero mediante el apareamiento de bases complementarias y la unión de los ribonucleótidos por medio de la formación de enlaces fosfodiéster (Gardner *et al.*, 2008; Alberts *et al.*, 2016).

Figura 15. Inicio de la transcripción

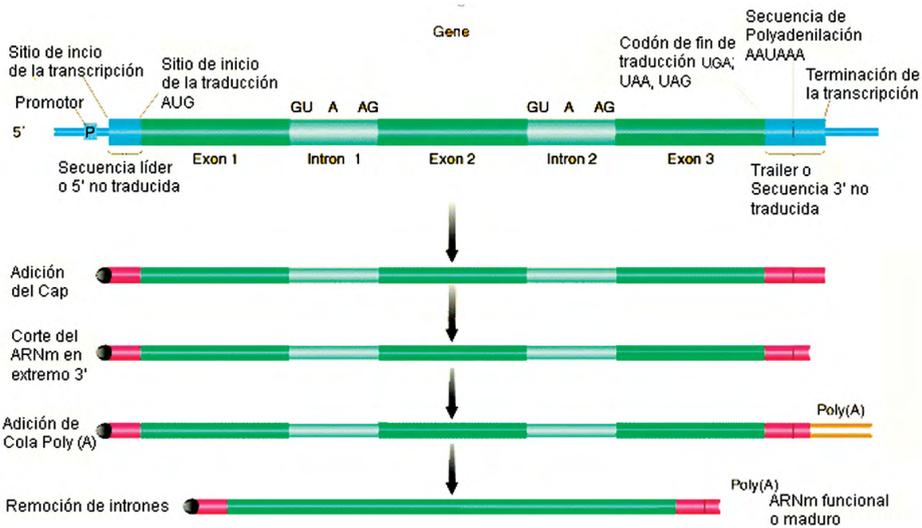


Fuente: Disponible en: <http://www.maph49.galeon.com/arn/initprom.html>

La elongación de la cadena de RNA mensajero continúa hasta que la enzima encuentra una segunda señal en el DNA (sitio de terminación), donde la polimerasa se detiene y libera el molde de DNA, generando una secuencia de nucleótidos de RNA exactamente complementaria a la cadena de DNA (Watson y Crick, 1953; Gardner *et al.*, 2008; Alberts *et al.*, 2016).

Ahora bien, durante el proceso de transcripción del RNA ocurren una serie de procesos necesarios para que éste pueda salir del núcleo, en donde las enzimas responsables de dichos procesos cabalgan sobre la “cola” de la RNA polimerasa, en la cual, a medida que ésta transcribe un RNA, estas enzimas procesan el transcrito que emerge de la RNA polimerasa (figura 16) (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 16. Procesamiento del RNA



Fuente: Disponible en: http://b-log-ia20.blogspot.mx/2010_03_01_archive.html

Etapas de maduración del RNA

i. El encapuchamiento del RNA

Consiste en la modificación del extremo 5' del RNA (extremo que es sintetizado en primer lugar). Este extremo es encapuchado mediante el agregado de un nucleótido atípico: un nucleótido de guanina (G) con un grupo metilo (Alberts *et al.*, 2016).

ii. Corte y empalme del RNA

En la mayoría de los genes eucariontes, las secuencias de codificación están interrumpidas por largas secuencias interpuestas no codificadoras, denominadas intrones. Los fragmentos dispersos de secuencias codificadoras o secuencias expresadas, denominadas exones, suelen ser más cortos que los intrones y la porción codificadora de un gen eucarionte, a menudo, sólo representa una pequeña fracción de la longitud total del gen (Alberts *et al.*, 2016).

Después del encapuchamiento comienza este proceso en el que se eliminan del RNA recién sintetizado, las secuencias de intrones y se unen entre sí los exones. Esto ocurre debido a que los intrones contienen secuencias de nucleótidos en sus extremos o cerca de ellos, que actúan de señales para su eliminación, las secuencias especiales son reconocidas por ribonucleoproteínas nucleares [RNA nucleares pequeños (snRNA)], conocidas también como “esplaiicosomas” (*spliceosomes*), que cortan el RNA en los límites intrón-exón y unen covalentemente la secuencia de exones (Alberts *et al.*, 2016).

iii. La poliadenilación

Es una estructura especial en el extremo 3'. Después del corte y empalme, el transcrito es terminado por una segunda enzima que agrega una serie de nucleótidos de adenina repetidos (A) al extremo cortado. Se considera que el encapuchamiento y la poliadenilación aumentan la estabilidad de la molécula de mRNA eucarionte, facilitan su exportación del núcleo al citoplasma, y en general identifican a la molécula de RNA como mRNA, lo que corrobora que el mensaje está completo antes de que se inicie la síntesis proteica (Alberts *et al.*, 2016).

Una vez que el transcrito ha sido cortado y empalmado y sus extremos 5' y 3' han sido modificados, el RNA es una molécula funcional que puede abandonar el núcleo y ser traducida a proteína (Alberts *et al.*, 2016).

b) Traducción

La conversión de la información del mRNA a proteína representa una traducción de la información a otro lenguaje que utiliza símbolos bastante diferentes. La traducción de mRNA a proteínas depende de los ribosomas que es la máquina que se desliza a lo largo del mRNA, y captura moléculas de RNA pequeñas conocidas como RNA de transferencia (tRNA), las mantiene en posición y une covalentemente los aminoácidos que éstas transportan a manera de formar una cadena proteica (Alberts *et al.*, 2016).

Como sólo existen cuatro nucleótidos distintos en el mRNA, pero 20 tipos diferentes de aminoácidos en una proteína, esta traducción no se puede explicar por una correspondencia directa entre un nucleótido del RNA y un aminoácido de una proteína. La secuencia de nucleótidos de la molécula de mRNA se lee consecutivamente

en grupos de tres nucleótidos, así cada grupo de tres nucleótidos se denomina codón, y cada uno especifica un aminoácido. Como el RNA es un polímero lineal formado por cuatro nucleótidos diferentes, hay por lo tanto 64 combinaciones posibles de tres nucleótidos (4^3). Sin embargo, sólo se suele encontrar 20 aminoácidos distintos en las proteínas, lo que significa que algunos son especificados por más de un codón. Las reglas por las cuales la secuencia de nucleótidos de un gen, por medio del mRNA, es traducida a la secuencia de aminoácidos de una proteína se conocen como el código genético (Alberts *et al.*, 2016) (figura 17).

Figura 17. Código genético

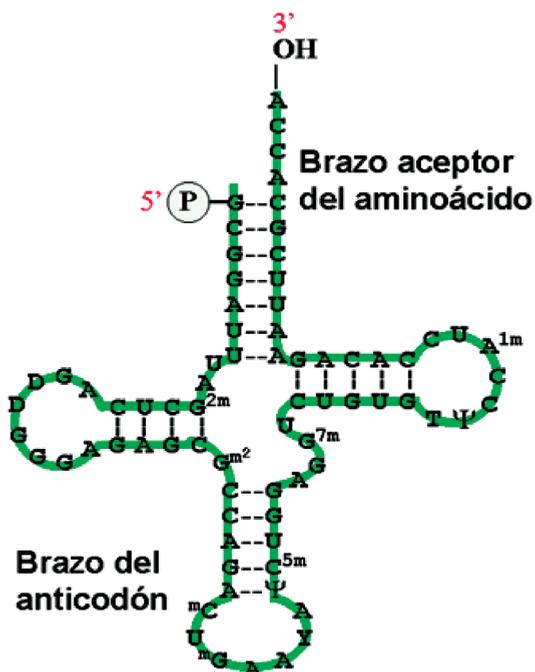
		Segunda letra						
		U	C	A	G			
Primera letra	U	UUU Fenilalanina UUC UUA Leucina UUG	UCU Serina UCC UCA UCG	UAU Tirosina UAC UAA Código de parada (Stop codon) UAG	UGU Cisteína UGC UGA Código de parada (**) UGG Triptófano	U	C	G
	C	CUU Leucina CUC CUA CUG	CCU Prolina CCC CCA CCG	CAU Histidina CAC CAA Glutamina CAG	CGU Arginina CGC CGA CCG	U	C	G
	A	AUU Isoleucina AUC AUA AUG Metionina (iniciación)	ACU Treonina ACC ACA ACG	AAU Asparagina AAC AAA Lisina AAG	AGU Serina AGC AGA Arginina AGG	U	C	G
	G	GUU Valina GUC GUA GUG	GCU Alanina GCC GCA GCG	GAU Ácido Aspártico GAC GAA Ácido Glutámico GAG	GGU Glicina GGC GGA GGG	U	C	G
						U	C	G

Fuente: Elaboración propia.

Las moléculas encargadas de decodificar como tal el código genético son los tRNA. Éstos se encargan de reconocer y unirse al codón en un sitio de su superficie, y a un aminoácido en otro sitio. Algunos aminoácidos tienen más de un tRNA, y algunos tRNA están compuestos de tal forma que sólo necesitan un apareamiento en las dos primeras posiciones del codón para poder decodificar/leer un codón, haciendo posible adaptar los 20 aminoácidos a sus 61 codones con sólo 31 tipos de moléculas de tRNA (la cantidad de tRNA diferente difiere de una especie a otra) (Alberts *et al.*, 2016).

El tRNA presenta una estructura tridimensional en forma de trébol, debido a que es una cadena bastante extensa, por lo que ésta suele plegarse, generando el apareamiento de bases complementarias de diferentes regiones. El anticodón (zona del tRNA que une al codón complementario del mRNA), así como el sitio donde el aminoácido se une al tRNA (extremo 3'), están formados por dos regiones de nucleótidos no apareados en cada extremo de la molécula del tRNA en forma de L (figura 18). Asimismo el tRNA presenta algunas bases inusuales que son producidas por una modificación química después de la síntesis del tRNA (seudouridina y dihidrouridina, derivados del uracilo). De igual forma, para que un tRNA se cargue con su aminoácido correcto, se requiere de las enzimas denominadas aminoacil-tRNA sintetasas, que acoplan covalentemente a cada aminoácido con su grupo apropiado de moléculas de tRNA, existiendo una sintetasa diferente para cada aminoácido (Alberts *et al.*, 2016).

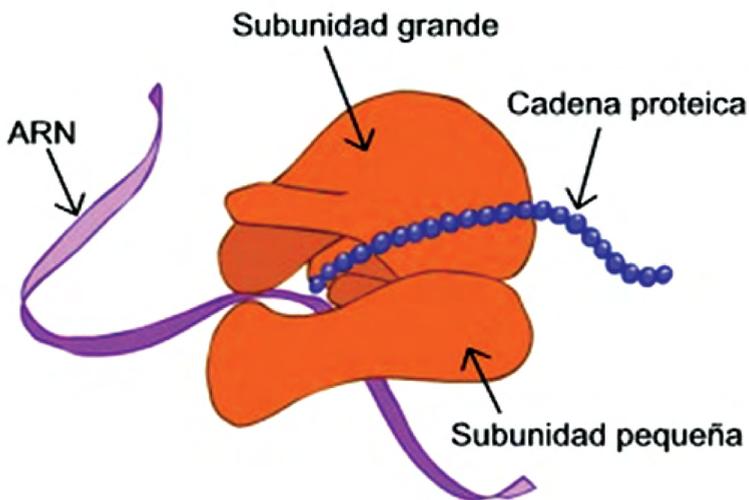
Figura 18. Estructura del tRNA



Fuente: Disponible en: <http://biomodel.uah.es/model1j/trna/t-rna.htm>

Regresando al ribosoma, en donde ocurre la traducción del código genético (los ribosomas son un complejo compuesto por más de 50 proteínas diferentes —proteínas ribosómicas— y varias moléculas de RNA denominadas RNA ribosómicos —rRNA—); su estructura está formada por una subunidad grande y una pequeña que se reúnen sobre una molécula de mRNA (en general cerca de su extremo 5'), momento en el que inician la síntesis de una proteína. El ribosoma se desplaza por el mRNA como un largo trozo de cinta (figura 19). La subunidad pequeña hace coincidir los tRNA con los codones del mRNA, mientras que la subunidad grande cataliza la formación de los enlaces peptídicos que unen en forma covalente a los aminoácidos entre sí y forman una cadena polipeptídica (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 19. Ribosoma mostrando sus partes principales y la formación de la cadena proteica derivada del mRNA



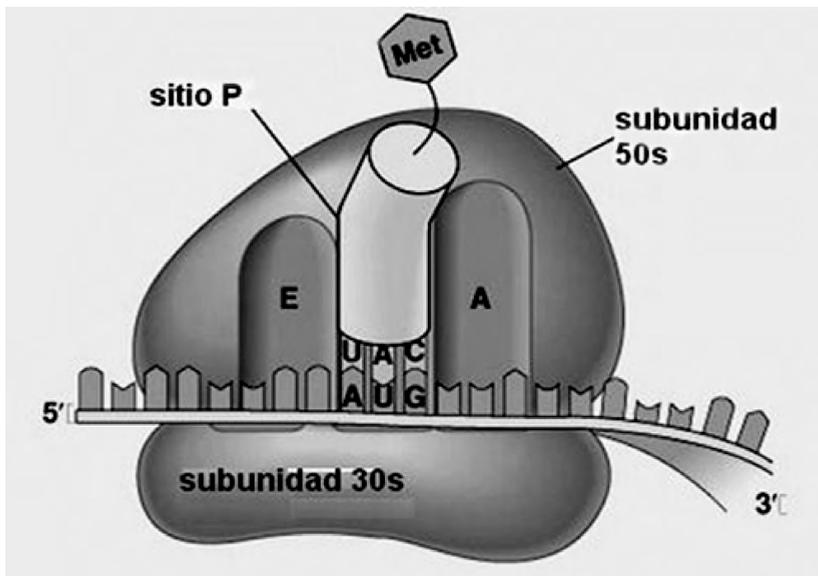
Fuente: Disponible en: <http://www.encyclopediasalud.com/definiciones/ribosoma>

Cada ribosoma contiene un sitio de unión para una molécula de mRNA y tres sitios de unión para las moléculas de tRNA, denominados sitio A, sitio P y sitio E (figura 20) (Alberts *et al.*, 2016).

El sitio donde comienza la síntesis proteica en el mRNA es crucial porque establece el marco de lectura para toda la longitud del mensaje. Un error de un nucleótido en

cualquier dirección determinará que todos los codones siguientes sean mal leídos, produciendo una proteína no funcional. La traducción de un mRNA comienza con el codón AUG, y se requiere un tRNA especial para iniciar la traducción, éste siempre transporta el aminoácido metionina. El tRNA iniciador es distinto del tRNA que normalmente transporta la metionina. El tRNA es cargado en el sitio P de la subunidad ribosómica pequeña junto con otras proteínas denominadas factores de iniciación de la traducción, antes de que inicie la traducción del mRNA. Cuando la subunidad ribosómica pequeña se une al extremo 5' del mRNA, ésta comienza a avanzar y busca el primer AUG (codón de inicio). Una vez que lo encuentra, se disocian los factores de iniciación, lo que permite el ensamble de la subunidad ribosómica grande, comenzando así la traducción (Alberts *et al.*, 2016).

Figura 20. Estructura de un ribosoma



Fuente: Disponible en: <http://biologocalentano.blogspot.mx/2012/05/722-estructura-ribosomal.html>

Para añadir un aminoácido a una cadena polipeptídica en crecimiento, el tRNA apropiado ingresa en el sitio A, por apareamiento de bases con el codón complementario de la molécula del mRNA. Después, su aminoácido es unido a la cadena peptídica

sostenida por el tRNA en el sitio P vecino. A continuación, el ribosoma se desplaza y el tRNA utilizado es movido al sitio E antes de ser eyectado; esto se repite hasta que se encuentra un codón de terminación (Alberts *et al.*, 2016).

Los codones de terminación no son reconocidos por un tRNA, por lo que indican al ribosoma que termine la traducción. Las proteínas conocidas como factores de liberación se unen a cualquier codón de terminación que alcance el sitio A del ribosoma, lo que genera una serie de reacciones que resultan en la liberación de la cadena proteica del mRNA y la separación de las dos subunidades del ribosoma (Alberts *et al.*, 2016).

Cuando termina la traducción del mRNA, la cadena proteica aún no es una proteína terminada. Muchas cadenas se pueden plegar espontáneamente en su forma tridimensional, y algunas lo hacen mientras son alargadas en el ribosoma. Sin embargo, la mayoría de las proteínas requieren chaperonas moleculares que ayudan a plegarse correctamente en la célula. Las cadenas proteicas recién sintetizadas se encuentran con sus chaperonas a medida que salen del ribosoma (Alberts *et al.*, 2016).

c) Control de la expresión génica

El DNA de un organismo codifica todas las moléculas de RNA y las proteínas necesarias para producir sus células. En biología celular, esto se origina en la expresión génica. Tanto las bacterias como las células humanas pueden utilizar sus genes en forma selectiva, activándolos e inhibiéndolos de modo que puedan producir diferentes enzimas según las fuentes de nutrientes disponibles. Esto puede ser observado en organismos multicelulares que están compuestos por cientos de tipos celulares diferentes, que realizan una gama de funciones especializadas que dependen de genes que se activan en un solo tipo de células, por ejemplo: las células del páncreas producen tanto la hormona proteica insulina, como la hormona glucagón. Otro ejemplo de ello son los linfocitos del sistema inmunitario, que son las únicas células del organismo que generan anticuerpos, mientras que los glóbulos rojos en desarrollo son las únicas células que producen hemoglobina (la proteína transportadora de oxígeno). Estas diferencias surgen porque, a medida que una célula se diferencia, las células producen y acumulan diferentes grupos de moléculas de RNA y proteínas, es decir, expresan genes diferentes, lo que origina las grandes variaciones de tamaño, forma, comportamiento y función de las células diferenciadas (Alberts *et al.*, 2011).

Por otro lado, la mayoría de los organismos unicelulares, así como las células especializadas en los organismos multicelulares, son capaces de alterar sus patrones de expresión génica en respuesta a señales extracelulares. Como ejemplo de ello, en *Escherichia coli*, cinco genes codifican enzimas que sintetizan el aminoácido triptófano, sin embargo, cuando éste está presente en su entorno y entra a la célula bacteriana, las enzimas ya no son necesarias y se desactiva su producción. De igual forma, una misma señal extracelular puede generar diferentes respuestas en los diferentes tipos celulares, por ejemplo: en humanos durante periodos de inanición o de ejercicio intenso, se liberan glucocorticoides en el organismo, que al llegar a los hepatocitos, éstos incrementan considerablemente la producción de diversas proteínas específicas. Por otro lado, los adipocitos responden a los glucocorticoides, reduciendo la producción de las tirosinaminotransferasas. En contraste, otros tipos de células no responden a los glucocorticoides. De esta forma, se puede apreciar que los diferentes tipos celulares responden de distinta forma a la misma señal extracelular. Por otra parte, a pesar de estas modificaciones que se producen en respuesta a señales extracelulares, hay características del patrón de expresión génica que no cambian y que le dan a cada tipo celular su característica distintiva permanente (Alberts *et al.*, 2011).

Ahora bien, como se sabe, existen muchas etapas en la vía que lleva del DNA a la proteína, y todas ellas en principio pueden ser reguladas. Por tanto, una célula puede controlar las proteínas que sintetiza por las siguientes vías: 1) controlando cuándo y cómo se transcribe un gen; 2) controlando cómo se corta y se empalma o procesa de algún modo el transcrito de RNA; 3) seleccionando cuáles mRNA se exportan del núcleo al citosol; 4) degradando en forma selectiva ciertas moléculas de mRNA; 5) seleccionando cuáles mRNA son traducidos por los ribosomas o 6) activando o inactivando en forma selectiva las proteínas después de su producción (Alberts *et al.*, 2011).

El control de la transcripción suele producirse al comienzo del proceso. Como se sabe, la región promotora basal de un gen atrae a la enzima RNA polimerasa y la orienta correctamente para comenzar su tarea de síntesis de una copia de RNA del gen. Además del promotor basal, casi todos los genes tienen secuencias de DNA reguladoras que activan o inhiben los genes (Alberts *et al.*, 2011).

En eucariontes, algunas secuencias de DNA reguladoras son muy largas (más de 10 000 pares de nucleótidos) y funcionan como microprocesadores

moleculares que integran información a partir de diversas señales en una instrucción que determina la frecuencia con la que se inicia la transcripción. Estas secuencias no funcionan por sí mismas. Para tener un efecto, los reguladores de la transcripción que se unen al DNA deben reconocerlas. Estos reguladores son proteínas especializadas llamadas proteínas reguladoras de un gen o factores transcripcionales. La combinación de la secuencia del promotor y sus moléculas proteicas asociadas es la que actúa como el interruptor para controlar la transcripción, cada uno de los cuales reconocen una secuencia de DNA diferente dentro del promotor y, por lo tanto, regula un grupo distinto de genes (Alberts *et al.*, 2011; Beas-Zárate *et al.*, 2009).

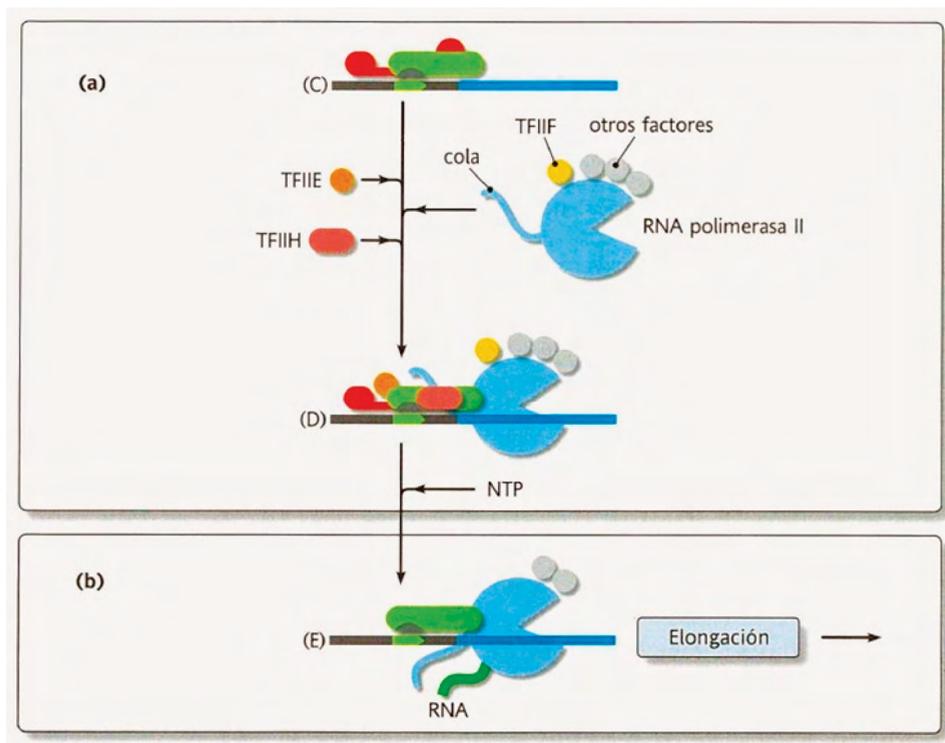
Así, las proteínas que reconocen una secuencia de DNA específica lo hacen porque su superficie encaja justo en la superficie especial característica de la doble hélice de esa región. Estas características varían con la secuencia de nucleótidos, de manera que diferentes proteínas reconocerán distintas secuencias nucleotídicas (Alberts *et al.*, 2011).

Como se mencionó en la transcripción, las secuencias de DNA donde se unen estos factores transcripcionales contienen una secuencia altamente conservada llamada caja TATA, la cual se encuentra entre 25 y 35 pares de bases río arriba del sitio de inicio de la transcripción. Sin embargo, existen genes que no contienen dicha secuencia o iniciador en su promotor como los genes de expresión constitutiva, los cuales codifican para proteínas expresadas de modo permanente. Estos genes contienen regiones ricas en GC que son reconocidas por factores transcripcionales especiales (Beas-Zárate *et al.*, 2009).

Asimismo, además de los elementos reguladores mencionados, la transcripción de muchos genes eucariontes puede ser estimulada por elementos de control llamados potenciadores, los cuales se localizan a miles de pares de bases de distancia del sitio de inicio de la transcripción (Beas-Zárate *et al.*, 2009).

De esta forma, una región reguladora en un gen eucarionte consta de dos variantes: a) región promotora basal, en donde se ensamblan los factores generales de transcripción y la polimerasa del RNA y b) región potenciadora, donde se unen los factores transcripcionales inducibles que controlan la velocidad de transcripción (figura 21) (Beas-Zárate *et al.*, 2009).

Figura 21. Iniciación y elongación de la transcripción en eucariotas. a) Los factores generales de la transcripción son necesarios para que la RNA polimerasa se fije al promotor y comience la transcripción del gen. b) Se produce la fosforilación de una porción de la ARN polimerasa por otros factores (TFIIH) que permite que la ARN polimerasa continúe la transcripción del gen



Fuente: Disponible en: <http://apuntesbioquimicageneral.blogspot.mx/>

Por otro lado, la mayoría de los factores transcripcionales actúan en complejos, aunque algunos lo hacen de manera individual. No todos los factores transcripcionales activan la transcripción, pues algunos son proteínas represoras que la suprimen, por lo que un factor transcripcional puede formar parte de complejos que activan o inhiben la transcripción. La actividad de una proteína que actúa como factor transcripcional es regulada por modificaciones postranscripcionales. Existen diversos mecanismos por los cuales los factores transcripcionales pueden ser activados, que pueden ser (Beas *et al.*, 2009):

- Una proteína se sintetiza sólo cuando se necesita y se degrada rápidamente por proteólisis, de tal manera que nunca se acumula (Beas-Zárate *et al.*, 2009).
- Un factor puede ser activado o inactivado por la unión a su ligando. Un ejemplo es el receptor de esteroides. Esta proteína se encuentra de manera natural e inactivada en el citoplasma de las células. Por su naturaleza lipófila, los esteroides atraviesan la membrana celular por difusión simple, uniéndose a su receptor en el citoplasma, propiciando así su transporte hacia el núcleo y su unión al DNA (Beas-Zárate *et al.*, 2009).
- Activación por fosforilación. Este mecanismo es el más comúnmente utilizado. Consiste en la adición de un grupo fosfato en algún aminoácido del factor transcripcional por una cinasa, lo que conlleva a la activación. Casi todos los factores transcripcionales se activan a través de este mecanismo (Beas-Zárate *et al.*, 2009).
- La donación de un complejo entre varias proteínas da como resultado un factor transcripcional activo con capacidad de migrar al núcleo y unirse al DNA (Beas-Zárate *et al.*, 2009).
- El factor transcripcional se encuentra en complejo con otra proteína que funciona como inhibidor. Cuando el inhibidor es fosforilado, se desprende del factor transcripcional, permitiendo su traslado al núcleo y su unión al DNA (Beas-Zárate *et al.*, 2009).

Cambios físicos y químicos en el DNA

La mutación y la recombinación son dos de las propiedades genéticas del material hereditario. La mutación es la fuente primaria de la variabilidad genética y como tal es indispensable para que se produzca el hecho evolutivo. Una vez producida la variabilidad genética por la mutación, la propiedad genética de la recombinación explota al máximo esa variabilidad para ofrecer un mayor espectro de variación genética sobre el que puedan actuar los diversos mecanismos que subyacen en el proceso evolutivo (Lacadena, 1988).

Los tipos de cambios que pueden ocurrir se clasifican como sustituciones de nucleótidos o bases. Se llama *transición* el cambio en un punto determinado de la

secuencia de una base púrica por otra púrica (A por G o G por A) o de las pirimidínicas entre sí (C por T o T por C), y *transversión* cuando la sustitución es de una base púrica por otra pirimidínica, o viceversa (Lacadena, 1988).

De acuerdo con Lacadena (1988), los mecanismos que producen los cambios de bases pueden agruparse en dos tipos, según se produzcan en el DNA progenitor (viejo) o nuevo.

a) Cambios de base en la cadena vieja. Pueden ser debidos a:

- Tautomería. Cambiar la distribución espacial de los electrones de las moléculas hace posible el apareamiento complementario entre bases distintas de lo normal; T, se apareará con G en vez de A; la G con T en vez de C; la A con C en vez de T y la C con A en vez de G.
- Desaminización. Es la sustitución de grupos "NH₂" por grupos ceto "= O". Es producida por determinados tratamientos, por ejemplo, el ácido nitroso (HNO₂) que puede originar dichas sustituciones eliminando el grupo amino de la citosina (cuadro 3), transformándola en uracilo que, como se sabe, se puede aparear con la adenina.

Cuadro 3. Diversos agentes mutagénicos pueden provocar el cambio de bases

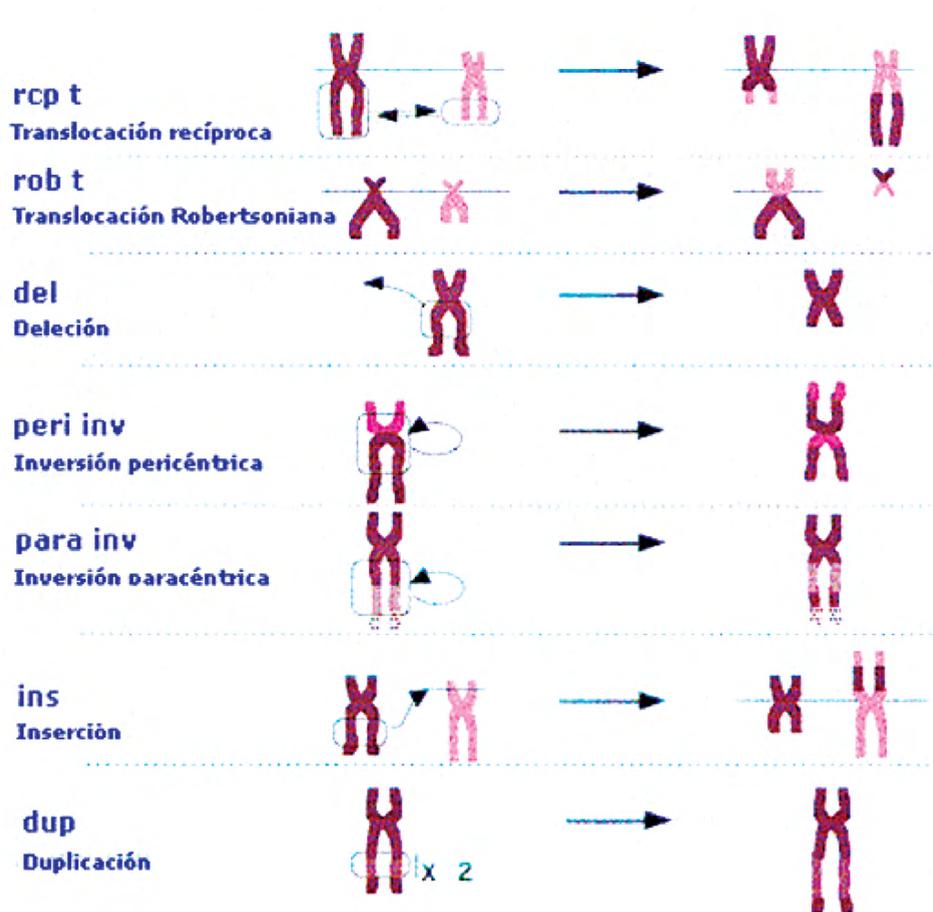
La dirección preferida de las mutaciones inducidas por diferentes mutágenos es la siguiente	
Agente	Cambio de par de bases
2-aminopurina	A G
	T C
5-bromodeoxiuridina	G A
	C T
Acido nitroso	G A
	C T
Hidroxilamina	G A
	C T
Agentes de metilación	G A
	C T

Fuente: Freese and Yoshida, 1965.

b) Cambios de la base en la cadena nueva: mecanismo implicado en la replicación del DNA, producido como consecuencia de que los precursores mononucleótidos normales pueden ser sustituidos por otros análogos a ellos, por ejemplo, el 5-bromouracilo (BU), que es análogo de la timina (5-metiluracilo).

Otros tipos de cambios que pueden ocurrir en el DNA, que se reflejan en cambios en la morfología cromosómica, se muestran en la figura 22.

Figura 22. Cambios estructurales del DNA



Fuente: Disponible en: <http://atlasgeneticsoncology.org/Educ/PolyMecaSp.html>

- Inserciones. La secuencia lineal de bases del DNA se modifica porque se introducen uno o más pares de bases en algún lugar de la molécula.
- Deleciones. Suponen una pérdida de bases.
- Duplicaciones. Repetición seguida (en tándem) o no de alguna secuencia de bases más o menos larga.
- Transposiciones. Cambio de posición de algunos pares de bases.
- Inversiones. Giro de 180° de un determinado segmento.

Estos cambios originan mutaciones de cambio de cuadro de lectura, al originar cambios en las tripletas.

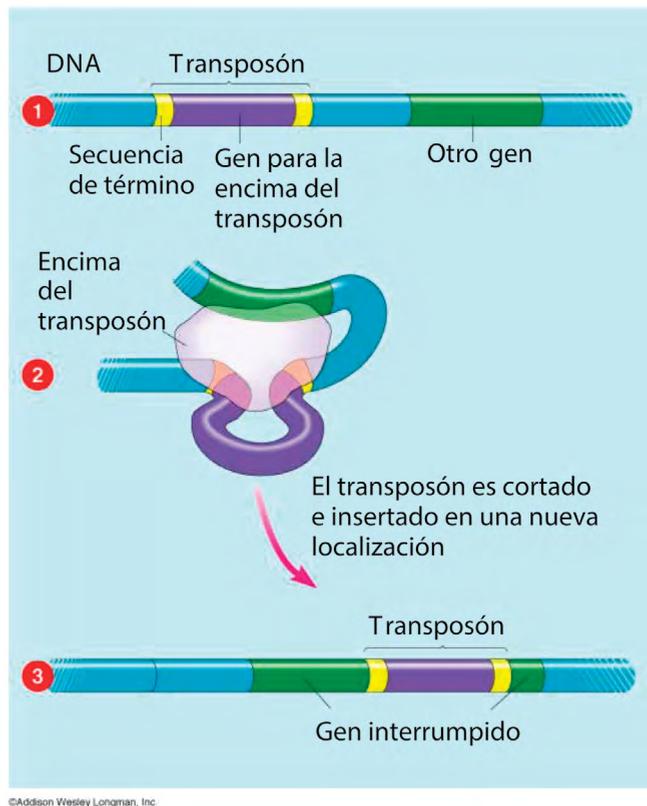
Ciertamente, dentro de las inserciones como mecanismo molecular de la mutación, podría hacerse referencia también a los fenómenos que incluyen el cambio de posición de determinadas secuencias de DNA, conocidos como elementos genéticos móviles (EGM) o transposones (Lacadena, 1988).

Elementos genéticos móviles (EGM)

McClintock (1951; 1957) defendió la existencia de los EGM; sin embargo, en aquella época la comunidad científica no estaba preparada para comprender y aceptar sus ideas. Fue después cuando, gracias a los descubrimientos posteriores de la genética molecular, le dieron la razón otorgándole el Premio Nobel en 1983 (Lacadena, 1988).

Los elementos genéticos móviles, elementos genéticos transponibles o transposones (figura 23), son secuencias de DNA de hasta varios miles de pares de bases, que tienen la capacidad de moverse de un lugar a otro del genoma de los organismos, y que al insertarse dentro de un gen modifican o anulan su función (alelo nulo o amorfo). A diferencia de otros mecanismos de reordenamiento cromosómico por recombinación, la transposición no se basa en una relación específica entre la sede donadora (donde está inicialmente el transposón) y la sede receptora (donde se inserta). Asimismo, los transposones llevan la información genética para su propia transposición (Lacadena, 1988).

Figura 23. Mecanismo de transposición de un transposón



Fuente: Disponible en: <http://francis.naukas.com/2014/01/06/francis-en-rosavientos-noticias-para-manana-sabado-2/>

Mutaciones cromosómicas

De acuerdo con Lacadena (1988), la constitución cromosómica de un individuo es constante en cuanto a la morfología y número de los cromosomas presentes en sus células; sin embargo, pueden producirse variaciones cromosómicas, espontánea o artificialmente, que afectan su estructura en ordenación lineal de genes, conocidas como variaciones cromosómicas estructurales, o en cuanto al número (variaciones cromosómicas numéricas), algunos autores llaman a éstas: variaciones o mutaciones cromosómicas.

Una variación cromosómica estructural puede afectar a un solo cromosoma, como ocurre en las deleciones, duplicaciones e inversiones, o puede afectar simultáneamente a dos o más cromosomas, como sucede en las translocaciones.

Por otro lado, las variaciones cromosómicas numéricas pueden afectar a los cromosomas como conjunto, bien aumentando el número de juegos presentes, en cuyo caso se llama poliploidía, o bien disminuyéndolo, haploidía. Cuando la variación numérica afecta a cromosomas individuales, tanto por exceso (ganancia de un cromosoma), como por defecto (pérdida de n cromosoma), se llama aneuploidía.

Mecanismos de reproducción de las plantas superiores

Los métodos de mejoramiento desarrollados por el hombre dependen fundamentalmente del sistema de reproducción de las plantas. El conocimiento de esos sistemas es tan importante que su estudio debe realizarse antes de iniciar cualquier programa de mejoramiento genético (Chávez-Araujo, 1993).

La reproducción de las plantas cultivadas puede ser:

a) Sexual

Un organismo multicelular se inicia con la fecundación de la célula huevo por el gameto sexual masculino (anterozoide) para formar el cigoto, que se desarrollará y crecerá para transformarse en un embrión y finalmente en un individuo. Esto se efectúa mediante la formación de células especializadas llamadas gametos: masculino y femenino, de cuya fusión resultará un cigoto que posteriormente dará origen a un embrión (García-Velázquez, 1990; Chávez-Araujo, 1993).

Por otro lado, según el lugar donde se formen los gametos de ambos sexos, se distinguen los siguientes tipos de plantas:

- a) Monoicas: un mismo individuo posee los dos sexos; se producen gametos masculinos y femeninos en el mismo individuo, pero en flores diferentes (unisexuales) como el maíz (Chávez-Araujo, 1993).
- b) Dioicas: se encuentra un individuo por sexo; se producen los gametos masculinos y femeninos en diferentes individuos, es decir, existen plantas que producen

únicamente gametos masculinos y plantas con gametos femeninos. En este tipo de plantas la fecundación es forzosamente cruzada (Chávez-Araujo, 1993).

- c) Polígamas: se caracterizan porque en una misma planta se producen flores hermafroditas y flores unisexuales femeninas y masculinas, por ejemplo, fresno, aguacate, papaya, entre otras (Chávez-Araujo, 1993).

Según Chávez-Araujo (1993), con base en la forma de polinización, las plantas se pueden clasificar en:

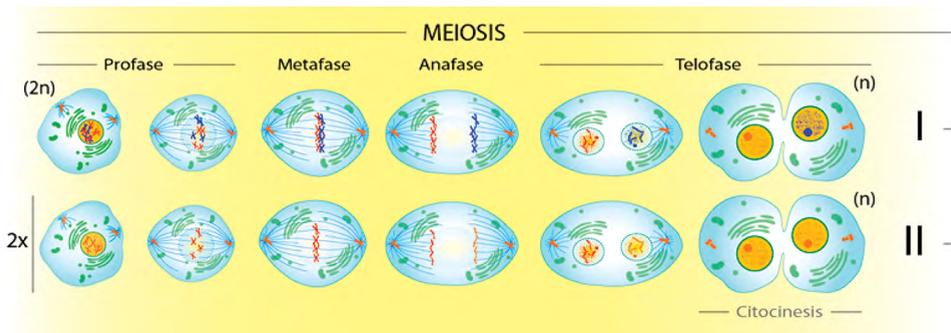
- a) Autógamas: son plantas que se polinizan por sí mismas, es decir, los gametos que se unen para formar el cigoto proceden de la misma planta. Las poblaciones de plantas autógamas consisten generalmente en una mezcla de líneas homocigotas, aunque a pesar de ello, de un 0 a 5% de la polinización puede ser de forma cruzada naturalmente.
- b) Alógamas: son plantas de polinización cruzada, es decir, que los gametos masculinos y femeninos que se unen para formar el cigoto son de plantas diferentes.
- c) Mixtas: son plantas que presentan diferentes grados de autofecundación y de polinización cruzada; por ejemplo, en sorgo, el porcentaje de polinización cruzada es normalmente de 5%, sin embargo, este porcentaje se eleva en lugares donde se tienen altas temperaturas y baja humedad relativa, a diferencia del algodón, cuya polinización cruzada varía de 5 a 25%, aunque se citan cifras de 59% en lugares donde hay abundancia de insectos.

La formación de los gametos se realiza por medio de un proceso conocido como meiosis (García-Velázquez, 1990).

Meiosis

Las células que contienen dos juegos completos de cromosomas (número somático, $2n$) producen óvulos, espermias o esporas con únicamente un juego de cromosomas (número gamético o haploide, n), resultado del proceso de división celular conocido como meiosis o gametogénesis (figura 24) (García-Velázquez, 1990).

Figura 24. Proceso de meiosis

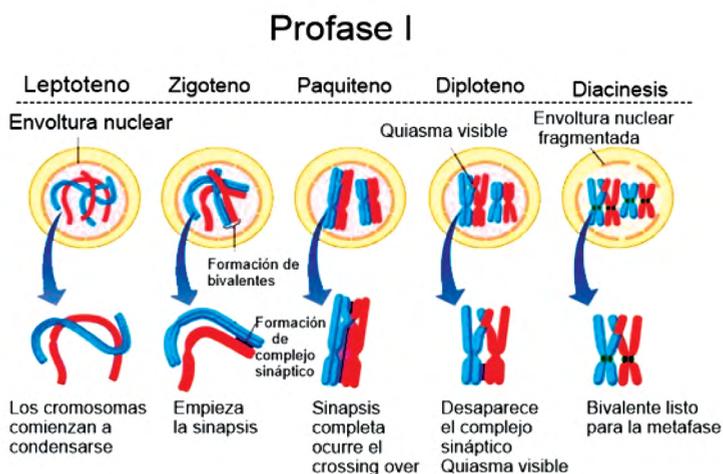


Disponible en: <http://es.wikipedia.org/wiki/Meiosis>

a) División I o división reductora: en ésta tiene lugar la reducción del número cromosómico somático (2n) al número haploide o gamético (n) de cromosomas. Generalmente comprende seis fases (García-Velázquez, 1990):

- Profase I: una profase larga durante la cual los cromosomas homólogos se aparean longitudinalmente (sinapsis) e intercambian segmentos de DNA por un proceso llamado entrecruzamiento, que a su vez comprende cinco etapas (figura 25).

Figura 25. Etapas de la profase



Fuente: Disponible en: <https://pontobiologia.com.br/meiose-divisao-que-multiplica/profase-i/>

- Leptoteno. Los cromosomas aparecen como filamentos largos y delgados, presentando en toda su longitud pequeños cuerpos esféricos, denominados cromómeros.
- Cigoteno. Los cromosomas inician el apareamiento o sinapsis, iniciando en los puntos de contacto o cigomeos y prosigue a manera de cremallera hasta que los cromosomas quedan en íntima asociación en toda su longitud. Debido al apareamiento entre cromosomas homólogos, el número de cromosomas es igual a la mitad del total observado en mitosis, a estas estructuras formadas del apareamiento de los cromosomas homólogos se les denomina bivalentes.
- Paquiteno. Fase pasiva o estable en donde los cromosomas son más cortos que en las fases anteriores.
- Diploteno. Se inicia la separación de los cromosomas homólogos, aunque ésta aún no es completa, pues los mantienen unidos uno o más quiasmas (zonas de contacto entre bivalentes o multivalentes, de profase tardía a la primera anafase de meiosis, sin que tal contacto signifique necesariamente intercambio de segmentos).
- Diacinesis. Completa condensación de los cromosomas, la envoltura nuclear y nucléolos desaparecen. Se empieza a formar el huso mitótico.

A medida que avanza la meiosis, el número de quiasmas intersticiales disminuye (por terminación), alcanzando un mínimo hacia la metafase I. Los cromosomas continúan con su acortamiento.

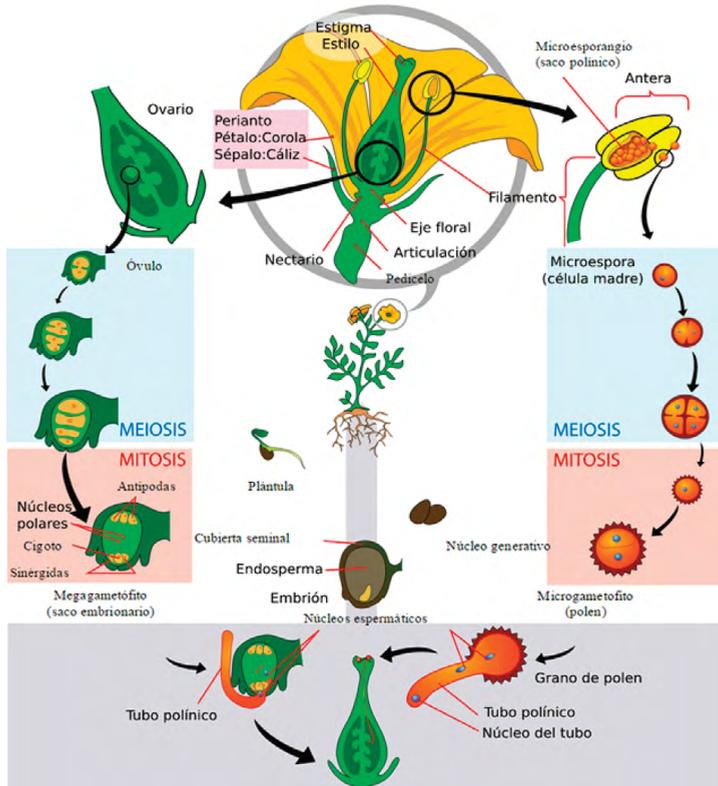
- Metafase I: los bivalentes se localizan en el plano ecuatorial de la célula, debido a su movimiento a lo largo de las fibras del huso acromático que se forman en el núcleo durante la meiosis y la mitosis. El huso acromático corre de polo a polo y tiene como función principal mover los cromosomas hacia el plano ecuatorial, movimiento conocido como metacinesis (García-Velázquez, 1990).
- Anafase I: se inicia la separación de centrómeros homólogos de cada bivalente a polos opuestos. De esta manera cada grupo cromosómico en anafase I está formado por un número haploide de cromosomas (García-Velázquez, 1990).
- Telofase I: se comienza a formar la membrana nuclear entre los dos núcleos resultantes y el nucléolo es organizado nuevamente por el organizador nucleolar (García-Velázquez, 1990).

- Citocinesis: empieza la división del citoplasma por formación de la placa celular y del fragmoplasto. En la formación de las paredes celulares se conocen dos tipos: a) sucesivo, que ocurre luego de la división del núcleo, y b) simultáneo, que se presenta después de que se han formado los cuatro núcleos haploides (n). El más frecuente en las plantas es el sucesivo (García-Velázquez, 1990).
- Interfase: es el estado entre la primera y la segunda división. En algunos organismos como en *Trillium*, los cromosomas pasan directamente de anafase I a metafase II (García-Velázquez, 1990).

b) División II o división ecuatorial: es esencialmente una división mitótica. En ésta no hay entrecruzamiento, las dos cromátidas de cada cromosoma se separan y las nuevas células resultantes son haploides (n) (García-Velázquez, 1990).

De la segunda división meiótica en las plantas superiores resultan cuatro células haploides o esporas, llamadas microsporas las masculinas, y megasporas las femeninas. Usualmente las cuatro células masculinas (producto de la división I y II) se desarrollan para formar un grano de polen cada una. Esto se logra por medio de dos divisiones mitóticas de cada microspora, en tanto que de las cuatro megasporas, tres se reabsorben y una sufre tres divisiones mitóticas, para acabar formando el saco embrionario con ocho núcleos haploides, de los cuales uno se convierte en óvulo, dos se fusionan para formar el núcleo endospermico ($2n$) y, en la mayoría de las plantas con semillas, se reabsorben los otros cinco (figura 26) (García-Velázquez, 1990).

Figura 26. Formación de microsporas y megasporas, y el proceso de la doble fecundación



Fuente: Disponible en: <http://es.wikipedia.org/wiki/Flor>

La división II de la meiosis difiere de una mitosis en dos aspectos: a) al inicio de ésta, el número de cromosomas es la mitad del número somático y b) las cromátidas hermanas son diferentes genéticamente de las que iniciaron el proceso, como consecuencia del intercambio de segmentos o entrecruzamiento (García-Velázquez, 1990).

b) Asexual

La reproducción asexual se caracteriza porque en ella no intervienen las células sexuales, por lo tanto no hay reducción cromosómica ni intercambio de DNA entre cromosomas

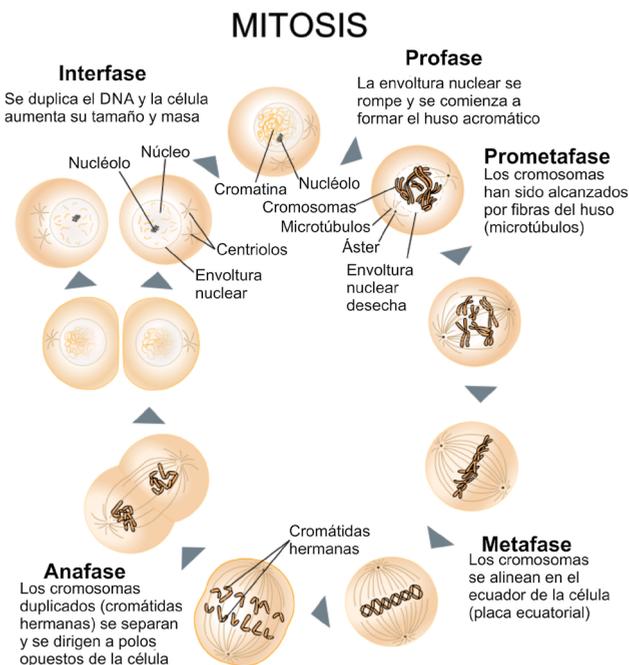
homólogos. La reproducción asexual, vegetativa o apomíctica, no es en realidad una reproducción, sino más bien una *multiplicación*, puesto que cada organismo producido no es otra cosa que un fragmento del organismo del que procede. En ella interviene un proceso conocido como mitosis, donde se originan células con la misma constitución genética y sus cualidades hereditarias son idénticas (Chávez-Araujo, 1993).

Mitosis

La mitosis ocurre tanto en regiones meristemáticas, como en las microsporas (granos de polen inmaduros) y en las megasporas (García-Velázquez, 1990).

Como resultado de la mitosis normal, los núcleos resultantes mantienen el mismo número e identidad de los cromosomas de la célula de la cual derivan. De manera tradicional este proceso ha sido dividido en cinco fases (figura 27) (García-Velázquez, 1990):

Figura 27. Proceso de mitosis



Fuente: Disponible en: <http://es.wikipedia.org/wiki/Mitosis>

Interfase. Esta fase no es considerada como parte del proceso mitótico. Sin embargo, en esta etapa la célula sintetiza y duplica el material cromosómico y otros elementos necesarios para la división celular (García-Velázquez, 1990).

Profase. Los cromosomas se hacen aparentes como filamentos largos formados por dos unidades llamadas cromátidas. A medida que avanza la profase, los cromosomas se engruesan, las cromátidas manifiestan más su estado helicoidal y se muestran íntimamente apareadas en toda su longitud y el núcleo va disminuyendo de tamaño, hasta desaparecer junto con la membrana nuclear (García-Velázquez, 1990).

Metafase. Se inicia con la organización del huso acromático al cual cada cromosoma se asocia por medio del centrómero o cinetocoro. En esta fase de la división cada cromosoma muestra un tamaño y forma particulares que se mantienen de célula a célula, que los hace individualmente identificables (García-Velázquez, 1990).

Anafase. En esta fase las dos cromátidas de cada cromosoma inician su movimiento hacia polos opuestos del huso acromático, separándose inicialmente en la región del centrómero (García-Velázquez, 1990).

Telofase. Las cromátidas o cromosomas hijos llegan a los polos y se inicia la reconstitución de la membrana nuclear a partir del retículo endoplásmico. Se forma el nucléolo y los cromosomas nuevamente se dispersan. Una vez formados los dos núcleos tiene lugar la citocinesis (García-Velázquez, 1990).

UNIDAD II

LEYES DE LA HERENCIA

LEYES DE MENDEL

Gregorio Johann Mendel nació en 1822 en una ciudad checa llamada Heinzendorf. Comenzó sus experimentos con los guisantes o chícharos de jardín (*Pisum sativum*) en 1856, tres años antes de la publicación de *El origen de las especies* de Darwin. Mendel llevó a cabo sus experimentos por un periodo de ocho años, llevándolos hasta la cuarta generación. Él fue el primero en postular la existencia de “factores” determinantes de la herencia, conocidos ahora como genes y cromosomas (Jenkins, 1986). Estos principios que rigen la transmisión de los caracteres hereditarios se basan en el conocimiento y comportamiento de los cromosomas durante la meiosis (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987).

Uno de los aciertos en las investigaciones de Mendel fue que eligió al guisante como planta modelo. Esto se debe primero, a la estructura de sus flores, ya que al ser una planta autógena puede tenerse la certeza de que las semillas obtenidas de cada planta darán origen a descendientes puros. Asimismo, su estructura permite realizar la hibridación con bastante facilidad. Segundo, es una planta anual, lo que permite seguir la manifestación de sus caracteres en las generaciones sucesivas. Tercero, en el guisante común existen muchas variedades que difieren en un solo carácter de su mismo órgano. De esta forma, Mendel estudió siete pares de caracteres: semillas lisas frente a rugosas, semillas amarillas frente a verdes, vainas completas frente a constreñidas, vainas amarillas frente a verdes, plantas altas frente a enanas, flores de color blanco frente a flores de color púrpura y posición de las flores axial frente a terminal. Debido a que estas características no se mezclan para producir tipos intermedios, y a que se heredan independientemente unas de otras, fue capaz de seguirlas durante varias generaciones sin ambigüedad o confusión (De la Loma, 1982; Jenkins, 1986).

Mendel observó que el estado de la atmósfera, el suelo y las condiciones de humedad afectaban los caracteres de crecimiento de los chícharos, pero la herencia era el factor principal en las condiciones de sus experimentos. Así, demostró que

los siete caracteres cuidadosamente seleccionados se comportaban de una forma matemáticamente precisa y predecible, de lo cual, con base en los siguientes experimentos, se formularon sus leyes (Gardner *et al.*, 2008):

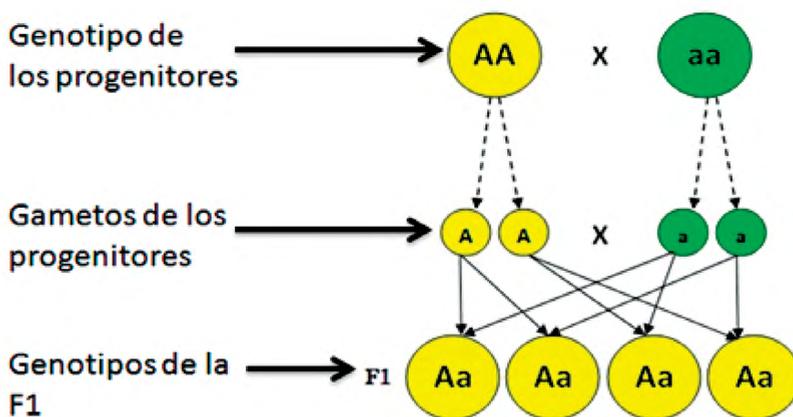
Primera Ley de Mendel

Primer grupo de experimentos

Cruzó entre sí dos progenitores que diferían en un solo carácter, repitiendo el experimento para las siete líneas puras de guisantes que habían sido seleccionadas, efectuando el cruce en las dos direcciones posibles (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987):

Fecondó flores de plantas de semilla lisa con polen de flores de plantas de semilla rugosa (cruza directa) y flores de semilla rugosa con polen de las de semilla lisa (cruza recíproca), obteniendo en ambos casos una generación de plantas todas de semilla lisa, a la que llamó F_1 , o primera generación filial. Es decir, de los dos caracteres alternativos paternos, sólo uno, al que llamó dominante, aparece en el híbrido de la primera generación filial, quedando enmascarado el otro, al que llamó recesivo (figura 28).

Figura 28. Primera Ley de Mendel



Fuente: Disponible en: <http://www.saberespractico.com/estudios/secundaria-bachiller/biologia-secundaria-bachiller-estudios/las-tres-leyes-de-mendel/>

De este grupo de experimentos se deriva la Primera Ley de Mendel o Ley de la Uniformidad y la Reciprocidad. Del cruce de dos líneas puras la primera generación filial está formada por individuos idénticos que presentan sólo uno de los dos caracteres alternativos paternos, cualquiera que sea la dirección del cruce (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987). Mendel denominó “factor” al agente determinante responsable de cada uno de los caracteres. Por los resultados obtenidos en la F_1 y posteriormente en la F_2 , el factor que determina uno de los aspectos debería estar escondido, pero no destruido. Este fenómeno, por el que un aspecto se manifiesta y el otro no estando presentes ambos factores, se llama *dominancia*. En los cruzamientos de Mendel el factor para la semilla lisa se considera *dominante* respecto al factor para la semilla rugosa que se considera *recesivo*. Simbólicamente se puede representar con la letra “A” al factor para semilla lisa y con “s” al factor para semilla rugosa (Strickberger, 1974).

En términos modernos, un factor heredado que determina una característica biológica de un organismo se denomina *gene*. Cada *gene* ocupa una posición específica en un cromosoma, a la que se denomina *locus* génico (plural *loci*). Asimismo, se llama *alelo* a las formas alternativas de un gen para cierto carácter fenotípico, por ejemplo, el color de la flor: un hipotético gen C para el color de la flor podría presentar tres variantes en una población, los alelos C (flor roja), c (flor blanca) y c^1 (flor amarilla). Cada alelo representa una secuencia de DNA, siendo ligeramente diferentes unas de otras. Un organismo diploide tiene dos alelos por *locus*, uno en cada cromosoma homólogo, donde los dos alelos pueden ser idénticos (homocigótico), por ejemplo el genotipo CC o cc, o diferentes (heterocigótico); por ejemplo, el genotipo Cc, y es la combinación de los alelos lo que determina el fenotipo (Stansfield, 1992; Lawrence, 2003).

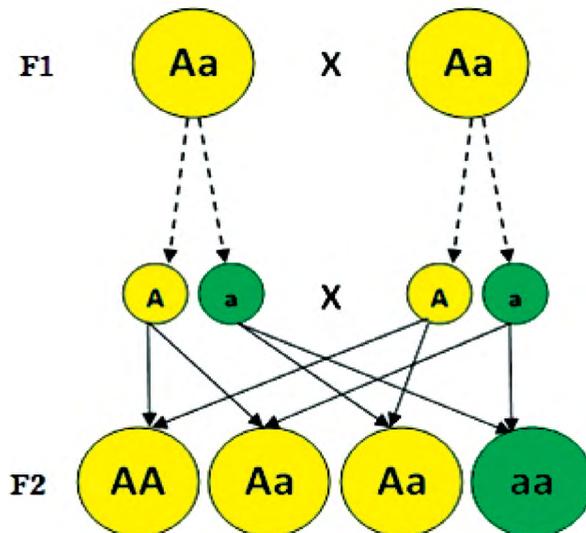
Segunda y Tercera Ley de Mendel

Segundo grupo de experimentos

Plantó y dejó que se autofecundaran en forma natural los híbridos obtenidos de los experimentos anteriores. El resultado fue que el carácter que había quedado enmascarado (recesivo), reaparecía en la segunda generación filial (F_2) en un individuo

por cada tres que presentaban el carácter dominante (figura 29) (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987). La regular reaparición de diversos rasgos recesivos escondidos constituía desde luego una notable contribución a la teoría hereditaria, ya que durante mucho tiempo se había considerado que todos los rasgos se “fusionaban” y se diluían en la descendencia híbrida (Strickberger, 1974).

Figura 29. Segunda Ley de Mendel

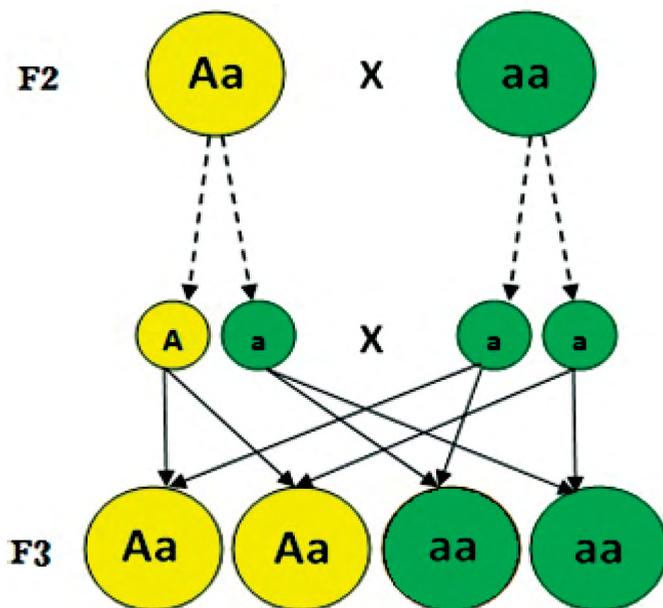


Fuente: Disponible en: <http://www.saberpractico.com/estudios/secundaria-bachiller/biologia-secundaria-bachiller-estudios/las-tres-leyes-de-mendel/>

Tercer grupo de experimentos

Posteriormente, realizó lo que se denomina retro-cruzamiento o cruzamiento de prueba, que consiste en el cruce artificial entre los híbridos (F_2) y la línea pura usada como parental que presenta el carácter menos frecuente (recesivo), obteniendo una tercera generación filial (F_3) compuesta por la mitad de individuos que presentaban el carácter dominante y mitad con el recesivo (figura 30) (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987).

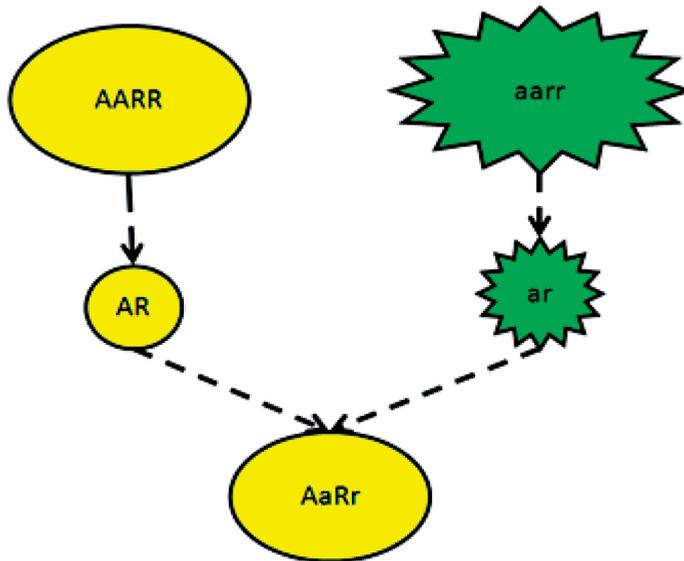
Figura 30. Retrocruzamiento



Fuente: Elaboración propia.

De los resultados obtenidos en el segundo y tercer grupo de experimentos, Mendel dedujo su Segunda Ley o Ley de la Segregación y de la Pureza de los Gametos: los caracteres hereditarios están controlados por pares de factores hereditarios, los cuales se separan durante la formación de gametos (cada guisante debe tener un par de homólogos de tales factores, de los cuales uno ha sido aportado por el óvulo y el otro por el grano de polen) (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987).

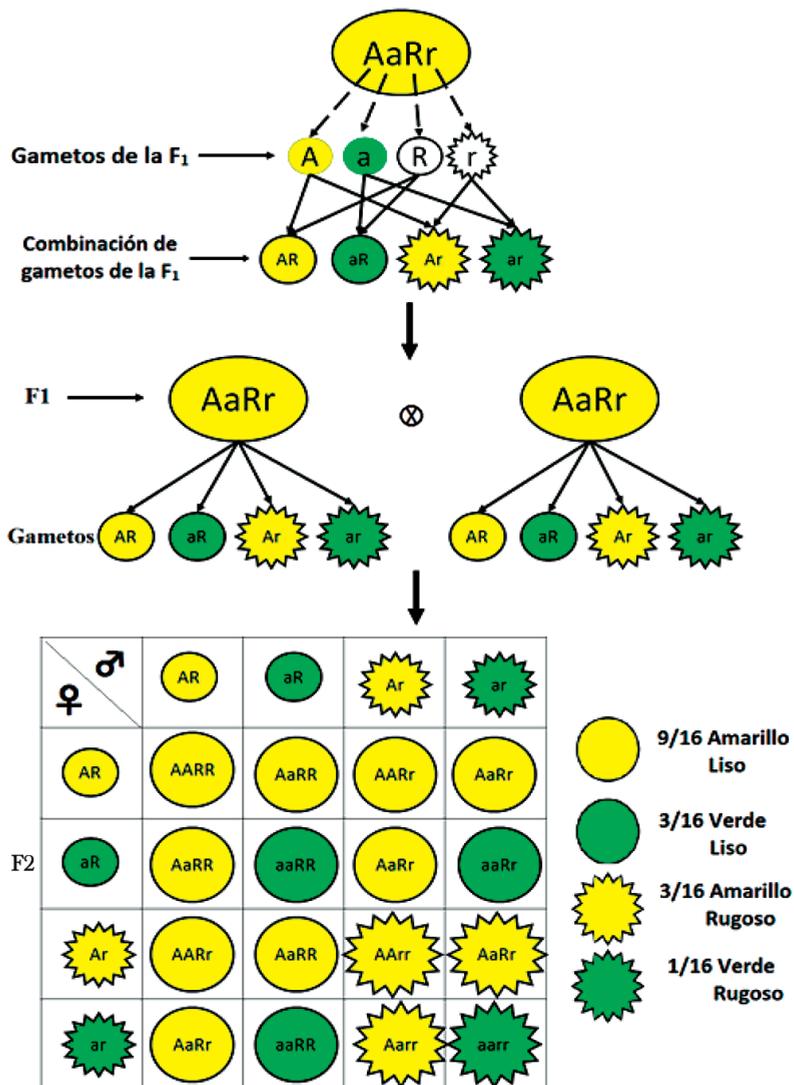
Aclarados estos puntos, Mendel acometió la tarea del cruce de dihíbridos, es decir, de progenitores que diferían entre sí en dos caracteres: amarillo-liso (AARR) frente a verde-rugoso (aarr). Como cabía esperar por la dominancia, las semillas de dicho cruzamiento (F₁) resultaron amarillas y lisas (AaRr) (figura 31) (Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987).

Figura 31. Cruce dihíbrido F_1 

Fuente: Disponible en: <http://www.saberespractico.com/estudios/secundaria-bachiller/biologia-secundaria-bachiller-estudios/las-tres-leyes-de-mendel/>

Sin embargo, al cultivar las plantas de la F_1 y autofecundarlas, dieron lugar a 556 en la F_2 de los siguientes tipos: 315 amarillas y lisas, 108 verdes y lisas, 101 amarillas y rugosas y 32 verdes y rugosas. En términos de proporciones, dichos números se aproximan mucho a la proporción 9:3:3:1. Un método alternativo para combinar los gametos de F_1 es poner los gametos femeninos alineados a un lado de un “tablero de ajedrez” (cuadro de Punnett) y los gametos masculinos alineados del otro lado para así combinar éstos a fin de formar cigotos (figura 32). Siguiendo la misma sistemática que en los experimentos anteriores, dedujo su tercera ley, la Ley de la Distribución Independiente o de la Libre Combinación de Factores Hereditarios: cuando dos o más factores hereditarios se segregan simultáneamente, la distribución de cualquiera de ellos es independiente de los demás (Strickberger, 1974; Blanco-Rodríguez y Bullón-Sopelana, 1987; Stansfield, 1992).

Figura 32. Tercera Ley de Mendel



Fuente: Elaboración propia.

La proporción 9:3:3:1, dada más arriba, se refiere únicamente a los fenotipos producidos en el cruzamiento dihíbrido (F₁) y consiste en separar los cuatro tipos de

gametos producidos por la F_1 ($AaRr$), que son: AR , aR , Ar y ar en proporción 1:1:1:1 o $\frac{1}{4} \frac{1}{4} : \frac{1}{4} : \frac{1}{4}$. Como esto es cierto, tanto para el polen como para las ovocélulas de la F_1 , la probabilidad de que cada uno de los cuatro tipos de granos de polen se combinen con cualquiera de los cuatro tipos de ovocélulas será $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = 1/16$. Como puede verse con facilidad, nueve de las combinaciones darán lugar a un fenotipo liso-amarillo, tres serán lisas-verdes, tres rugosas-amarillas y una será rugosa-verde (Strickberger, 1974).

Las deducciones extraídas por Mendel en sus estudios con los chícharos han sido corroboradas en diversos experimentos de cruzamiento llevados a cabo en diversas plantas y dentro de especies del reino animal. Esto ha demostrado de un modo inequívoco que los principios en que se basan las leyes de Mendel son completamente generales, y pueden predecir el resultado de un suceso antes de verificarse (De la Loma, 1982).

DESVIACIONES DE LAS SEGREGACIONES TÍPICAS MENDELIANAS

Las leyes de Mendel fueron descubiertas por la observación de casos demasiado simples; investigaciones posteriores pusieron pronto de manifiesto que dichas leyes eran insuficientes para explicar algunos fenómenos hereditarios de exteriorización más compleja (De la Loma, 1982).

La experiencia ha demostrado que, cuando los factores se heredan como unidades individuales independientes, en ciertos casos el carácter no depende de la presencia de un solo gene o factor, sino del resultado de la acción conjunta de varios de ellos; es decir, de una interacción de factores, por lo que la herencia de un carácter no siempre es una cosa tan simple como Mendel imaginó (De la Loma, 1982).

- a) Dominancia incompleta: como resultado de los experimentos mendelianos, se creyó en un principio que, en cada par de caracteres, había siempre uno que debía ser dominante y otro que debía ser recesivo. Sin embargo, se han estudiado casos en que la dominancia no existe, y el híbrido de la primera generación es intermedio, presentando el carácter en estudio con una intensidad intermedia entre la de ambos progenitores (De la Loma, 1982).
- b) Pleiotropía: a veces la influencia de un *gene* o factor determina simultáneamente varios caracteres diferentes. Los estudios de Mendel demostraron que en el

guisante o chícharo, el color de la flor y el color de los tegumentos de la semilla dependían del mismo par de alelos (De la Loma, 1982).

- c) Heteromería: ocurre a veces que genes distintos localizados en diferente lugar en los cromosomas determinan el mismo carácter (De la Loma, 1982).
- d) Alelismo múltiple: se ha considerado hasta el momento que un par de alelos es el que controla una determinada característica fenotípica, pero un determinado gen puede tener más de dos formas alélicas. Cuando se presenta esta situación se dice que tienen alelos múltiples o polialelos (De la Loma, 1982).

En el caso de alelos múltiples, un individuo diploide tendrá como máximo dos de estos alelos, uno en cada uno de los cromosomas homólogos, aunque en la población se puedan presentar más alelos para el mismo gen (De la Loma, 1982).

- e) Interacción factorial: con mucha frecuencia, un carácter no es el resultado de la acción de un solo *gene*, sino el resultado de la acción conjunta o interacción de varios de ellos. Poco tiempo después de redescubiertas las leyes de Mendel, Bateson, experimentando en gallinas, pudo confirmarlas en general, pero también puso en evidencia que a veces un carácter no depende de un solo *gene* (De la Loma, 1982).

Factores complementarios, reversión o atavismo: hay casos en que para la manifestación de un carácter no basta la acción de un solo *gene*, sino que se requiere la presencia simultánea de dos. A estos dos distintos factores, necesarios para la aparición de un carácter, se les designa con el nombre de factores complementarios (De la Loma, 1982).

- f) Epistasia: este concepto fue propuesto por Bateson y se describe como el efecto de un factor genético que, no siendo alélico de otro, impide su manifestación en la herencia; trae aparejado consigo el concepto de *hipostasia*, ya que cuando un factor genético encubre a otro que no es su alélico, ese otro es hipostático del primero (De la Loma, 1982).

El concepto de epistasia se ha ampliado de modo que ahora se considera bajo el mismo nombre y de una manera general a la interacción de factores no alélicos en las plantas o en los animales. Bajo éste quedan, por lo tanto, incluidos los casos que hace tiempo se llamaron de acción complementaria, tales como el color de la piel de los conejos y los ratones y el color del grano de maíz (De la Loma, 1982).

- g) Factores letales y subletales: por definición, son factores letales los que causan la muerte del individuo antes de que pueda reproducirse y factores subletales los que le dan en general, menor vitalidad. En la segregación, este tipo de factores significa que algunos genotipos no aparecen o aparecen en números menores de los que serían de esperar (Brauer, 1976).

Herencia ligada al sexo

Segun Pierce (2010), el término sexo se refiere al fenotipo sexual. La mayoría de los organismos poseen sólo dos fenotipos sexuales: (♀) (♂), es decir, macho o hembra. Se dice que estas características y los genes que la producen están ligados al sexo. Existen varios mecanismos para la determinación del sexo, fundamentalmente el mecanismo de determinación del sexo controla el modo de herencia de las características ligadas al mismo.

Mecanismos de determinación del sexo (Pierce, 2010)

Existen muchas formas de aparición de la diferencia sexual. En algunas especies es posible que un mismo individuo presente ambos sexos, una entidad que se denomina hermafroditismo. De igual forma se dice que los organismos que presentan estructuras reproductoras tanto masculinas como femeninas son monoicos, y las especies en las que el individuo posee sólo estructuras reproductoras masculinas o femeninas se denominan dioicas. Entre las especies dioicas el sexo de un individuo puede ser determinado desde el punto de vista cromosómico, genético o ambiental.

- a) Cromosómico: estos organismos poseen cromosomas que se asocian al sexo. De manera general, las hembras poseen dos cromosomas X (XX), por lo que es considerada homogamética y los machos poseen un cromosoma X y un cromosoma Y (XY), por lo que es considerado heterogamético; ambos casos presentan sus excepciones, por ejemplo: donde el macho sólo presenta un cromosoma X (XO), donde la O representa la ausencia del cromosoma sexual (saltamontes), o donde la hembra es diploide y el macho es haploide,

desarrollado a partir de óvulos no fecundados y genera sus gametos por mitosis (abejas), o donde la hembra es la heterogamética y el macho homogamético (*Armadillidium vulgare*); entre otros casos.

En el caso de los cromosomas sexuales X y Y, como otros pares de cromosomas, pueden aparearse durante la meiosis y segregarse, pero no son homólogos. La mayor parte de los genes del cromosoma X son diferentes de los genes del cromosoma Y, sin embargo pueden aparearse porque poseen pequeñas regiones homólogas entre sí (con los mismos genes), llamadas regiones pseudoautosómicas. En consecuencia, los machos y las hembras no poseen el mismo número de alelos en los *loci* ligados al sexo. Esta diferencia de número produce los distintos patrones de herencia en ambos sexos. Se supone que el sexo en estos organismos está determinado por la presencia de dichos cromosomas sexuales, pero en realidad son los genes individuales localizados en los cromosomas referidos, los que generalmente determinan los fenotipos sexuales.

- b) Genético: en algunas plantas y protozoos, no existen cromosomas sexuales, el sexo es determinado genéticamente, donde los genotipos en uno o más *loci* determinan el sexo.
- c) Factores ambientales: en algunos organismos el sexo está determinado en forma parcial o completa por factores ambientales como el caso del molusco marino (*Crepidula fornicata*). Esta especie vive apilándose una sobre otra, donde el primer organismo se desarrolla como hembra produciendo sustancias químicas que atraen a otras larvas que se desarrollan como machos, y se asientan sobre ella. Los machos superiores, después de un tiempo, se vuelven hembras, para atraer más larvas que se asienten encima de la pila. Ese tipo de desarrollo sexual se denomina hermafroditismo secuencial, donde cada animal puede ser tanto macho como hembra, aunque no ambos sexos al mismo tiempo.

Los factores ambientales también son importantes en la determinación del sexo en muchos reptiles, aunque la mayor parte de estos organismos poseen cromosomas sexuales, el fenotipo se ve afectado por la temperatura durante el desarrollo embrionario.

Características ligadas al sexo

Los genes del cromosoma X determinan características ligadas al X, y los genes del cromosoma Y determinan características ligadas al Y. Los machos y las hembras difieren en sus cromosomas sexuales de modo que el patrón de herencia de las características ligadas al sexo difiere del presentado por los genes localizados en los cromosomas autosómicos (Pierce, 2010).

La primera persona que explicó la herencia ligada al sexo fue el biólogo norteamericano Thomas Hunt Morgan, quien, en 1910, descubrió entre las moscas de la colonia de su laboratorio un macho único que tenía ojos blancos, en absoluto contraste con los ojos rojos normales de las moscas de la fruta (Pierce, 2010).

Herencia extracromosómica

La herencia extracromosómica se define como una herencia no mendeliana, en la que se asocia DNA extranuclear con la transmisión de caracteres particulares (Gardner *et al.*, 2008).

Una forma de herencia extracromosómica es por medio de la célula reproductiva femenina (oosfera), ésta generalmente porta más citoplasma y organelos citoplasmáticos que la célula masculina y es de esperar que afecte caracteres no mendelianos. Este tipo de predeterminación por genes de la madre, en lugar de los de la descendencia, se denomina efecto o herencia materna. Actualmente se cree que, en ciertos casos en los que el macho aporta citoplasma de forma significativa, los genomas de los orgánulos acompañantes pueden ser destruidos. Existen, sin embargo, excepciones como la herencia biparental, que se produce en ausencia del gen que degenera los plástidos paternos (Gardner *et al.*, 2008; Grierson y Covey, 1991).

Por otra parte, las mitocondrias y los cloroplastos portan pequeñas cantidades de DNA único que se comportan independientemente respecto a los genes nucleares (Gardner *et al.*, 2008). Al respecto, la teoría endosimbionte sostiene que los genomas de los orgánulos provienen de genomas de procariotas, esto debido a que la comparación de la secuencia de los genomas de los orgánulos ha demostrado que sus genes están más próximos a los genes de las bacterias que a los genes nucleares, así como la similitud de sus procesos de expresión génica. De esta forma estos orgánulos

serían antiguas bacterias de vida libre que formaron una asociación simbiote con el precursor de la célula eucariota. De igual forma se ha comprobado que esta relación simbiótica ha sido seguida por una pérdida o transferencia masiva de genes del genoma tanto mitocondrial como cloroplástico al genoma nuclear (Nuez *et al.*, 2002; Lemire, 2005).

Genoma mitocondrial

El genoma nuclear y mitocondrial son funcionalmente interdependientes. A pesar de ello la mayoría de las proteínas mitocondriales están codificadas por genes nucleares. Sólo son conocidos: 2 rRNA (los únicos en el ribosoma mitocondrial), de 20 a 35 tRNA (todos los necesarios para la traducción en la mitocondria), y 13 proteínas (subunidades de los complejos mitocondriales implicadas en la cadena respiratoria y la síntesis de ATP), para ser codificadas por el DNA mitocondrial (mtDNA). Las subunidades restantes de los complejos (alrededor de 90 proteínas necesarias para el ensamblaje de los ribosomas mitocondriales, 20 diferentes aminoacil sintetetas, y todas las enzimas necesarias para replicar y transcribir el DNA mitocondrial) están codificadas por genes en el núcleo (Castro *et al.*, 1998).

Todas las proteínas codificadas en la mitocondria forman componentes de las vías metabólicas o complejos de enzimas, cuyos componentes restantes son codificados en el núcleo. En esta situación, tenemos complejos mitocondriales: ATP sintetasa, la citocromo c oxidasa y la NADH deshidrogenasa b-c1 que tienen subunidades codificadas por dos genes nucleares y mitocondriales. Por otro lado, dependiendo del reino y la especie el mtDNA puede tener diferentes tamaños del genoma; algunos ejemplos son: *Ascaris suum*, 14.5 kb; *Drosophila subobscura*, 15.8 kb; la levadura, *Saccharomyces cerevisiae*, 78 kb. Hongo, *Neurospora crassa*, 60 kb; plantas, *Zea mays*, 570 kb, *Cucumis melo*, 2500 kb (Castro, *et al.*, 1998).

En los seres humanos, el mtDNA es una molécula formada por una hebra circular doble, cerrada covalentemente de 16 569 pb que ha sido secuenciada completamente. El mtDNA de los mamíferos se hereda como un haploide de la madre y raramente se ha encontrado heteroplasmia. Así, otra de las funciones del DNA mitocondrial es la identificación de líneas maternas, ya que las mitocondrias de una célula hija provienen exclusivamente de la célula materna. De esta

manera, desde una perspectiva poblacional, se podría considerar como un sistema pequeño, sexualmente asilado o de linajes clonales. La tasa de evolución del DNA mitocondrial es de 5 a 10 veces más rápida que el genoma nuclear, principalmente porque las mitocondrias no tienen las enzimas de reparación de errores en la replicación ni de los daños del DNA. De esta manera, el mtDNA tiene un alto nivel de transiciones y transversiones, así como una alta incidencia de mutaciones de pequeña longitud. En los seres humanos, la alta tasa de mutación del mtDNA (2-4% por cada millón de años) conduce a un alto grado de variabilidad entre individuos (Castro *et al.*, 1998; Nuez *et al.*, 2002).

Genoma cloroplástico

Todas las células de las plantas contienen pequeños orgánulos, relativamente poco diferenciados, denominados protoplastidios, que son capaces de desarrollarse de diversas formas para formar orgánulos característicos, tales como los amiloplastos, los cloroplastos y los cromoplastos. Gracias a los estudios de ultraestructura se ha demostrado que un tipo de plastidio se puede transformar en otro, aceptando que las diferentes formas representan estados alternativos de diferenciación del mismo orgánulo. La mayor parte de los conocimientos sobre biología molecular de los plastidios proviene de los estudios sobre los cloroplastos (Grierson y Covey, 1991).

Como se sabe, los cloroplastos son los orgánulos encargados de realizar la fotosíntesis en la célula vegetal, a su vez están implicados en el metabolismo del nitrógeno, azufre, lípidos y algunas hormonas de plantas. El genoma del cloroplasto (cpDNA) se compone de moléculas de DNA dobles circulares y de cadena homogénea de 110 a 200 kb de tamaño, que contiene entre 30 y 50 diferentes genes de RNA y un número de genes codificadores de proteínas, que varía de aproximadamente 100 en las plantas terrestres y algas verdes, y de 150 a 200 en las algas marrón. Estos genes codificadores de proteínas se pueden dividir en dos grupos principales: los genes incluidos en la expresión y la traducción de la maquinaria del cloroplasto y los genes relacionados con la bioenergética y la función fotosintética. De esta forma su DNA codifica para los genes ribosomales (rRNA), los genes de transferencia (tRNA), las proteínas ribosomales y las proteínas involucradas en los fotosistemas I y II. Sin

embargo, está claro que los cloroplastos no son orgánulos genéticamente autónomos, ya que dependen del genoma nuclear para la determinación de muchas de sus funciones. Las moléculas de DNA están unidas a las membranas de los cloroplastos, pero se extienden dentro del estroma donde forman nucleoides (Grierson y Covey, 1991; Nuez *et al.*, 2002; De Las Rivas *et al.*, 2016).

El mayor genoma del cloroplasto conocido corresponde a la alga roja *Porphyra* y tiene de 70 a 80 genes adicionales, un tercio de los cuales están relacionados con la biosíntesis de los aminoácidos y otras biomoléculas esenciales. Una característica del genoma cloroplástico de la mayoría de las plantas es la presencia de dos grandes repeticiones invertidas (IRS) de 6 a 76 kb que dividen el cpDNA en una región grande y una pequeña de una sola copia (llamada LSC Large Single Copy y SSC Short Single Copy, respectivamente) (De las Rivas *et al.*, 2016).

Androesterilidad

Es un fenómeno que indica que el gameto masculino de las plantas no es funcional. El gen de la androesterilidad en el arroz se descubrió en 1981 por Singh e Ikehashi; es un nuclear recesivo ($ms = \text{male-sterile}$). Las plantas androestériles se indican como $ms\ ms$, por el contrario, las plantas con el gen $Ms\ ms$ y $Ms\ Ms$ son fértiles. Si cruzamos una planta $ms\ ms$ (hembra) con $Ms\ Ms$ (macho) toda la progenie en la F1 serán $Ms\ ms$ (fértiles).

Una planta androestéril presenta sus anteras blancas, delgadas y puntiagudas. Se ha reportado que este tipo de plantas son más susceptibles a enfermedades.

El principal uso de la androesterilidad en la mejora de plantas es para llevar a cabo cruzamientos controlados sin necesidad de emascular (retirar las anteras) el progenitor femenino, de esta manera se evita la autofecundación. Algunas especies que suelen presentar el gen de la androesterilidad son: jitomate, lima, cebada, arroz, quinoa, girasol, ajonjolí, olivo, sorgo, entre otras.

El proceso para obtener semilla híbrida fértil se lleva a cabo cruzando: $ms\ ms \times Ms\ Ms$; así toda la F1 será $Msms$.

La androesterilidad puede ser inducida mediante sustancias químicas que actúan como gametocidas selectivos, a saber: 2,3 dicloroisobutirato sódico, hidracida maleica, giberelinas, etcétera (Ramírez, 2006).

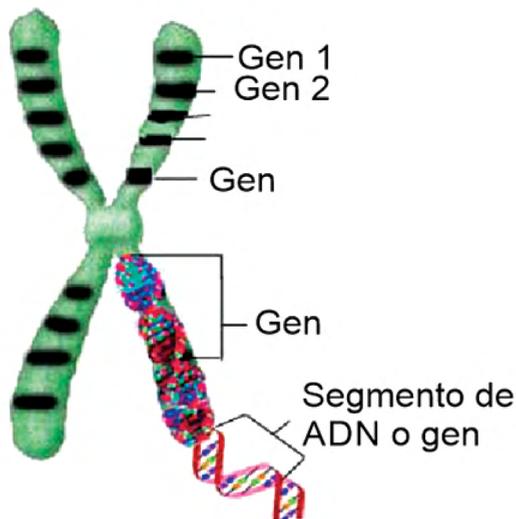
UNIDAD III

MUTACIONES Y DIVERSIDAD GENÉTICA VEGETAL

DEFINICIÓN DE MUTACIÓN

Con la finalidad de lograr entender lo que es una *mutación*, ésta se puede definir como todo cambio, alteración o destrucción del material genético de un ser vivo, en nuestro caso, las plantas, es decir, un cambio químico en el DNA de las células vegetales. O bien, entiéndase como un cambio heredable o no en la constitución física o química de un organismo; en otras palabras, es un cambio en el mensaje hereditario. En la figura 33 se puede apreciar que todo cromosoma está formado por genes (DNA) y un cambio en la estructura química de éste es considerado como una mutación.

Figura 33. Todo cambio en el DNA de un cromosoma puede ser considerado como una mutación

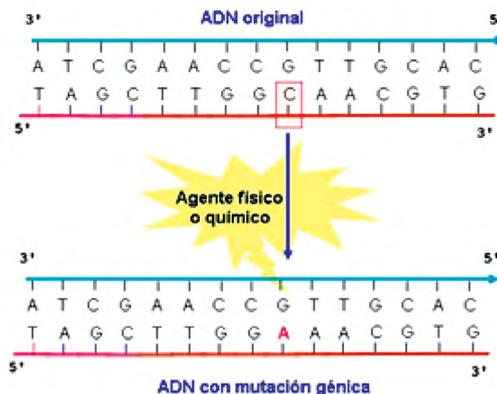


Fuente: Disponible en: <http://biologiaiicisco4d.blogspot.com/2017/02/concepto-de-adn-gen-y-cromosoma.html>

¿Entonces, cómo se produce una mutación en el DNA? En la figura 34 se explica claramente la forma en cómo se puede producir.

Figura 34. Representación de la alteración de secuencia de nucleótidos por algún agente físico o químico

Las mutaciones génicas se producen cuando se altera la secuencia de nucleótidos del gen por causas físicas (radiaciones) o químicas.



Fuente: Disponible en: <https://www.docsity.com/es/tema-3-principios-basicos-de-la-herencia/4198899/>

FACTORES QUÍMICOS Y FÍSICOS QUE GENERAN MUTACIONES

En general, puede decirse que existen dos tipos de mutaciones; *la mutación natural*, considerada como la base de la selección natural (se caracteriza porque sobreviven las especies mejor adaptadas) y por consiguiente de la evolución; y *la mutación inducida*, la cual puede ser provocada por diversos agentes mutagénicos. En ambos tipos de mutaciones los cambios ocurren al azar, es decir, no se sabe con exactitud cuál va a ser el resultado.

La tasa de la mutación natural oscila entre una mutación en un millón de plantas. En comparación, la tasa de mutación inducida puede ser tan alta como se quiera, pero existe el riesgo de causar tantas mutaciones en la planta que la lleve a perder su capacidad de sobrevivencia.

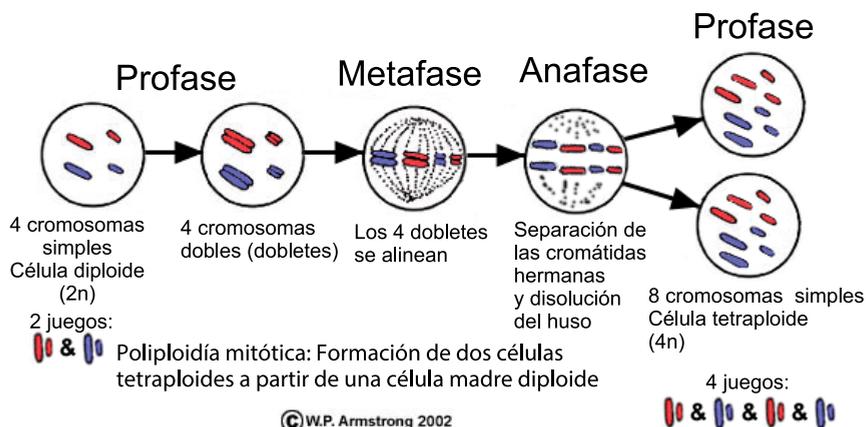
La capacidad mutagénica de cualquier agente se mide por la dosis letal media (DL_{50}), considerada como la dosis que mata 50% de los individuos o materiales vivos tratados.

Las mutaciones pueden ser provocadas por la acción de:

- a) Agentes químicos: entre ellos se pueden citar a los siguientes: ácido nitroso (transforma la citosina en uracilo y la adenina en hipoxantina, provocando incorporación de bases erróneas en la replicación del DNA), colchicina (considerada como la sustancia por excelencia utilizada para inducir la poliploidía), derivados de purinas y pirimidinas (hacen que el DNA se confunda durante su replicación), acridinas (provocan cambios en la lectura del código genético), mostazas nitrogenadas, agentes alquilantes (añaden grupos etilo o metilo a las bases nitrogenadas alterando la replicación del DNA), EMS (metasulfato de etilo o etilmetanosulfonato, se puede usar en la semilla, ésta se remoja en una solución de 0.3 a 1.5% durante 30 a 120 min, provoca cambios en las bases nitrogenadas de GC a AT), la nitrosoguanidina provoca cambios en las bases de GC a TA.

A manera de ejemplo, se puede ilustrar el efecto de la colchicina en el proceso de división celular, específicamente al evitar la formación del huso mitótico y de esta manera dar origen a células poliploides, es decir, con cargas de $4n$, $6n$, etcétera (figura 35).

Figura 35. Efecto mutagénico de la colchicina durante la división celular



Fuente: Disponible en: <https://cellcode.us/quotes/are-daughter-cells-parent-passed-chromosomes-2-cell-two-how-diagram.html>

- b) Agentes físicos; dentro de éstos se consideran a las radiaciones, las cuales presentan menor longitud de onda, es decir, son menores a 380 nm, caracterizadas por tener mayor temperatura de radiación, o sea mayor energía y en consecuencia mayor poder de penetración. Existen dos tipos de radiaciones: radiaciones ionizantes (RI), como ejemplo los Rayos X: la unidad que se maneja es el RAD (dosis de radiación absorbida). Este tipo de radiación rompe la cadena de DNA y además produce radicales libres de agua muy reactivos, los cuales reaccionan con el DNA para alterar su estructura. A veces se eliminan trozos completos de DNA. Las radiaciones no ionizantes (RNI) provocan la formación de enlaces covalentes entre dos bases pirimidínicas contiguas, dando origen a dímeros, éstos distorsionan la conformación del DNA inhibiendo la replicación. Como ejemplo de RNI se encuentra la luz ultravioleta (UV), la cual penetra menos que los Rayos X, pero con efecto acumulativo. Otro ejemplo es el Cobalto 60, el cual puede provocar aparición de variabilidad génica y resistencia en las plantas. *La diferencia entre las RI y las RNI es el tamaño de su longitud de onda y el efecto que provoca en la célula.* Por su parte, aún no se demuestra que las radiaciones electromagnéticas de onda larga (emisoras de radio y teléfonos celulares) puedan provocar mutaciones.
- c) Agentes biológicos (daños provocados por virus): sea cual sea el mecanismo que usen los virus para penetrar en las plantas, como daños mecánicos a nivel de epidermis, vectores, granos de polen infectados u otros; una vez en el interior de la célula, los virus se desplazan de una célula a otra a través de los plasmodemos, o bien, pueden llegar al floema para ser transportados a toda la planta. El DNA viral puede provocar modificaciones en el DNA de la célula, alterando su secuencia de nucleótidos, y con esta mutación se puede inducir la síntesis de nuevas proteínas, algunas de las cuales (enzimas) pueden provocar modificaciones en el fenotipo de la planta.

Algunas consideraciones generales sobre las mutaciones son:

- Cuando se logra una mutación de impacto agronómico se debe transferir por retrocruzamiento al genotipo que se desee.

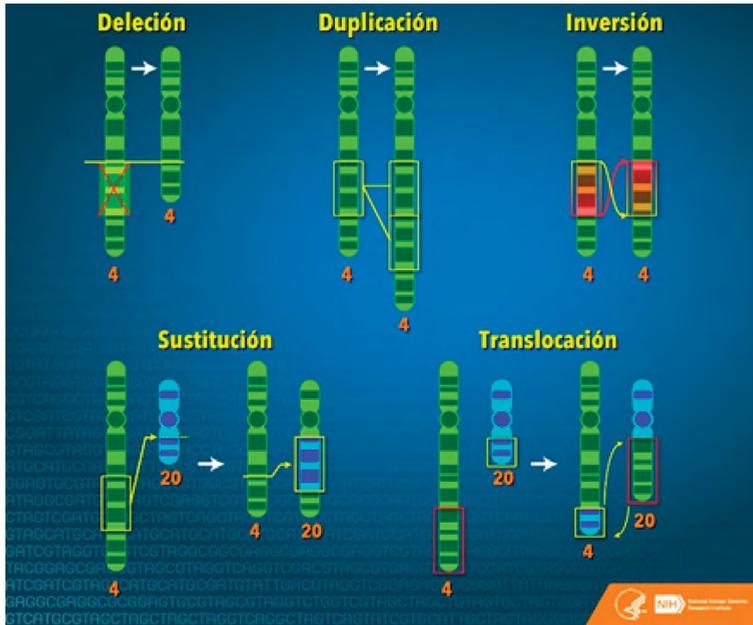
- Debe comprobarse que la mutación de interés es estable, es decir, que se mantenga en varias generaciones y no se diluya (que no se pierda).
- Una mutación puede provocar fracturas cromosómicas, quimeras (tejidos con diferente constitución genética, es decir, unas células que hayan sido afectadas y otras que no).
- En las plantas de propagación vegetativa, al lograrse una mutación, no es recomendable su reproducción sexual, pues existe la posibilidad de perder el carácter deseado.

TIPOS DE MUTACIONES EN EL MATERIAL GENÉTICO

Anteriormente las mutaciones se clasificaban de la siguiente manera:

- Mutaciones puntuales. Se refiere a cambios específicos en el gen, o sea, cambios en un solo nucleótido.
- Mutaciones cromosómicas. Relacionadas con cambios en los cromosomas, es decir, a pérdida o ganancia de cromosomas completos, o a cambios estructurales como deleciones, traslocaciones, inversiones y duplicaciones (figura 36).
- Mutaciones genómicas. Consideradas como cambios en el genoma completo, por ejemplo, pasar de $2n$ a $4n$ (poliploidías).
- Mutaciones silenciosas. Son cambios en la tercera posición del codón, donde no cambia el aminoácido; se refiere a cualquier alteración en el genoma sin cambio en el fenotipo.

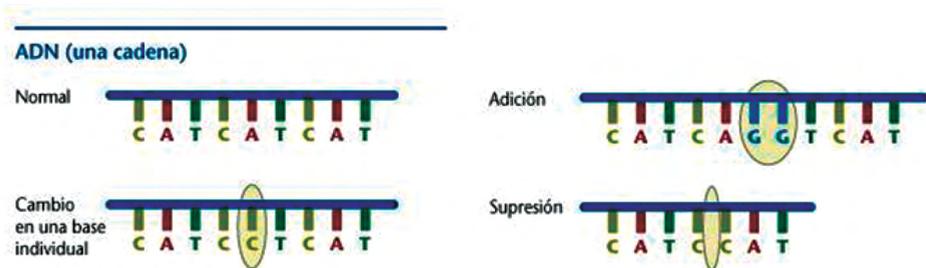
Figura 36. Tipos de cambios estructurales en los cromosomas, considerados como mutaciones



Fuente: Disponible en: <https://www.genome.gov/27562612/anomalias-cromosmicas/>

Actualmente las mutaciones hacen referencia a los cambios sufridos en el gen, llamadas mutaciones puntuales, por adición, sustitución o supresión de una o más bases (figura 37).

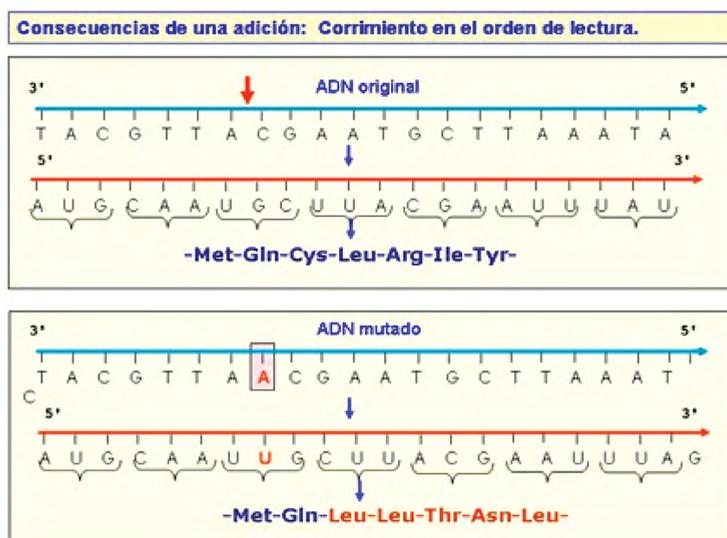
Figura 37. Tipos de mutaciones puntuales o génicas



Disponible en: https://es.wikipedia.org/wiki/Mutaci%C3%B3n_gen%C3%A9tica

Para precisar qué podría ocurrir en una mutación génica por la adición de una base nitrogenada (nucleótido), es obvio notar que los aminoácidos en el DNA mutado no son los mismos que los del DNA original, en consecuencia se formará una proteína diferente. Obsérvese la siguiente figura.

Figura 38. En el recuadro inferior se muestra la síntesis de aminoácidos diferentes (en color rojo), producida por la adición de una base nitrogenada (A; adenina), provocada por un agente mutagénico



Fuente: Disponible en: <https://biologiacobachcancunno.blogspot.com/?view=sidebar>

ORIGEN E IMPORTANCIA DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA

¿Qué es la diversidad o variabilidad genética? En términos sencillos, se puede decir que se refiere a la cantidad (por tanto es medible) de variación genética que existe entre individuos de una misma especie. En otras palabras, es la cantidad de variación genética que se puede medir en diferentes niveles: individual y poblacional.

Se puede decir que cada especie es genéticamente distinta a las otras y cada individuo también lo es respecto a los otros individuos de su misma especie

cuando dicho individuo se origina mediante la reproducción sexual. Es decir, hay *variabilidad genética* entre especies, pero también la hay, aunque en menor grado, entre los individuos de una misma especie, por lo tanto, también la habrá dentro de una población.

Características de la variación

- La variación es una propiedad de los seres vivos.
- La variación inicia con la especiación de los seres vivos, a través de las mutaciones, y posteriormente la cruce de éstos provoca variación en la progenie de una especie.
- Las mutaciones permiten la aparición de nuevas formas y son, por tanto, el verdadero origen de la variabilidad.
- ¿Una mutación será heredable? Sí.
- La variación observable (fenotipo) en los seres vivos depende de la interacción entre el genotipo (herencia) y el medio ambiente.
- La variación ecológica, provocada en periodos cortos, no es heredable y depende de factores externos, sin embargo, la variación genética es considerada como heredable y depende del genoma de un organismo.
- La pérdida de los ancestros de las especies vegetales implica la de recursos genéticos valiosos.
- Los niveles altos de variabilidad genética deberían ser el principal objetivo de la conservación de los organismos vivos.
- La pérdida de la variabilidad genética es la principal causa de la extinción de las especies, es decir, *la vida es inconcebible sin variabilidad*.
- La evolución puede considerarse como producto de una o varias mutaciones, debido a que éstas son la principal fuente de variabilidad genética.

FUNCIÓN Y FACTORES QUE AFECTAN LA DIVERSIDAD GENÉTICA

- Es mantener un reservorio de condiciones de respuesta a un medio ambiente cambiante, que permita la adaptación y la supervivencia de las especies.

- A mayor diversidad genética, las especies tienen mayores posibilidades de sobrevivir a cambios en el ambiente.
- Cuando el tamaño de una población se reduce, aumenta la reproducción entre los organismos emparentados y entonces se reduce la diversidad genética.
- El estudio de la diversidad genética de los individuos constituye una poderosa herramienta para la conservación de los recursos biológicos
- En un programa de mejoramiento genético vegetal, los recursos biológicos (germoplasma) son la materia prima, por tanto, es importante estudiar su diversidad genética.

Factores que afectan la diversidad genética

Los principales factores que pueden afectar la diversidad genética son: mutaciones, la selección natural (sobreviven los más aptos), sobreexplotación (extracción de individuos), desequilibrio ecológico por contaminación, cambio climático, introducción de especies ajenas a ecosistemas en equilibrio, incremento de la población humana (consecuentemente de sus acciones), sequías, inundaciones (tsunamis), incendios, vulcanismo, huracanes, ingeniería genética (manipulación del DNA).

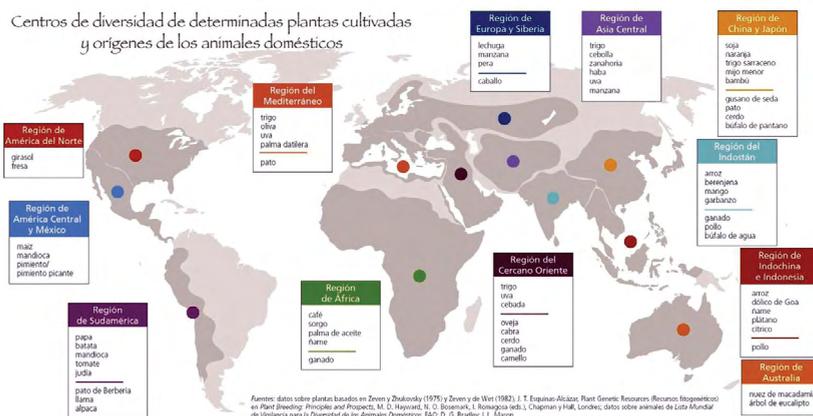
CENTROS DE ORIGEN Y DE DIVERSIDAD DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

Actualmente, en varias instituciones educativas, centros de investigación, redes para el aprovechamiento integral sustentable de varias especies de importancia económica, entre otros, se ha logrado concientizar el peligro que representa la intervención del hombre en los ecosistemas, en su afán de obtener más y mejores variedades con características agronómicas sobresalientes, principalmente por el hecho de provocar el deterioro del equilibrio genético en las poblaciones de plantas que se manipulan por cualquier método de fitomejoramiento genético, perdiendo o eliminando una cantidad enorme de genes, aparentemente sin importancia agrícola, pero que a la naturaleza le llevó miles de años adaptarlas a su entorno, producto de su proceso evolutivo a través de continuas mutaciones y de selección natural (Robles, 1991).

En muchos países que han constatado los peligros de la erosión genética, están dedicando recursos y esfuerzos técnicos para no continuar vulnerando la variabilidad

genética, a través de colectas de germoplasma (Robles, 1991). Sin embargo, es erróneo considerar que las muestras de las colecciones representarán el total de la variabilidad genética; a pesar de ello, no colectarlas ni preservarlas podría implicar la pérdida total de dicho recurso. A esos lugares en donde se preservan los bancos de germoplasma se les suele llamar Centros Primarios de Origen de las Especies, o bien Áreas de Diversidad Genética o Centros de Diversidad (figura 39). La mayoría de estos centros de diversidad trabajan con muchos cultivos, cuentan con un sistema de mantenimiento de semillas a corto y largo plazo, de colecciones vivas. Además, cuentan con servicio de documentación, casi todos computarizados. Organizan expediciones de recolección, mantienen un servicio de intercambio de germoplasma e información, entre otras actividades. En México se tiene el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), Colegio de Posgraduados de Chapingo, y aunque en menor escala, la Universidad Autónoma de Chapingo, el Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey, la Universidad Autónoma Agraria “Antonio Narro” (Robles, 1991), la Universidad Autónoma de Guanajuato, la Universidad Autónoma del Estado de México (con colecciones de *Tigridia pavonia*, *Agave* spp., *Sprekelia formosissima*, etc.), y otras instituciones que forman parte de las Redes Temáticas del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt).

Figura 39. Bancos mundiales de germoplasma en los que se trata de contar con la mayor variabilidad genética de especies cultivables y otras



Disponibile en: <http://blogspot.com/q3rij9TwP6A/UaBN9McQ9RI/AAAAAAAAA4/wxlnSKF5yG4/s1600/gráfica!.jpg>

RECURSOS FITOGENÉTICOS, SU USO Y CONSERVACIÓN

México es considerado el séptimo país megadiverso, y además es el centro de origen de muchas plantas cultivadas, con amplia variabilidad genética, como el maíz, chile, calabaza, frijol, algodón, entre otras; todas ellas de suma importancia en la alimentación del hombre. Esto representa un orgullo, pero también un gran compromiso. Desde el punto de vista de mejoramiento genético, se ha observado que las formas silvestres de las plantas cultivadas son la mejor fuente de genes para la resistencia de plagas y enfermedades. También se ha observado que, en su lugar de origen, las plantas han desarrollado mecanismos para sobrevivir y reproducirse. Esta situación ha provocado que las plantas, al ser domesticadas y cultivadas, se aparten de su sistema natural de convivencia, entrando a una condición de desventaja respecto a las plagas y patógenos, por la constante pérdida de variabilidad genética. Conforme avanza la domesticación, consecuentemente disminuye su capacidad de tolerancia a los cambios que ocurren en su medio agroecológico. Esto puede provocar que el fitomejorador que se limita a trabajar con poblaciones cultivadas, alcance resultados poco atractivos, debido principalmente a que la variabilidad con la que cuenta es muy reducida.

La variabilidad en la ploidía entre las especies cultivadas y silvestres es un aspecto de suma importancia en el mejoramiento genético. Cabe mencionar que no es sencillo transferir un *gene* o grupo de ellos de la población silvestre a la cultivada por simple cruzamiento, recombinación y selección, más bien, para lograrlo es necesario usar técnicas que pueden requerir muchos años de trabajo intenso. Aunado a lo anterior, es importante conocer el sistema de reproducción de las diferentes especies, ya que de este conocimiento depende en gran medida el tipo de manejo en el proceso de mejora de las especies cultivadas (Robles, 1991).

MÉTODOS DE EVALUACIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA (MARCADORES GENÉTICOS)

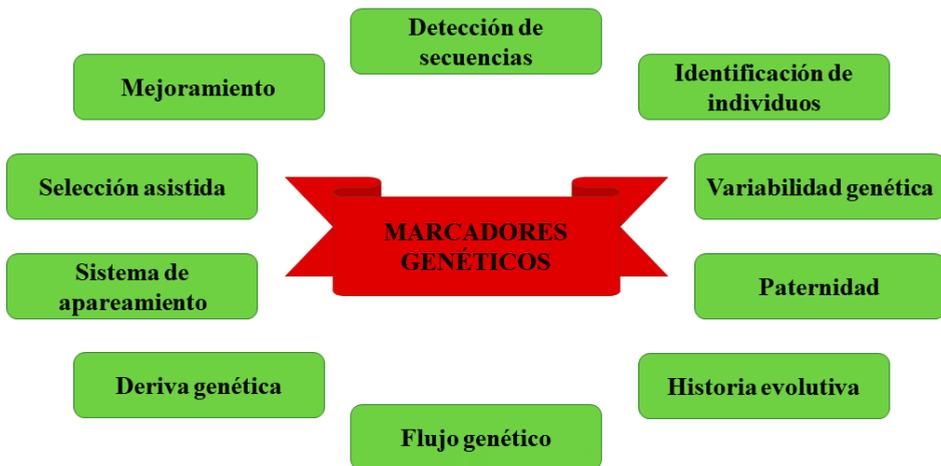
Cabe hacer mención que los marcadores genéticos se dividen en: marcadores morfológicos y marcadores moleculares (proteínas y DNA).

Luego nos podemos cuestionar, ¿cómo estudiar o medir la diversidad genética?, y la respuesta es: a través del uso de los marcadores morfológicos, es decir, a través de observaciones directas del fenotipo (evaluación de caracteres cuantitativos y

cuantitativos). Sin embargo, también se puede complementar para mayor precisión a través del análisis de marcadores moleculares, como las proteínas (isoenzimas) y el DNA. Para ello se pueden usar las siguientes técnicas moleculares:

- Isoenzimas (proteínas): consideradas como marcadores bioquímicos.
- AFLPS. Amplificación Selectiva de Fragmentos de Restricción.
- RFLPS. Logitud de Fragmentos de Restricción de ADN.
- RAPDS. Amplificación Aleatoria de ADN Polimórfico.
- SSR. Secuencias Simples Repetidas (microsatélites).
- Otros.

Entre otros usos de los marcadores genéticos, se pueden citar las siguientes finalidades:



Fuente: Elaboración propia.

Marcadores bioquímicos. Son diferentes formas moleculares de una misma enzima que presentan o muestran especificidad por el mismo sustrato y a éstas se les suele llamar isoenzimas. Las isoenzimas presentan una estructura cuaternaria, y en función de ello suelen manifestar sus genotipos en un gel de almidón o de poliacrilamida, en cualquiera de las siguientes formas (figura 40).

Figura 40. Diagramas representativos de las isoenzimas en función de su estructura cuaternaria

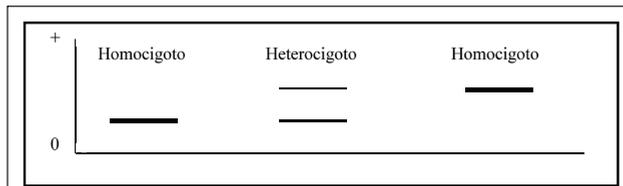


Diagrama de los patrones isoenzimáticos esperados para los homocigotos y heterocigotos para una enzima monomérica.

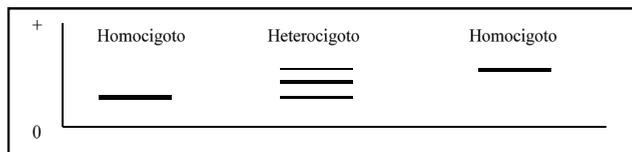


Diagrama de los patrones isoenzimáticos esperados para los homocigotos y heterocigotos para una enzima dimérica.

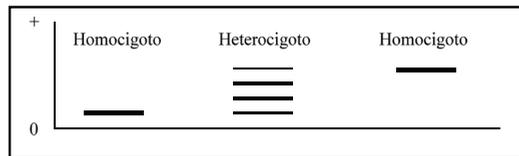
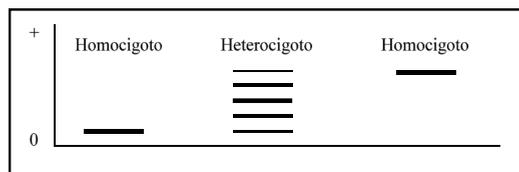


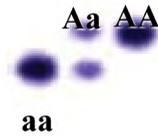
Diagrama de los patrones isoenzimáticos esperados para los homocigotos y heterocigotos para una enzima trimérica.



homocigotos y heterocigotos para una enzima tetramérica.

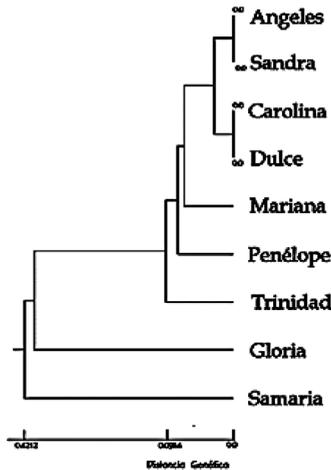
Fuente: Disponible en: <http://webs.ucm.es/info/genetica/AVG/practicas/isoenzimas/.htm>

Por ejemplo, la isoenzima acotinasas, cuya nomenclatura internacional es ACO, suele presentar el siguiente genotipo: nótese la presencia de un locus con dos alelos homocigotos, uno recesivo (aa) y el otro dominante (AA), y un heterocigoto (Aa).



De esta manera, se pueden coleccionar los materiales experimentales deseados, hacer un extracto proteico en el laboratorio y correr las muestras sobre un gel de almidón (recomendable, por ser muy económico) o de poliacrilamida. Se hace un recuento de las bandas activas y para cada una de las muestras suele registrarse la presencia de la banda (alelo) como “1” o su ausencia como “0”. Del análisis genético se obtiene un dendrograma (figura 41) basado en la distancia genética de Nei (1972).

Figura 41. Dendrograma obtenido usando el algoritmo UPGMA, adoptado del procedimiento NEIGHBOR de la versión 3.5 de PHYLIP (Felsenstein, 1990), basado en la matriz de distancia genética de Nei (Nei, 1972), por el programa POPGENE. Las cifras indican la distancia genética entre clusters de las nueve variedades de *Tigridia pavonia*.



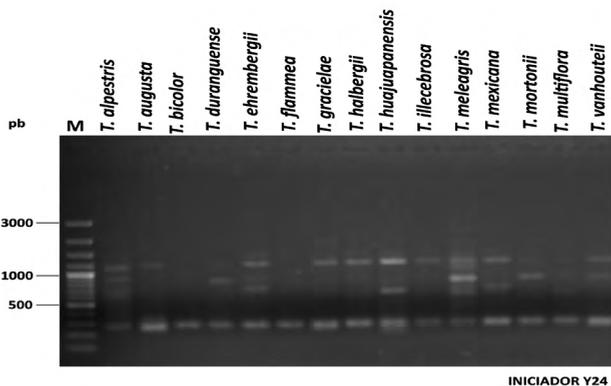
Fuente: Arzate-Fernández *et al.*, 2008.

Con la información que se logre obtener es posible hacer una interpretación precisa a fin de sugerir alternativas para el buen manejo, conservación y mejoramiento genético de estas y otras especies (Arzate-Fernández *et al.*, 2008), a saber:

- La técnica de electroforesis de isoenzimas en geles de almidón puede ser utilizada para describir isoenzimáticamente a las variedades botánicas de *T. pavonia*: Gloria, Mariana, Penélope, Samaria y Trinidad.
- La técnica de electroforesis de isoenzimas puede ser utilizada como herramienta complementaria para la caracterización de variedades botánicas de *T. pavonia*, en conjunto con los marcadores morfológicos.
- Con base en el dendrograma obtenido, se observa que la distancia genética entre las variedades Ángeles-Sandra y Carolina-Dulce es 0.0, sugiriendo que estas especies están muy emparentadas genéticamente.
- Desde el dendrograma es posible observar que Gloria, a pesar de ser la variedad más diferenciada en cuanto a patrones de bandeo se refiere, no lo es así en cuanto a su valoración genética, dado que se observa mucho más distante del resto de las variedades que a aquella denominada Samaria.

Marcadores moleculares de DNA. Bajo el mismo principio de electroforesis, la presencia (“1”) o ausencia (“0”) de cada una de las bandas genera una matriz binaria o también llamado un código de barras (huella genómica) o patrón, que, en principio, debe ser específico para cada muestra analizada. Los cebadores, iniciadores o primers de DNA se hibridizan en puntos al azar en todo el genoma. Como resultado de esto, se produce un gran número de bandas polimórficas que permiten distinguir variedades, como se muestra en la siguiente figura.

Figura 42. Gel de amplificación del iniciador Y24 de 10 bases en 15 especies de *Tigridia* spp. Pares de bases (bp). Marcador escalera de 100 pb a 3000 pb (M)



Fuente: Reyes-Díaz *et al.*, 2015.

Posteriormente, se hace un recuento de las bandas amplificadas: presencia (“1”) y ausencia (“0”) y se representan esos datos en una tabla de Excel para generar la matriz binaria. A manera de ejemplo se muestra una matriz binaria en la figura 43. El Y24 indica el cebador empleado para amplificar los fragmentos de DNA. En la columna de la izquierda se muestran las 15 especies de *Tigridia* spp. usadas en el estudio (Reyes-Díaz *et al.*, 2015).

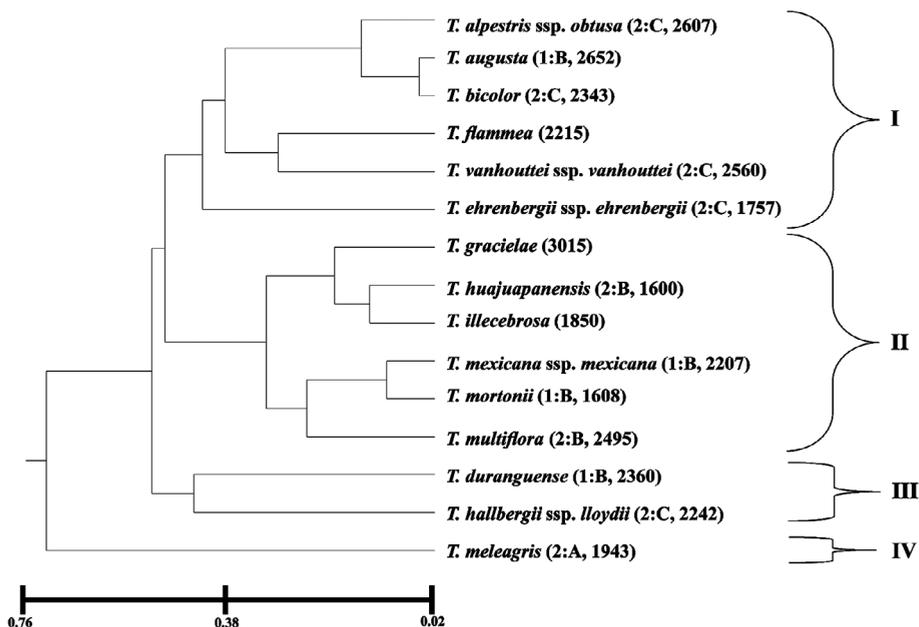
Figura 43. Matriz binaria generada con los datos de los fragmentos amplificados con el iniciador Y24 de 10 bases en 15 especies de *Tigridia* spp.

RAPDs 10 pb	Y24									
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
<i>T. alpestris</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>T. augusta</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. bicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. duranguense</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>T. ehrebergii</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>T. flammea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. graciela</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. halbergii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. huajuapansensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>T. illecebrosa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. meleagris</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>T. mexicana</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>T. mortonii</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>T. multiflora</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>T. vanhouttei</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0

Fuente: Reyes-Díaz *et al.*, 2015.

Una vez que los datos se cargan en el programa, se genera un dendrograma (una vez editado), como el que se muestra en la figura 44.

Figura 44. Dendrograma obtenido a partir del análisis con cebadores RAPD de 10 bases, basado en la distancia genética de Nei (1972) usando el método UPGMA, del programa POPGENE. (1= Subgénero Tigridia: B= complejo violaceae; 2= Subgénero Hydrotaenia: A= complejo meleagris, B= complejo multiflora y C= complejo vanhouttei. Altitud de colecta en msnm).



Fuente: (Reyes-Díaz *et al.*, 2015).

PROGRAMAS INFORMÁTICOS PARA EL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

Existen algunos programas informáticos (se incluye la referencia) para el análisis de la Diversidad Genética (IPGRI y Cornell University, 2003), a saber:

- Arlequin
Schneider, S., D. Roessli y L. Excoffier. 2000. *Arlequin: A Software for Population Genetics Data Analysis*, Versión 2.000. Laboratorio de Genética y Biometría, Departamento de Antropología, Universidad de Ginebra, Suiza.

- CLUSTAL W
Thompson, J.D., D.G. Higgins y T.J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res*, 22:4673-4680.
- DnaSP
Rozas, J. y R. Rozas, 1995. DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating population genetics parameters from DNA sequence data. *Comput. Appl. Biosci*, 11:621-625.
- GDA
Lewis, P.O. y D. Zaykin. 1999. *Genetic Data Analysis: Computer Program for the Analysis of Allelic Data*, Versión 1.0 (d12). Distribuido por los autores.
- GENEPOP
Raymond, M. y F. Rousset. 1995. GENEPOP (versión 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.* 86: 248-249.
- GeneStrut
Constantine, C.C., R.P. Hobbs y A.J. Lymbery. 1994. FORTRAN programs for analysing population structure from multilocus genotype data. *J. Hered.* 85:336-337.
- MacClade
Maddison, D.R. y W.P. Maddison. 2000. *MacClade*. Versión 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- MALIGN
Janies, D. y W.C. Wheeler. 1998. *MALIGN*. pdf: Documentation for MALIGN, software for multiple alignments of DNA sequences. Distribuido por los autores en la Internet en <ftp://ftp.amnh.org/pub/molecular/malign/>.
- MEGA 2
Kumar, S., K. Tamura, I.B. Jakobsen y M. Nei. 2001. MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software. *Bioinformatics* 17(12):1244-1245.
- NTSYSpc
Rohlf, F.J. 2002. *NTSYS pc: Numerical Taxonomy System*. Version 2.1. Exeter Publishing, Setauket, N.Y.

- PAUP*
Swofford, D.L. 2002. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony* (*and Other Methods), Versión 4. Sinauer Associates, Sunderland, M.A.
- PHYLIP
Felsenstein, J. 1993. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*, Versión 3.5c. Distribuido por el autor.
- POPGENE
Yeh, F.C., R.C. Yang, T.B.J. Boyle, Z.H. Ye y J.X. Mao. 1997. *POPGENE, the User-Friendly Shareware for Population Genetic Analysis*. Centro de Biología Molecular y Biotecnología, Universidad de Alberta, Canadá.
- PowerMarker
Liu, J. 2003. *PowerMarker: New Genetic Data Analysis Software*, Versión 1.0. Programa distribuido por el autor en forma gratuita en la Internet en <<http://www.powermarker.net>>
- SITES
Hey, J. y J. Wakeley. 1997. A coalescent estimator of the population recombination rate. *Genetics*, 145:833-846.
- Structure
Pritchard, J.K., M. Stephens y P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155:945-959.
- TFPGA
Miller, M.P. 1997. *Tools for Population Genetic Analysis (TFPGA), 1.3: A Windows Program for the Analysis of Allozyme and Molecular Population Genetic Data*. Distribuido por el autor.

UNIDAD IV

INTRODUCCIÓN A LA HERENCIA CUANTITATIVA Y GENÉTICA DE POBLACIONES

CARACTERES CUALITATIVOS Y CUANTITATIVOS

La genética cuantitativa tiene como objetivo el estudio de la herencia de las diferencias entre los individuos, que son de grado más que de clase, cuantitativas en lugar de cualitativas (Falconer y Mackay, 2006).

Los caracteres cualitativos son un conjunto de características de naturaleza absoluta, es decir, de manera general, sólo pueden manifestarse con dos modalidades contrapuestas sin que existan tipos o grados intermedios entre ellas, el color de la flor (roja o blanca) en *Pisum sativum* L. A veces las modalidades distintas son más de dos, pero en todo caso el número de manifestaciones del carácter es limitado y estas manifestaciones están bien definidas. Por ejemplo, la flor de *Antirrhinum majus*, en la F₂ sólo habrá tres fenotipos: el de flores rojas (homocigota), el de flores blancas (homocigota) y el de flores rosas (heterocigota) (De la Loma, 1982).

En cuanto a los caracteres cuantitativos, no basta un número reducido de clases para clasificar adecuadamente a una población, la intensidad de expresión del carácter puede ser considerada como una variable continua, capaz de adquirir cualquier valor dentro de ciertos límites extremos, tales como la altura de una planta, la longitud de una espiga, la producción de una planta en peso de grano, la intensidad de color de un fruto, etc. Asimismo, un carácter cuantitativo está determinado por más de un par de factores y en su mayoría la variación fenotípica de estos factores es afectado por factores ecológicos (Brauer, 1976; De la Loma, 1982).

De igual forma, la principal diferencia que existe entre los caracteres cualitativos y los cuantitativos se basa en el número de genes que contribuyen a la variabilidad fenotípica y el grado de modificación del fenotipo debido a factores ambientales (Ramírez y Egaña, 2003).

Los caracteres cuantitativos pueden ser codificados por muchos genes (quizá de 10 a 100 o más), contribuyendo al fenotipo con tan pequeña cantidad cada uno, que

sus efectos individuales no pueden ser detectados por los métodos mendelianos. Los genes de esta naturaleza son denominados poligenes *loci* de caracteres cuantitativos o QTLs (Quantitative Trait Loci). En muchos casos, la mayor parte de la variación genética del carácter cuantitativo puede atribuirse a los efectos principales de pocos *loci*, a efectos pleiotrópicos menores (los genes que tienen más de un efecto fenotípico se dice que tienen efectos pleiotrópicos) y a sus interacciones (Ramírez y Egaña, 2003).

Por otra parte, los métodos de estudio de la genética cuantitativa difieren de los empleados en la genética mendeliana. Puesto que no pueden observarse las proporciones, las descendencias individuales no proporcionan información alguna y la unidad de estudio debe ampliarse a las “poblaciones”, es decir, a grupos más grandes de individuos que comprenden más descendencias. Asimismo, el estudio de la naturaleza de las diferencias cuantitativas requiere la medición y no sólo la clasificación de los individuos (Falconer y Mackay, 2006).

Varianza

La genética de un carácter métrico gira alrededor del estudio de su variación, ésta, vista como los componentes que determinan las propiedades genéticas de la población, y en particular el grado de parentesco entre parientes. La varianza mide y expresa la cantidad de variación. Cuando los valores se dan como desviaciones de la media de la población, la varianza es simplemente la media de dichos valores, los valores al cuadrado (Falconer y Mackay, 2006).

La partición de la varianza en componentes nos permite estimar la importancia relativa de los distintos factores determinantes del fenotipo, en particular el papel de la herencia frente al ambiente, su “importancia relativa” puede contestarse sólo si se expresa en términos de la varianza atribuible a las diferentes fuentes de variación. La importancia relativa de una fuente de variación es la varianza debida a ésta, cuando se da como proporción de la varianza fenotípica total. De esta forma, a la importancia relativa de la herencia en la determinación de los valores fenotípicos se le llama heredabilidad del carácter (Falconer y Mackay, 2006).

Heredabilidad

Existen dos significados diferentes de herencia y heredabilidad. Un carácter puede ser hereditario en el sentido de estar determinado por el genotipo o en el de ser transmitido de padres a hijos, y el grado en el que es hereditario puede no ser el mismo en los dos casos. La heredabilidad es una propiedad importante de los caracteres métricos; su función principal es el papel predictivo de la respuesta a la selección, y expresa la proporción de la varianza total que es atribuible a los efectos medios de los genes, es decir, expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicador del valor genotípico (Falconer y Mackay, 2006; Abbott y Pistorale, 2010).

Ahora bien, el análisis de los parámetros genéticos es de gran importancia, pues la información proveniente de los componentes de la varianza genética y la heredabilidad son esenciales para hacer inferencias acerca de los beneficios que pueden obtenerse con la selección (Abbott y Pistorale, 2010).

Según Falconer y Mackay (2006), la varianza genotípica debe dividirse de acuerdo con la partición del valor genotípico en valor mejorante, y de esta forma se tiene:

- Varianza genotípica: es la variación fenotípica de una población que resulta de diferencias genotípicas.
- Varianza dominante: depende de las frecuencias génicas y del grado de dominancia entre los alelos de un *locus* que surgen al combinarse pares de alelos para formar genotipos en cada generación.
- Varianza aditiva: es la fracción de la variabilidad genética que se debe a los efectos aditivos de los genes (interacción alélica en la cual no hay dominancia, numerosos genes de efecto pequeño); es medida por el valor reproductivo, ya que como los progenitores pasan a su progenie sus genes y no sus genotipos, son los efectos medios de los genes de los progenitores los que determinan el valor genotípico medio de su progenie.
- Varianza por interacción interloci o epistática: se da cuando el genotipo se refiere a más de un *locus* (interacción alélica entre varios *loci*) y, cuando se da esta combinación de genes en diferentes *loci*, dichos genes interaccionan o presentan epistasis. Si los genotipos de los distintos *loci* muestran interacción epistática, dichas interacciones dan lugar a un componente de varianza de las desviaciones por interacción (varianza epistática) (Falconer y Mackay, 2006).

- Varianza ambiental: es la variación que ocurre entre individuos del mismo genotipo.

CONSTITUCIÓN GENÉTICA DE POBLACIONES

Una población mendeliana consiste en una comunidad de individuos de una especie que se reproduce sexualmente y por ende tienen lugar los apareamientos. Cuando los apareamientos dentro de la población son aleatorios, es decir, que los individuos que la integran tienen las mismas probabilidades de aparearse unos con otros, se dice que es *panmíctica* o *mendeliana* (Jenkins, 1986).

La genética de poblaciones se puede definir como rama de la genética que estudia la composición genética de una población: cuántos alelos tiene y cuántos de éstos son iguales o diferentes. En otras palabras, estudia la variación genética de una población. Es decir, si existe variación alélica (alelos diferentes) en un mismo *locus* habrá variación genética; es decir, que un alelo se encuentre o no en el *locus* de varios individuos.

Según Jenkins (1986), las poblaciones se pueden describir en términos de su estructura. Ésta consiste en características tales como su organización espacial y sistemas de cruzamiento. Con base en su organización espacial, una población puede clasificarse en:

- Grandes y continuas
- Pequeñas y coloniales
- Lineales (como una población estrecha, pero continua a lo largo de las orillas de un río).

Por otro lado, respecto a los sistemas de cruzamiento, las poblaciones se pueden clasificar desde poblaciones con autofecundación completa, hasta poblaciones con cruzamientos totalmente aleatorios.

Con base en la estadística, la población es el grupo de interés. Sin embargo, generalmente, ésta es demasiado grande, por lo cual es necesario tomar una colección más pequeña de individuos, llamada muestra, y para describir a la población se utilizan las mediciones efectuadas en la muestra. Una forma para asegurar que una muestra sea representativa de la población es seleccionar a sus integrantes al azar y que aquella

sea lo suficiente grande como para que las diferencias aleatorias entre los individuos que la componen y los de la población global no distorsionen la estimación de los parámetros poblacionales (Pierce, 2010).

Una población (en el sentido genético) no es sólo un grupo de individuos, sino un grupo reproductivo, y la genética de una población no sólo se refiere a la constitución genética de los individuos, sino también a la transmisión de los genes de una generación a la siguiente (Falconer y Mackay, 2006). Por otro lado, se dice que el conjunto de genes de una población está formado por una heterocigosidad en la mayoría de los *loci*. Este polimorfismo genético se mantiene por una presión de mutación y por las fuerzas de la selección natural, como se verá a continuación (Jenkins, 1986).

LEY DE HARDY-WEINBERG

Trabajando independientemente, Hardy y Weinberg (1908) describieron los principios básicos de la genética de poblaciones, señalando que en una población con reproducción sexual y cruzamientos aleatorios, se establece un equilibrio de las frecuencias alélicas, y que la frecuencia de cada alelo permanece constante de generación en generación. Esta constancia se mantendrá mientras se den las siguientes condiciones (Jenkins, 1986):

- La población debe ser suficientemente grande como para que los errores de muestreo sean despreciables.
- No debe haber mutación en los alelos, tanto de $A \rightarrow a$ como de $a \rightarrow A$.
- Los cruzamientos deben ser al azar, es decir, todas las combinaciones de cruces deben ser igualmente probables.
- Todos los genotipos deben ser igualmente viables y fértiles.
- Todos los gametos deben tener la misma probabilidad de formar cigotos.
- Las poblaciones deben estar aisladas para evitar la migración de los individuos, y por lo tanto de los genes de una población a otra.

Si se dan estas condiciones, se establecerá el equilibrio genético; si no, las frecuencias genéticas cambiarán (Jenkins, 1986).

La genética de poblaciones hace uso de modelos matemáticos, y para poder explicar el equilibrio génico en una población se puede utilizar el Cuadro de Punnett o Rejilla Genética, a saber:

- Supóngase la siguiente cruce entre genotipos: Aa x Aa.
- Si asignamos símbolos a los alelos, de manera que la *frecuencia* de “A” sea “p” y que la *frecuencia* de “a” sea “q”, entonces se obtiene que $p+q = 1$.
- Así, los genotipos se distribuyen binomialmente por la expresión $(p+q)^2 = p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa)$

Gametos (alelos) (♀ ♂)	A: p = 0.5	a: q = 0.5
A: p = 0.5	AA: $p^2 = 0.25$	Aa: $pq = 0.25$
a: q = 0.5	Aa: $pq = 0.25$	aa: $q^2 = 0.25$

Entonces, los puntos a considerar en la Ley de Hardy-Weinberg son:

- En una población panmíctica o mendeliana bajo apareamiento aleatorio, tanto la frecuencia génica o alélica (F_A), como la frecuencia genotípica (F_G) se mantienen constantes (*no cambian*) de generación en generación, siempre que no haya:
- *Mutación* (cambio en el DNA).
- *Selección* (natural o artificial).
- *Migración génica* (flujo de polen de un lugar a otro).
- Siempre $F_A + F_G = 1$.
- Si en un *locus* hay más de un alelo, la suma de sus frecuencias siempre debe ser 1.
- Si alguna de las frecuencias (F_A o F_G) cambia, se dice entonces que la población *no* está en equilibrio.
- Se requiere de una sola generación para restablecer el equilibrio.

CAMBIOS DE FRECUENCIA GÉNICA

Las poblaciones no se mantienen fijas, las frecuencias génicas varían con el tiempo, el cambio de las frecuencias génicas es la base de la evolución, que puede ser definida como el cambio en la composición génica de las poblaciones a través del tiempo y la conversión de las variaciones dentro de la población en variaciones entre poblaciones en el proceso de especiación (Jenkins, 1986).

Las fuerzas que producen los cambios de las frecuencias genéticas se clasifican en dos clases de procesos, uno de ellos es aquel que ocurre en poblaciones grandes con apareamiento aleatorio, conocidos como procesos sistemáticos, y son:

- **Mutación:** cualquier cambio en el genotipo que incluya, por ejemplo, sucesos tales como las translocaciones e inversiones, pero, normalmente, la mutación se refiere a cambios cualitativos dentro de un gen. La mutación es importante en la genética de poblaciones, porque altera las frecuencias génicas y porque provee la materia prima sobre la que puede actuar la selección natural para alterar las frecuencias génicas. La mutación difiere dependiendo de si es un suceso raro, que por lo general no producirá un cambio permanente en poblaciones grandes, o si es un proceso que ocurre repetidamente. De igual forma, las tasas de mutación son generalmente muy bajas, del orden de 10^{-5} o 10^{-6} por generación para la mayoría de los *loci* y organismos, por tanto, la mutación por sí sola únicamente puede producir cambios muy lentos de la frecuencia génica (Jenkins, 1986; Falconer y Mackay, 2006).
- **Migración:** es el movimiento de individuos, o grupos de individuos dentro o fuera de una población aislada (Jenkins, 1986).
- **Selección:** perpetuación diferencial y no aleatoria de algunos genotipos con base en “la supervivencia del más apto”. La selección funciona en las poblaciones de formas muy diversas y con consecuencias diferentes, tres de estos tipos son (Jenkins, 1986):
 - * **Selección direccional:** cambio progresivo y unidireccional en la composición genética de una población, en contra de una variante. Normalmente se observa esto cuando el ambiente cambia de una forma y la población cambia con él (Jenkins, 1986).

- * Selección estabilizadora: en una población que está bien adaptada a su ambiente se eliminan las variantes que aparecen por recombinación, mutación o migración, por lo que se estabiliza la población (Jenkins, 1986).
- * Selección dispersiva: se favorecen las variantes externas y se eliminan los organismos en el rango de la media, esto fragmenta una población grande en dos más pequeñas; cada una muy diferente de la otra respecto al carácter en cuestión. Si tenemos los genotipos *AA*, *aa*, *Aa*, se favorecen los homocigotos, pero también es común ver la selección del heterocigoto a expensas de los homocigotos (Jenkins, 1986).

Ahora bien, los otros tipos de procesos que producen los cambios de las frecuencias genéticas son conocidos como procesos dispersivos. Éstos se presentan en poblaciones donde los gametos que transmiten genes a la siguiente generación llevan una muestra de los genes de la generación parental y, si esa muestra no es grande, las frecuencias génicas son susceptibles de cambio con el paso de una generación a la siguiente. Este tipo de proceso puede ser predecible en cantidad, pero no en sentido. Con base en Falconer y Mackay (2006), las diferentes formas de considerar las consecuencias de este proceso son:

- Deriva genética: ocurre de forma independiente en diferentes subpoblaciones y se describe como el cambio aleatorio de la frecuencia génica. Si se computan las frecuencias génicas en cualquier población pequeña, se observará que su valor cambia de generación en generación de una forma errática, sin mostrar una tendencia a recuperar su valor original, lo que conduce a la diferenciación genética entre las poblaciones.
- Diferenciación entre subpoblaciones: se refiere a que las poblaciones naturales están más o menos subdivididas en grupos locales o subpoblaciones, las cuales pueden llegar a diferir en frecuencias génicas, si el número de individuos en los grupos es pequeño. Esto se debe a que en la naturaleza los habitantes de un área extensa rara vez constituyen una única población grande, ya que el apareamiento tiene lugar más frecuente entre habitantes de la misma región. Esto también puede observarse en las poblaciones domésticas o de laboratorio.

- Uniformidad dentro de las subpoblaciones: dentro de las subpoblaciones la variación genética se reduce progresivamente, esta uniformidad es la razón del uso tan extendido de líneas consanguíneas de animales de laboratorio en muchas áreas de investigación biológica. Una línea consanguínea es la que se mantiene como población pequeña durante muchas generaciones.
- Incremento de la homocigosis: los homocigotos aumentan en frecuencia a expensas de los heterocigotos. Esto, junto con la tendencia general a que los alelos deletéreos sean recesivos, constituye la base genética de la pérdida de fecundidad y viabilidad que casi siempre resulta de la consanguinidad.

Ejemplo: ¿cómo calcular las frecuencias génicas, alélicas o gaméticas de una población?

- Supongamos que el color de la flor de cosmos depende de un par de alelos (A=rosa, a=blanco).
- En un población se encuentran, para este locus: 40AA (Rosas), 40Aa (Rosas) y 20aa (blancos) = FGAO. *Estos datos se obtuvieron con marcadores moleculares, antes de la floración.*
- Entonces el número de individuos de cada genotipo = frecuencia genotípica absoluta observada (FGAO), y su frecuencia genotípica relativa observada (FGRO) será: $(AA/n + Aa/n + aa/n)$, considerando para este ejemplo que 100 es el número total de individuos muestreados (n).
- O sea: $FGRO = 0.4AA + 0.4Aa + 0.2aa$.
- Entonces la frecuencia alélica (FA) de ambos alelos será:
- Para el alelo (A) = F de A en AA + F de A en Aa + F de A en aa = $A = AA$ (dominante) + $1/2Aa$ (heterocigoto) = 0.6.
- También se puede aplicar la fórmula para calcular: $P(A) = [2(AA) + (Aa)]/2n$
- Para el alelo (a) = F de a en AA + F de a en Aa + F de a en aa = $a = aa$ (recesivo) + $1/2Aa$ (heterocigoto) = 0.4.
- También se puede aplicar la fórmula para calcular: $q(a) = [2(aa) + (Aa)]/2n$
- Por lo tanto, $p + q = 1$.
- Para calcular la FGRE (“Esperada”), en la siguiente generación, se elabora un cuadro de apareamiento aleatorio, y tenemos que:

Gametos (alelos) (♀ ♂)	A (0.6)	a (0.4)
A (0.6)	0.36 AA	0.24 Aa
a (0.4)	0.24 Aa	0.16 aa

- La población original (PO) tenía $FGRO: 0.40AA+0.40Aa+0.20aa$
- La siguiente población tendrá una $FGRE: 0.36AA+0.48Aa+0.16aa$
- Como existen diferencias en los valores de AA, Aa y aa, entonces la PO *no estaba en equilibrio* para dicho *locus*.
- ¿Entonces, cómo se logrará el equilibrio de la población? Con sólo una generación de apareamiento sin la influencia de fuerzas externas.
- ¿Cómo calcular la frecuencia genotípica absoluta esperada (FGAE), de la siguiente generación?
 - * Para AA = FGRE de AA x total de individuos; individuos esperados para AA = $0.36 \times 100 = 36$.
 - * Para Aa = FGRE de Aa x total de individuos; individuos esperados para Aa = $0.48 \times 100 = 48$.
 - * Para aa = FGRE de aa x total de individuos, individuos esperados para aa = $0.16 \times 100 = 16$.
- A fin de ratificar si una población está en equilibrio, se puede realizar:
 - * Una prueba, comparando las frecuencias genotípicas absolutas esperadas (FGAE) con las observadas (FGAO).
 - * También es útil para determinar si las frecuencias alélicas están en equilibrio, la prueba de ajuste de X^2 (ji cuadrada) o prueba de concordancia o de significación; usando la siguiente expresión:

$$X^2 = \sum_{\text{genotipos}} \frac{(FGAO-FGAE)^2}{FGAE}$$

- Si se tiene un solo grado de libertad, la diferencia de las frecuencias se reduce por 0.5, para quedar así:

$$X^2 = \sum_{\text{genotipos}} \frac{[(FGAO-FGAE) - 0.5]^2}{FGAE}$$

- Los criterios de decisión son: cuando $X^2_{\text{calculada}} \geq X^2_{\text{tablas}}$ entonces existe diferencia significativa (D.S.) (95%) o altamente significativa D.A.S. (99%) y por tanto se rechaza la hipótesis nula (no está en equilibrio).
- Cuando $X^2_{\text{calculada}} \leq X^2_{\text{tablas}}$ entonces no existe D.S. (95%) o D.A.S. (99%) y por tanto se acepta la hipótesis nula (está en equilibrio).
- Los valores de X^2 (Fisher y Yates) para 1 a 10 grados de libertad y con probabilidades de 0.05 (D.S. = *) y de 0.01 (D.A.S. = **) se muestran en el siguiente cuadro (Fisher y Yates, 1963).

Grados de libertad (GL)*	Probabilidad de diferencia	
	0.05 (D.S.)	0.01 (D.A.S.)
1	3.84	6.64
2	5.99	9.21
3	7.82	11.34
4	9.49	13.28
5	11.07	15.09
6	12.59	16.81
7	14.07	18.48
8	15.51	20.09
9	16.92	21.67
10	18.31	23.21

*GL; número de fenotipos diferentes menos 1.

Endogamia

La endogamia o consanguinidad es el apareamiento entre sí de individuos emparentados por ascendencia. Esto genéticamente ocasiona que se formen réplicas de genes y aumenten los homocigotos, aumentando la homocigosis de los genes recesivos que, para una especie alógama o de fecundación cruzada, pueden ser peligrosos en este estado, pudiendo causar una depresión por consanguinidad, caracterizada por una disminución general del vigor (Jenkins, 1986; Falconer y Mackay, 2006).

La consanguinidad aumenta también la variabilidad entre diferentes líneas congénitas de una población. Diferentes familias tienen diferentes combinaciones de genes homocigóticos, entonces la variabilidad fenotípica puede incrementarse realmente, pero la variabilidad genotípica disminuye por la pérdida de los heterocigotos (Jenkins, 1986).

Heterosis

Un claro contraste con la depresión por consanguinidad es el fenómeno llamado heterosis. Éste se asocia con el incremento de la heterocigosis en la cual, cuando se cruzan dos líneas consanguíneas, la descendencia híbrida muestra generalmente un vigor mayor. A este incremento de la aptitud de los híbridos se le denomina vigor híbrido, en donde el vigor biológico perdido por consanguinidad tiende a ser restaurado por cruzamiento, lo cual juega un papel fundamental en la mejora de algunas plantas, como el maíz, para producir híbridos (Jenkins, 1986; Falconer y Mackay, 2006).

UNIDAD V

MÉTODOS DE MEJORAMIENTO GENÉTICO VEGETAL

DEFINICIÓN, OBJETIVOS E IMPORTANCIA DE LA MEJORA VEGETAL

Se pueden encontrar muchas definiciones de *mejoramiento genético* o también llamado *fitomejoramiento*, desde un concepto sencillo, como el arte y ciencia de cambiar genéticamente las plantas (Allard, 1967), hasta algo más reciente como: todas las actividades dirigidas a obtener plantas con mejores características (genotipos sobresalientes) para el beneficio humano. Y otra más: considerada como una rama de la agricultura que manipula la herencia genética de las plantas para desarrollar nuevas y mejores variedades para su uso por la sociedad.

Entre los objetivos de hacer mejora genética vegetal se pueden citar: rendimiento (kg/ha), calidad (granos como el Golden Rice con alto contenido de vitamina A, de lisina en los cereales, de metionina en papa, o con mayor cantidad de triptofano, o bien con bajo porcentaje de ácidos grasos saturados, con mayor o menor contenido de azúcar, con alto contenido de plástico biodegradable, elevado porcentaje de antioxidantes, de buena palatabilidad y fácil digestibilidad forrajera, ausencia de sustancias tóxicas, propiedades organolépticas, etc.), resistencia a plagas y enfermedades, acortar ciclo de cultivo (generalmente precoz), novedad, ausencia de espinas, color, aroma, lograr plantas rastreras o trepadoras, ciclo largo de apertura floral, tamaño, forma, altura, resistencia a suelos salinos o ácidos, a heladas, a sequías, a deficiencias de nitrógeno, a herbicidas, larga vida de anaquel, espigas firmes, plantas insensibles al fotoperiodo, fármacos y otras moléculas de alto valor medicinal, plantas para biorremediación (capaces de absorber o degradar metales pesados), plantas productoras de biocombustible (diesel o etanol), entre otros (Vallejo-Cabrera y Estrada Salazar, 2002).

Ha sido señalado que de las 300 000 especies de plantas vasculares existentes en la Tierra, alrededor de 300 (0.1%) han sido domesticadas, y menos de 30 (por su aporte del 95% de la energía y proteínas) constituyen la base alimentaria de la humanidad, entre éstas destacan el maíz, el trigo y el arroz. Cabe resaltar que 50% del incremento en la productividad de estos cultivos se debe a su mejoramiento genético. Se estima

que para 2025, dos billones de personas más necesitarán alimento; razones sobran para señalar que la necesidad de diversificar los productos del campo, de domesticar nuevas especies y continuar con el mejoramiento genético de éstas y otros cultivos, seguirán formando parte importante del ser humano. Por tanto, se puede concluir que sin el mejoramiento genético, la agricultura no podrá mantener el nivel de desarrollo requerido (Ibid). De acuerdo con Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar (2002), las principales etapas en un programa de mejoramiento genético vegetal son:

- Elección de la población o bien de los progenitores (silvestres o domesticados, preferentemente con variabilidad genética).
- Elección del método de mejoramiento genético (hibridación o cruzamiento, mutagénesis, técnica de cultivo de tejidos *in vitro*, ingeniería genética, u otro).
- Evaluación y selección de genotipos de interés.
- Conformación de la nueva variedad (debe ser diferente, uniforme y estable).
- Conservación en ambiente controlado (5 °C y baja humedad relativa).
- Multiplicación de la variedad con fines comerciales.
- Derechos de Propiedad Intelectual (lograr el título de obtentor ante el SNICS).
- Distribución y comercialización de la variedad.

Se sugieren los siguientes pasos para conservar la pureza genética de una variedad (Aguiles-Carballo, 2011):

- Aislar para prevenir contaminaciones por cruzamiento natural o por mezclas mecánicas.
- Inspeccionar los campos de producción de semillas, antes de los estados de desarrollo en los cuales pudieran contaminarse.
- Realizar pruebas periódicas de variedades de pureza genética.
- Evitar deriva genética (pérdida de alelos de una generación a otra provocando una reducción en la variabilidad genética), y sembrar las variedades únicamente en sus áreas de adaptación.
- Certificar las variedades para mantener pureza genética y calidad de las semillas.
- Adoptar el sistema que limita a 4 el número de generaciones de multiplicación de semillas: de original a básica, a registrada y a certificada.

DISCIPLINAS RELACIONADAS CON LA MEJORA VEGETAL

Son disciplinas en constante desarrollo que permiten la combinación del conocimiento de otras más, a saber: genética, biología, fitopatología, botánica, fisiología, biotecnología, estadística, informática, edafología, agroecología, etnobotánica, etc., además, la mejora vegetal se considera cosmopolita (universal), de impacto mundial con aplicaciones prácticas (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

MÉTODOS EMPLEADOS PARA LA MEJORA VEGETAL

Antes de iniciar con la descripción de los diferentes métodos empleados en el mejoramiento genético, es importante recordar que las plantas en general se reproducen de manera sexual por medio de semillas (cuyo origen es la unión de dos gametos de diferente sexo, uno masculino llamado polen y otro femenino llamado óvulo), éstas a su vez pueden ser autógamas (con la capacidad de autopolinizarse) o alógamas (de polinización cruzada). Y aquellas plantas de multiplicación asexual (sin la intervención gamética) o vegetativa o clonal, cuya parte puede ser una estaca, tubérculo, bulbo, rizoma, estolón, hojas, hijuelo, yema, injerto, meristemo, callo, célula somática, protoplasto o embrión apomíctico (embrión asexual, el cual se forma a partir de células haploides del saco embrionario o de células somáticas diploides de la nucela o tejido nucelar) (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Se estima que las plantas autógamas tienen entre 5 y 20% de polinización cruzada natural (provocada por factores bióticos y abióticos), en consecuencia los individuos de una población autógama son homocigotos para la mayoría de los genes. Ejemplo: tomate, lechuga, cacahuete, arroz, frijol, soya, papa, cebada, trigo, algodón, chile, berenjena, café, pimienta, etc. Por su parte, las alógamas tienen desde 70 hasta 100% de polinización cruzada, por ello los individuos de una población alógama son heterocigotos para la mayoría de los genes que controlan los caracteres. Ejemplo: cebolla, melón, zanahoria, girasol, cacao, maíz, etcétera (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

A continuación se pueden apreciar las principales diferencias entre las plantas autógamas y alógamas:

<i>Autógamas</i>	<i>Alógamas</i>
No hay recombinación genética, no intercambia sus genes con otras plantas.	Máxima recombinación genética, gran variabilidad genética.
El fitomejorador centra su interés en seleccionar y evaluar genotipos (el genotipo es permanente).	Poco interés por seleccionar y evaluar los individuos (el genotipo es pasajero).
Mayor interés por la frecuencia de genotipos en la población.	Mayor interés por la frecuencia de gametos en la población.
Una planta o genotipo puede dar origen a una variedad.	Una variedad se forma por el conjunto y recombinación de muchas plantas o genotipos.
No pierden vigor por autofecundación.	Generalmente pierden vigor por autofecundación.
El mejoramiento avanza rápido pero puede parar rápido.	Las ganancias son lentas pero continuas. La recombinación genética garantiza el progreso en el mejoramiento.
Se debe aumentar la variación genética por hibridación artificial, mutación u otro.	La variación genética se origina en forma natural por recombinación.
Las pruebas de progenie son fáciles y bien definidas.	Las pruebas de progenie son más difíciles y muy variables.

Fuente: Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002.

Mejoramiento genético de especies autógamas

Entre los métodos de mejoramiento genético más utilizados en las especies autógamas se pueden citar los siguientes (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002):

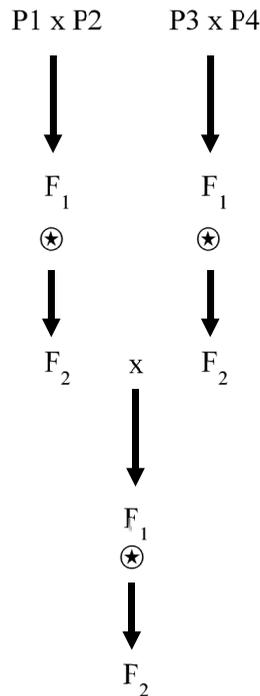
- **Selección.** Como método de mejoramiento (selección artificial), es un procedimiento que sigue el fitomejorador para separar los mejores genotipos de los menos favorecidos, respecto a rendimiento, calidad, etc. A diferencia de la selección natural, la superioridad recae sobre genotipos con mayor capacidad de sobrevivir y de reproducirse. De esta manera, la selección artificial no crea variabilidad, sino que actúa sobre la ya existente. Los individuos seleccionados artificialmente serán los progenitores de la siguiente generación. La selección no termina con un solo ciclo de selección.

La selección puede ser:

- * Masal (SM). Consiste en seleccionar, de una población original, centenas de plantas con fenotipos semejantes y deseables, mezclar las semillas de plantas seleccionadas y finalmente tomar una muestra para efectuar la próxima siembra. Este procedimiento se repite tantas veces como sea necesario hasta que la población se torne homogénea. En la SM no se sabe si las plantas seleccionadas son homocigotas o heterocigotas, y si los fenotipos superiores son debido a la carga genética o a la influencia del ambiente. La efectividad de la SM depende de la heredabilidad (probabilidad de que se herede un carácter) del carácter deseado.
- * Individual (SI) con prueba de progenie. Consiste en seleccionar la semilla de muchas plantas individuales (líneas puras) dentro de la población original. La variabilidad genética está entre las líneas, no dentro de ellas. Se sugiere seleccionar intensamente para caracteres de alta heredabilidad como resistencia a enfermedades, colores, etc. No se debe seleccionar intensamente para caracteres de baja heredabilidad como rendimiento y calidad. Sembrar las semillas seleccionadas por cada línea pura, con el fin de proceder a la evaluación, para posteriormente elegir los fenotipos deseados.
- Hibridación. Es el proceso a través del cual se cruzan dos o más progenitores de diferente constitución genética, a fin de transmitir características deseables (controladas por genes) a sus descendientes. La hibridación o cruzamiento es la principal estrategia para el mejoramiento genético de las plantas autógamias.

En la figura 45 se muestra cómo se realizaría un proceso de hibridación utilizando cuatro progenitores; después de la autofecundación de la F_1 es posible seleccionar el genotipo deseado en la F_2 de la población segregante. Ejemplo: obtener en una variedad de gerbera el gen de resistencia a *Fusarium* presente en el P1, el gen de resistencia a *Oidium* presente en el P2, el gen de resistencia a pulgón presente en el P3 y el gen del color naranja en la flor presente en el P4.

Figura 45. Selección de la variedad de gerbera en la población segregante F_2 con resistencia a dos enfermedades, una plaga y color naranja de la flor



Fuente: Elaboración propia.

Métodos de hibridación

De acuerdo con Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar (2002), los métodos de hibridación son:

- *Genealógico o de Pedigri*. Consiste en seleccionar plantas élite (superiores), a partir de la generación F_2 y en generaciones segregantes sucesivas (F_3 a F_7), conservando un registro de las relaciones padres-progenie. Estos registros sirven para decidir qué familias deben ser mantenidas y cuáles deben ser eliminadas. Este método se basa en la selección y autocruzamiento de progenitores, hasta lograr una F_8 a F_{12} para registro y entrega al agricultor. Este método es muy usado en hortalizas y frutales, permite cultivar menor número de plantas

en cada cruzamiento, estudiar la herencia de diferentes caracteres, además de llevar un registro genealógico del comportamiento del material en cada generación; sin embargo, la principal debilidad de este método es que exige tiempo, esfuerzo y recursos en la toma de datos, además de que se pueden descartar genotipos buenos para caracteres cuantitativos durante la selección artificial, entre otras desventajas. Este método es caro y laborioso, comparado con el masal, pero más rápido, además sirve para estudiar la herencia.

- *Masal, masiva o poblacional.* Este método consiste en seleccionar a los progenitores y cruzarlos entre ellos. Sembrar la semilla de la F_1 , luego en cada generación se mezcla la semilla sin hacer selección artificial de la F_2 hasta la F_5 o F_6 , hasta que se aprecie una alta proporción de plantas homocigotas para la mayoría de los caracteres observables. Posiblemente en la F_7 o F_8 se haga selección artificial de plantas individuales deseables en la población. Estas selecciones son conducidas como familias, en forma similar al método genealógico. En una parcela masal se espera que muchos genotipos estén en competencia, los mejores se incrementarán rápidamente durante varias generaciones y los más pobres serán eliminados muy rápido. Este método es más barato y simple que el genealógico, pero es más demorado, y no sirve para estudiar la herencia.
- *Retrocruzamiento* (cruza regresiva). Es un método muy utilizado para incorporar resistencia a determinadas enfermedades en variedades, cuya susceptibilidad puede comprometer la estabilidad de la producción. Como su nombre lo indica, el método hace uso de una serie de cruzamientos repetidos entre la progenie híbrida (F_1) y la variedad que se va a mejorar (padre recurrente) y durante la cual la característica para la que se busca mejoramiento es mantenida mediante selección. La autofecundación después del último retrocruzamiento debe producir homocigosis para el gen o genes deseados, y así, después de completar el proceso, se tendrá una variedad con la adaptación, capacidad de rendimiento y calidad del padre recurrente, pero superior a éste en la característica particular para la cual se hizo mejoramiento.

El genotipo del padre recurrente debe ser recobrado en un máximo de seis retrocruzas. El carácter se debe manifestar fenotípicamente, con mucha claridad, de tal manera que pueda seleccionarse fácilmente en cada

retrocruza. Debe tomarse en cuenta que cuando el carácter es dominante, no es necesario ir hasta la F_2 para hacer el retrocruzamiento porque su genotipo heterocigoto se manifiesta en la F_1 . El retrocruzamiento se ha utilizado mucho para obtener variedades resistentes a enfermedades. Sin embargo, resulta adecuado también para modificar caracteres morfológicos, color y caracteres cuantitativos dependientes de pocos genes, como la precocidad, altura de planta, tamaño y forma de la semilla. En realidad, el método puede utilizarse para modificar cualquier carácter que tenga una heredabilidad elevada.

En el cuadro 4 se puede apreciar la recuperación promedio de los genes del padre recurrente después de cada retrocruza.

Cuadro 4. Recuperación promedio de los genes del progenitor recurrente

Generación	(% del progenitor)	
	Recurrente	Donante
F_1	50	50
F_1RC_1	75	25
F_1RC_2	87.5	15.5
F_1RC_3	93.75	6.25
F_1RC_4	96.875	3.125
F_1RC_5	98.4375	1.5625

Fuente: Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002.

- *Descendencia de semilla única (uniseminal)*. Consiste en avanzar cada planta F_2 por medio de una semilla única, hasta alcanzar cierto grado de homocigosis y luego efectuar selección entre líneas. Así, de cada planta F_2 proveniente de un determinado cruzamiento, se toma al azar una semilla única para avanzar a la siguiente generación. Se repite el proceso con la generación F_3 y F_4 . A partir de la generación F_5 o F_6 , en lugar de tomar una semilla por planta, se cosechan plantas individuales que serán sembradas en surcos individuales separadamente (planta x surco) y evaluadas para características agronómicas deseables. Los surcos serán

seleccionados posteriormente en ensayos de producción. Actualmente, este método es el más usado en especies autógamas. En resumen, es un método de mejoramiento porque lleva a las generaciones segregantes hasta lograr homocigosis y en la etapa final efectúa selección para alterar las frecuencias génicas de la población. Para caracteres de baja heredabilidad (menor de 25%), este método es muy ventajoso porque se trabaja con poblaciones grandes, lo cual permite romper ligamientos. Con caracteres, cuya heredabilidad sea entre 25-50% es aconsejable usar el método masal. Cuando se utilizan poblaciones pequeñas, y se trabaje con caracteres entre 50-75% de heredabilidad, es mejor trabajar con el método genealógico.

- *Selección recurrente.* Es cualquier método de selección en el cual, los individuos seleccionados, con base en alguna característica, son intercruzados para obtener una nueva población que será utilizada en un nuevo ciclo de recombinación (segundo intercruzamiento). Es un método eficiente para realizar un cambio gradual en las frecuencias génicas de la población, procurando un aumento de las frecuencias de los genes favorables para la expresión de un determinado carácter, evitando una aproximación muy rápida a la homocigosis. Este método es muy utilizado en especies alógamas porque el proceso de recombinación genética, en estas poblaciones, ocurre en forma natural. El principal obstáculo ha sido justamente la dificultad de hacer suficientes cruzamientos para promover la recombinación en cada ciclo, especialmente en especies donde el número de semillas obtenidas por cruzamiento es muy bajo. La selección recurrente permite obtener poblaciones de amplia base genética e introducir genes de especies exóticas. Se debe seleccionar un mínimo de cuatro progenitores lo menos emparentados posible. Por ejemplo, con 10 progenitores se obtendrán 10 híbridos (primer intercruzamiento) (1x2, 2x3, 3x4, 4x5, 5x6, 6x7, 7x8, 8x9, 9x10 y 10x1), normalmente se hacen cinco polinizaciones por cruzamiento. En el segundo intercruzamiento se obtendrán 8 híbridos, a saber: (1x2)x(3x4), (2x3)x(4x5), (3x4)x(5x6), (4x5)x(6x7), (5x6)x(7x8), (6x7)x(8x9), (7x8)x(9x10) y (8x9)x(10x1); esto se hace con el fin de que la mayor parte de los genes favorables puedan tener mayor posibilidad de encontrarse en un solo genotipo.

Mejoramiento genético de especies alógamas

Según Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar (2002), las plantas alógamas presentan un alto porcentaje de polinización cruzada natural como consecuencia de factores biológicos naturales, conocidos como monoecia (especies con ambos sexos pero separados), dioecia (especies con un solo sexo), dicogamia (maduración de los sexos en periodos diferentes), protandria (maduración temprana de las anteras), protoginia (maduración temprana del gineceo), heterostilia (el tamaño y forma de los órganos sexuales impide la autofecundación), esterilidad (ausencia de viabilidad en los gametos sexuales) o autoincompatibilidad (gametos sexuales viables pero incompatibles genéticamente). Lo anterior se considera un recurso evolutivo para asegurar la recombinación con otros individuos.

Estas especies presentan un constante intercambio genético (recombinación) generación tras generación. En consecuencia, las poblaciones alógamas tienden a ser altamente heterogéneas (poblaciones compuestas por plantas con genotipos diferentes) y las plantas individuales son altamente heterocigotas (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Básicamente, el mejoramiento de plantas alógamas presenta dos alternativas: *obtención de poblaciones mejoradas u obtención de una generación F_1 con vigor híbrido (heterosis)*. El mejoramiento de poblaciones conduce inevitablemente a una base genética más estrecha. Así, la población resultante estará constituida por una mezcla de un gran número de genotipos, lo cual le confiere mayor estabilidad fenotípica. Una población con cierta variabilidad genética está más protegida en comparación con una población constituida por un solo genotipo (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

En contraste, un híbrido F_1 proveniente del cruzamiento entre líneas endogámicas está conformado por unos pocos genotipos. La superioridad del híbrido se debe a la combinación favorable de los genes, los cuales están, en gran parte, en condición heretocigota. Así, la frecuencia de gran parte de los genes es de 50%. Por lo tanto, esa superioridad sólo se manifiesta en la generación F_1 . En la siguiente generación F_2 , se presentará la segregación génica y aparecerán individuos con genes recesivos desfavorables en condición homocigota.

De acuerdo con Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar (2002), los métodos que se utilizan para obtener *poblaciones mejoradas* son los siguientes:

a) Selección intrapoblacional

- Selección masal simple.
- Selección masal estratificada.
- Selección antes del florecimiento.
- Selección familiar con prueba de progenie.
- Selección entre y dentro de familias de medios hermanos.
- Selección entre y dentro de familias de hermanos completos.
- Selección entre y dentro de familias endogámicas S_1 o S_2 .
- Selección recurrente.

b) Selección interpoblacional

- Selección recurrente recíproca en familias de medios hermanos.
- Selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos.

a) Selección intrapoblacional

Busca mejorar el comportamiento por sí mismo de una determinada población. Existen dos tipos de selección intrapoblacional: la masal, basada principalmente en el fenotipo de las plantas individuales y la selección que utiliza algún tipo de estructura familiar o prueba de progenie.

- Selección masal simple (SMS)

La SMS consiste en seleccionar de una población aislada, heterocigota y heterogénea, con alta varianza genética de tipo aditivo, un número adecuado de plantas agronómicas deseables. Se cosecha su semilla, se mezcla y esta mezcla constituye la semilla para la siguiente generación. Este es el sistema de mejoramiento más antiguo. En la SMS no existe control ambiental, de tal manera que las mejores plantas generalmente son aquellas que ocurren en las partes más fértiles o más favorables del terreno y con competencia completa. Esto dificulta la identificación de genotipos superiores por el aspecto fenotípico de las plantas individuales. La SMS es efectiva para caracteres de alta heredabilidad. Presenta resultados poco consistentes para alterar la media de caracteres cuantitativos. Permite máxima recombinación de genes, por lo tanto, contribuye al uso de máxima variabilidad genética. Es el método más económico y fácil. Cada cosecha

representa un ciclo de selección. La mayor limitación de la SMS es la falta de un control o evaluación de la descendencia.

- Selección masal estratificada

Su objetivo es hacer la selección masal más eficiente mediante el uso de un esquema que permita un cierto control sobre la heterogeneidad del suelo. Fue propuesta por Gardner en 1961, con el fin de reducir el efecto ambiental en los procesos de selección. Consiste en dividir el lote de evaluación-recombinación en parcelas o estratos de igual tamaño, procediéndose a la selección en cada estrato independiente de los demás. Cada estrato representa, por tanto, una unidad ambiental diferente.

- Selección antes del florecimiento

Con el fin de mejorar la eficiencia de la selección masal se ha sugerido la eliminación de plantas inferiores antes del florecimiento, lo cual representa una selección en ambos sexos o selección con control de polen. En algunas especies como el maíz, el potencial productivo de una planta se percibe después de la floración. Debido a lo anterior, el reconocimiento de plantas inferiores antes del florecimiento es muy problemático. Sólo las más débiles se podrán reconocer y eliminar. En otras especies como la cebolla, repollo, zanahoria, la producción se expresa antes del florecimiento, de ahí que el reconocimiento de plantas inferiores antes del florecimiento sea fácil. Se pueden entonces controlar los machos y las hembras.

- Selección familiar con prueba de progenie

El método consiste en usar la prueba de progenie con el fin de mejorar la eficiencia de la selección. La prueba de progenie se define como la evaluación del genotipo de los progenitores con base en el fenotipo de sus progenies. Después de la obtención y evaluación de las progenies se identifican los progenitores superiores que dieron origen a esas progenies. Estos progenitores superiores serán utilizados en la obtención de la

siguiente generación mejorada. La selección con prueba de progenie es más eficiente en relación con la selección masal o fenotípica, debido a la evaluación más precisa de las plantas seleccionadas. Como las progenies son evaluadas en ensayos con repeticiones, las medias de las progenies son más precisas respecto de las observaciones individuales. Además, la posibilidad de repetición en varios locales (ambientes) disminuye el efecto de la interacción genotipo x ambiente sobre el resultado de la selección, permitiendo una utilización más amplia del material seleccionado.

El proceso consiste en sembrar la progenie de una planta en un surco para evaluación y luego seleccionar los mejores progenitores para avanzar a la siguiente generación.

- Selección entre y dentro de familias de medios hermanos

Este método lo sugirió Lonnquist en 1964. Paterniani (1967), en Brasil, hizo una pequeña modificación y lo denominó “selección entre y dentro de familias de medios hermanos”, teniendo en cuenta que el método consiste en la evaluación y selección de progenies de medios hermanos y después la selección de las mejores plantas dentro de las progenies seleccionadas.

- Selección entre y dentro de familias de hermanos completos

Las familias de hermanos completos corresponden a la descendencia del cruzamiento entre dos plantas. En una población en vía de mejoramiento, se pueden obtener muchas progenies de hermanos completos a través del cruzamiento entre dos plantas, así: 1 x 2, 3 x 4, 5 x 6, 7 x 8, etc. Por consiguiente, 200 familias de hermanos completos son obtenidas de 400 plantas de la población. Estas familias pueden ser evaluadas y usadas para selección.

- Selección entre y dentro de familias endogámicas S_1 o S_2

Familias o progenies endogámicas obtenidas por autofecundación han sido empleadas frecuentemente en el mejoramiento de poblaciones. Cuando se desee efectuar una

recombinación más completa, el material será sembrado en una generación adicional. Esta recombinación más completa es deseable, aunque se necesite una siembra adicional. Después de la recombinación se inicia el siguiente ciclo, autofecundando las mejores plantas de la población del ciclo 1. El uso de familias endogámicas en el mejoramiento de poblaciones es recomendado para caracteres de baja heredabilidad, porque la endogamia hace aumentar la varianza genética entre familias y conduce a un aumento del progreso esperado por selección. El método requiere polinización controlada y el tamaño efectivo es el menor de todos, cuando se compara con el mismo número de familias seleccionadas por los otros métodos.

- Selección recurrente

La expresión selección recurrente (SR) fue introducida en 1945 por Hull, para indicar la reelección, generación tras generación, con intercrucamiento de los materiales seleccionados con el fin de promover la recombinación genética.

El concepto de selección recurrente es bastante amplio y significa un proceso continuo de mejoramiento, en donde se suceden ciclos de recurrencia.

El método consiste en la selección de las mejores plantas de una población, seguida de intercrucamiento entre sí para obtener la población del ciclo 1. En la población resultante se repite el proceso para obtener el siguiente ciclo.

Según este concepto, muchos métodos de selección se ajustan al criterio de selección recurrente. Así, la selección masal y los demás métodos de mejoramiento poblacional que usan prueba de progeñe son modalidades de selección recurrente.

La selección recurrente tiene como objetivo aumentar continuamente la frecuencia de los genes favorables, a través de los sucesivos ciclos de selección.

b) Selección interpoblacional

- Selección recurrente recíproca (SRR) en familias de medios hermanos

La SRR fue propuesta por Comstock, Robinson y Harvey en 1949 como un procedimiento útil para mejorar la respuesta heterótica entre dos poblaciones,

aprovechando simultáneamente la varianza genética aditiva y no aditiva. Selecciona por $h c g$ (habilidad combinatoria general) y $h c e$ (habilidad combinatoria específica) y necesita dos probadores (una población es probadora de la otra).

El método parte de dos poblaciones (A y B), preferiblemente no relacionadas, que se mejoran simultáneamente y se conocen como poblaciones recíprocas. El objetivo básico es aprovechar al máximo los efectos aditivos y no aditivos de genes. El resultado es el mejoramiento *per se* de las dos poblaciones (basado en efectos aditivos), como la heterosis del cruzamiento entre ellas (basado en efectos de dominancia).

- Selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos

Es una modificación de la SRR tipo tradicional, propuesta por Comstock, Robinson y Harvey (1949). Este método es idéntico al anterior, con la diferencia de que aquí se evalúan familias de hermanos completos en lugar de medios hermanos. Una ventaja de este método es que se puede muestrear el doble de plantas en las poblaciones de referencia que en el método de medios hermanos, porque sólo se realiza un ensayo de evaluación en donde las familias de hermanos completos sirven para identificar al mismo tiempo los mejores progenitores tanto en la población A como en la B. Esta metodología se puede utilizar cuando las poblaciones producen dos o más inflorescencias.

La selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos presenta las siguientes características:

- * Utiliza al máximo los efectos no *aditivos*.
- * Requiere de dos poblaciones prolíficas, es decir, con dos o más inflorescencias por planta.
- * Selecciona pares de genotipos en cada generación de autofecundación, en lugar de genotipos en forma individual.
- * Puesto que la selección se basa en pares de genotipos, el interés primario es el comportamiento agronómico de combinaciones simples específicas.
- * La selección se basa en el comportamiento de las familias entre hermanos completos, en lugar de una mezcla de hermanos completos y medio hermanos, como ocurre en el caso anterior.

- * La metodología difiere de la prueba temprana, porque sólo se cruzan plantas So en forma individual, en lugar de cruzar éstas con un probador común.
- * Los dos progenitores de las mejores familias se seleccionan y se recombinan dentro de cada población, para formar nuevas poblaciones a fin de iniciar un nuevo ciclo de selección.
- * La principal ventaja de este sistema de selección es que si se identifican familias superiores, éstas se pueden reproducir, pues se dispone de semilla de ambos padres.
- * El cruzamiento entre dos poblaciones puede producir híbridos superiores.
- * El valor promedio de un individuo depende del de su compañero y una familia de hermanos completos dará una estimación menos precisa del valor promedio de un padre que una familia de medios hermanos.
- * En resumen, este sistema consiste en aislar un grupo de genotipos de una población o poblaciones y determinar cuáles se comportan mejor en combinaciones híbridas específicas.

Mejoramiento genético en especies de reproducción asexual o vegetativa

Una población propagada asexualmente está formada por una mezcla de líneas puras y cualquiera de esas líneas conserva sus caracteres a través de las generaciones. Las plantas propagadas vegetativamente a partir de un individuo se llaman clones. Es decir, cada clon conserva su estabilidad genética, mientras no haya intervención en su reproducción, de los gametos sexuales (polen y óvulos). Los clones son fenotípicamente homogéneos, pero en especies de fecundación cruzada son altamente heterocigotas, no toleran la autofecundación y muestran heterosis (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002). La posible variación que puede encontrarse en un clon puede deberse a mutaciones somáticas (Robles, 1991). En algunos casos se utiliza la propagación vegetativa, debido a que la producción de semillas es muy baja o el cultivo presenta variabilidad genética indeseable cuando se propaga por semillas.

En general, la mayoría de la especies de propagación vegetativa son poliploides de origen híbrido, muestran muchas veces floración reducida o nula y problemas de esterilidad,

por lo tanto la diversidad genética no se obtiene por recombinación, sino eventualmente por otros medios. El enfoque es muy simple: el mejorador elige a los progenitores, luego genera por hibridación familias segregantes de plántulas y termina seleccionando hasta encontrar individuos deseables, vigorosos y sanos. A menudo se recurre a las mutaciones para generar variabilidad; sin embargo, las mutaciones ocurren en células individuales y el material desarrolla quimeras (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Las principales ventajas de mejoramiento en especies clonales son: el producto comercial es uniforme, la heterosis (vigor híbrido) puede fijarse, se pueden propagar especies estériles y se puede usar la micropropagación para multiplicar rápidamente un material sobresaliente. Entre las desventajas se puede citar: los propágulos son voluminosos y difíciles de almacenar por largos periodos, todas las plantas son genéticamente iguales y, por tanto, susceptibles a la misma enfermedad y/o plaga. Cuando se detecte una infección, los clones pueden ser purificados por micropropagación (cultivo de meristemos), o también sujetos a tratamiento con altas temperaturas (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Otros métodos de mejoramiento genético

Con base en los autores citados, la eficiencia de cualquier programa de mejoramiento genético se mide por su capacidad para generar variabilidad. En este sentido, la inducción de variabilidad puede realizarse mediante:

- a) Introducción de nuevas especies.
- b) Mutagénesis física o química. Mutagénesis física con rayos gamma (Cobalto 60), rayos UV, rayos X, irradiación con neutrones, o bien química con sustancias como EMS (metasulfonato de etilo), DES (sulfonato dietílico) o colchicina, entre otros.
- c) Biotecnología vegetal.

La biotecnología vegetal, como herramienta complementaria al mejoramiento genético, comprende una serie de técnicas tales como el cultivo de tejidos vegetales, ingeniería genética y uso de marcadores moleculares (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002):

Cultivo de tejidos vegetales

Todas las células somáticas de una planta se originan por mitosis a partir del cigoto (embrión). Igualmente, cada una de las células de la planta es totipotente, es decir, capaz de originar una planta adulta, idéntica a la planta madre. El principio básico del cultivo de tejidos es la aplicación de la *totipotencia celular*, esto es, la capacidad de regenerar plantas a partir de células aisladas, no diferenciadas, o a partir de órganos y tejidos vegetales. Tales células, cuando son colocadas en un medio de cultivo apropiado, pueden dividirse indefinidamente y hasta diferenciarse, lo que propicia la regeneración de una parte de la planta y posteriormente de la planta entera. De esta forma, millares de plantas se pueden producir a partir de una o algunas células del mismo clon (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

El cultivo de tejidos es una forma de multiplicación asexual. La principal dificultad es identificar, para cada especie, el medio de cultivo más adecuado.

Los autores afirman que el cultivo de tejidos tiene muchas aplicaciones dentro de los programas de mejoramiento genético, entre los cuales se pueden citar:

Micropropagación comercial de plantas

La producción comercial de plantas *in vitro* es muy importante en la agroindustria de flores, especies forestales, frutícolas y olerícolas. El método se basa en la producción de plantas más uniformes, sanas y a una velocidad mayor en comparación con los métodos tradicionales de propagación, sin considerar el mantenimiento de cantidades considerables de plantas por metro cuadrado dentro de frascos, protegidas contra el ataque de plagas, enfermedades y condiciones abióticas estresantes.

El proceso de biofabricación de plantas incluye las siguientes etapas:

- Selección y desinfección de los materiales que servirán como fuente de explante.
- Establecimiento del explante en el medio de cultivo.
- Multiplicación de los propágulos a través de sucesivos subcultivos.
- Crecimiento y enraizamiento de las plántulas *in vitro*.
- Traslado a invernaderos para aclimatización y endurecimiento de las plántulas.

Conservación de germoplasma

Esta técnica es muy promisoría, especialmente para aquellas especies que se propagan vegetativamente. Consiste en conservar las plantas en tubos de ensayo, ocupando un espacio relativamente pequeño. Con esta técnica se facilita el intercambio de germoplasma y se disminuye el riesgo de introducir patógenos a otras regiones o países.

Eliminación de virus

En muchas especies, el cultivo de tejidos, especialmente el de meristemos, es una de las maneras más eficientes de eliminar ciertos tipos de virus responsables de la degeneración y pérdida de los cultivares. Debido a la rapidez de la multiplicación de las células meristemáticas, las partículas virales no consiguen infectar tales tejidos. Además de lo anterior, el sistema vascular de esas regiones no se encuentra totalmente desarrollado, lo cual dificulta el transporte del virus a otras partes de la planta.

Cultivo de ovarios y rescate de embriones

En los cruzamientos interespecíficos se presentan, con mucha frecuencia, diferentes grados de incompatibilidad genética, lo cual dificulta el flujo de genes entre las especies. Esta incompatibilidad o barrera genética impide el éxito de estos cruzamientos. Estas barreras, generalmente son poscigóticas (después de ocurrida la doble fecundación en el saco embrionario, el endospermo no se forma correctamente y por lo tanto no sustentan adecuadamente al embrión, o bien, puede haber errores en las divisiones mitóticas durante el desarrollo del embrión evitando su completa formación) y pueden superarse utilizando el cultivo de embriones *in vitro*, en etapas tempranas. En el cultivo de ovarios se ponen, generalmente en un medio de cultivo específico, discos o secciones de ovario, los cuales contienen óvulos fertilizados. Los óvulos, cuyos embriones serán capaces de germinar, se hincharán hasta hacer visible un nuevo híbrido, el cual por mecanismos tradicionales sería imposible su formación.

Haplodiploidización: cultivo de anteras o polen

El desarrollo de líneas homocigóticas es un proceso importante en la producción de nuevas variedades o híbridos de los cultivos agrícolas. Tradicionalmente, los fitomejoradores han conseguido la homocigosis a través de un proceso de autofecundación o de retrocruzamiento muy prolongado (5 a 10 años). Sin embargo, para acortar el tiempo en la obtención de líneas homocigotas o líneas puras, se está recurriendo a la habilidad que tienen las células gaméticas (óvulos o polen) de poder generar plantas completas cuando son cultivadas *in vitro*, en medios de cultivo apropiados y bajo condiciones muy específicas. Las plantas obtenidas de polen o de óvulos, son haploides y por ello cada gen está representado por un solo alelo. Cada cromosoma de la planta haploide puede ser duplicado por medio de tratamiento con colchicina. Al duplicar el juego cromosómico se obtiene un doble haploide que es completamente homocigoto o isogénico (línea pura).

Las plantas haploides se pueden producir por medio de cultivo de anteras o de granos de polen inmaduro (microsporas). El proceso de producción de plantas haploides, seguido de la duplicación de sus cromosomas, se conoce como *haplodiploidización*.

Esta estrategia presenta grandes ventajas para los programas de mejoramiento genético, entre las cuales se pueden citar las siguientes:

- Permite economizar significativamente el tiempo para producir nuevos cultivares. Es decir, en un programa de mejoramiento convencional, la homocigosis se alcanza después de siete a nueve generaciones de autofecundación, permaneciendo siempre una pequeña proporción de heterocigosis residual. La producción de haploides a partir de óvulos o granos de polen en poblaciones híbridas F1 permite a los fitomejoradores obtener líneas homocigotas en una sola generación, después de la duplicación de los cromosomas que puede ser espontánea o inducida con colchicina. Cuando se aplica esta técnica en arroz, cebada, trigo, por ejemplo, se pueden cosechar granos homocigotos de las plantas R0 (primera generación de plantas haploides) en apenas 8 a 9 meses, contados a partir de la siembra de una generación híbrida F1.
- Permite la manifestación de los genes recesivos que están enmascarados en la condición heterocigota.

- Aprovecha mejor la variación genética generada en la hibridación. Considerando que cada grano de polen proveniente de la planta híbrida F1 representa un gameto genotípicamente diferente, la población de las plantas doble-haploides debería, teóricamente, exhibir la misma variabilidad genética encontrada en una generación F2, con la ventaja adicional de que cada individuo tiene un genotipo homocigoto, es decir, fijado definitivamente.
- Incrementa la eficiencia de selección a favor de los individuos homocigotos, tanto para los caracteres cualitativos como cuantitativos, facilitando la identificación de genotipos superiores.
- A partir de células haploides se pueden producir protoplastos y embriones, en los cuales se pueden inducir mutaciones y efectuar la selección *in vitro* con mucha eficiencia.
- Permite identificar rápidamente los cruzamientos promisorios.

En plantas alógamas, como el maíz, altamente heterocigotas, la producción de haploides *in vitro* facilita la producción de líneas puras, que pueden ser utilizadas como progenitores en el desarrollo de cultivares híbridos.

La regeneración de plantas haploides se ha reportado en aproximadamente 200 especies (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002). Sin embargo, en la práctica sólo se le ha utilizado en un número reducido de especies cultivadas. Esto se debe al hecho de que la frecuencia de regeneración a partir de células gaméticas es relativamente baja.

Híbridos somáticos por fusión de protoplastos

El término protoplasto se refiere a una célula desprovista de su pared celular, por acción de enzimas pectocelulolíticas. Cuando se los conserva en soluciones con calcio, entran en contacto y eventualmente se pueden fusionar, produciendo un *híbrido somático*. En la fusión de protoplastos o hibridación somática no hay reducción del conjunto de cromosomas, por lo que generalmente es tetraploide ($2n$ de una célula somática + $2n$ de la otra célula somática = $4n$). En la mayoría de los casos, la convivencia de los dos genomas nucleares, de las dos especies, es temporal debido probablemente a la falta de sincronización de los ciclos de replicación del DNA.

Existen muchos ejemplos de híbridos somáticos; sin embargo, un caso interesante es el híbrido jitopapa ($2n=36$) entre papa (*Solanum tuberosum*), $2n=48$ y jitomate (*Lycopersicon esculentum*), $2n=24$. Estas dos especies pertenecen a la familia Solanaceae, pero son sexualmente incompatibles. Estas plantas formaron tubérculos, pero ninguna produjo frutos; en suma, los híbridos obtenidos no tuvieron valor comercial, pero la técnica puede ser un punto de partida para la introducción de genes y formación de nuevas combinaciones genéticas.

Los protoplastos se utilizan en el mejoramiento genético para producir plantas transgénicas, de híbridos somáticos, de mutantes o variantes somaclonales. Además, los protoplastos sirven para realizar estudios de expresión de genes aislados y su regulación.

Para producir híbridos somáticos, se utilizan técnicas como el tratamiento con polietilenglicol (PEG) en condiciones salinas, a fin de regular la presión osmótica del medio y evitar que los protoplastos se revienten, o bien, con la aplicación de pulsos de corriente eléctrica cortos (electro fusión) con el fin de favorecer la agregación de los protoplastos, que normalmente se repelen debido a las cargas negativas de la membrana celular.

La fusión somática, generalmente, conduce a la hibridación de los citoplasmas y muy poco a la hibridación de los núcleos. Los cloroplastos y mitocondrias se distribuyen aleatoriamente en las primeras divisiones. Después de varias generaciones, permanecen los organelos de un solo progenitor. La fusión del citoplasma de dos células y el núcleo de una de ellas, se denomina *cihíbrido* o *cihíbrido somático*. Esto es de particular interés en las características hereditarias monogénicas, tales como los genes de resistencia, o cuando se deben combinar los rasgos genéticos nucleares con las características que se heredan citoplasmáticamente.

Variación somaclonal

Durante el proceso del cultivo de tejidos o células se pueden presentar alteraciones genéticas, conocidas como variación somaclonal. Entre los factores que pueden producir esas alteraciones están los reguladores de crecimiento vegetal. Muchas de esas variantes somaclonales poseen características agronómicas deseables que pueden ser aprovechadas mediante selección.

En la selección convencional, el fitomejorador aplica los agentes selectivos (herbicidas, fungicidas, etc.) directamente en el campo; en cambio, en la selección celular, los aplica a nivel celular discriminando entre millones de esas células, aquellas que son resistentes. Las plantas que son regeneradas a partir de esas células son evaluadas para averiguar si mantienen el carácter de resistencia. Posteriormente, se evalúa su progenie para determinar si el carácter es heredado en forma estable.

También puede ser utilizada en la obtención de genotipos adecuados a condiciones estresantes, por ejemplo, genotipos resistentes a temperaturas elevadas, suelos ácidos con altos contenidos de aluminio o suelos pobres con deficiencias de algún elemento nutritivo.

A través de esta metodología se pueden producir nuevas líneas, con caracteres deseables, en cortos periodos. Por ejemplo, una variedad de tomate por el método tradicional, se produce entre 7 y 8 años; por variación somaclonal se la puede obtener en 3 y 4 años; en el caso de la caña de azúcar el plazo se puede reducir de 14 a 7 años y en el café, se reduce de 15 a 20 años a 7 a 10 años.

Producción de semilla sintética

Los estudios sobre embriogénesis somática *in vitro* abrieron las puertas para la producción de semilla sintética. La embriogénesis somática se refiere a la formación de embriones a partir de células somáticas o haploides. Los embriones somáticos presentan una estructura bipolar, constituida de un ápice caulinar (el cual dará origen a la parte aérea de la planta) y otro radical (formará la raíz de la planta), además de presentar un sistema vascular cerrado, sin conexión con el tejido del explante original. Estas características diferencian a los embriones somáticos de los cigóticos o sexuales por cuanto en éstos está presente la recombinación genética. El proceso de embriogénesis somática puede ser directa cuando los embriones surgen directamente del tejido original, y la embriogénesis indirecta en la cual los embriones se originan del tejido que se diferenció en la forma de callo.

En el proceso de producción de semilla, los embriones somáticos son encapsulados en hidrogel. El material más utilizado para encapsular embriones es el alginato de sodio, debido a sus propiedades gelificantes, bajo costo, facilidades de uso y ausencia de fitotoxicidad.

Las semillas sintéticas son importantes debido a la posibilidad de producir grandes cantidades de embriones somáticos en cortos periodos y en espacios físicos reducidos. Además, permiten mantener la identidad genética y la producción de semillas independientemente del efecto climático y en ausencia de estructuras, como invernaderos, para la aclimatación de plántula. Entre las desventajas de esta técnica están: poca resistencia a la desecación, no tolera el daño mecánico y la baja difusión del oxígeno y CO₂.

Transformación genética de plantas

Se entiende como el proceso a través del cual se realiza la transferencia controlada de fragmentos de ácido nucléico (genes) a un genoma receptor, los cuales deben integrarse a ese nuevo DNA y lograr expresarse. Esta tecnología se conoce con el nombre de tecnología del DNA recombinante o ingeniería genética, la cual hizo posible la transferencia de genes entre especies no relacionadas (aisladas reproductivamente), pertenecientes a géneros distintos y muchas veces a reinos diferentes, dando origen a combinaciones genéticas inexistentes en la naturaleza, conocidos como organismos transgénicos u organismos genéticamente modificados (OGM) (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

La transformación genética por esta técnica incluye tres etapas básicas: identificación, aislamiento y secuenciación del gen de interés agronómico; preparación del gen (clonación) y transferencia a la especie receptora.

Existen diferentes técnicas de transformación genética de plantas, agrupadas en dos categorías, según los autores citados:

- Transferencia indirecta de DNA. Utiliza un vector como *Agrobacterium tumefaciens* o *A. rhizogenes*. La transformación por *A. tumefaciens* ha sido el método más utilizado; sin embargo, muchas especies, en particular las monocotiledóneas, son poco susceptibles a la infección por *Agrobacterium*. Esto estimuló a estudiar otros métodos, considerados como directos, a saber:
- Transferencia directa de DNA. Se basa en métodos físicos o químicos tales como la biobalística (aceleración de partículas), microinyección, electroporación de protoplastos o utilización de polietilenglicol (PEG).

La transformación genética ha permitido la producción de plantas transgénicas con características agronómicas de importancia económica, con resistencia a virus, a hongos, a insectos, a herbicidas, a estrés ambiental, a maduración del fruto, color de la flor, calidad nutricional, entre otros (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

A pesar de las grandes posibilidades de la ingeniería genética, existen dudas sobre la bioseguridad y bioética, lo que ha provocado que muchos países actúen cautelosamente respecto a esta nueva tecnología. Las interrogantes sobre el impacto de los productos transgénicos en la naturaleza, en la salud humana y animal, ha llevado a estos países a adoptar su propia reglamentación para el uso de los productos transgénicos. Con el soporte de muchos autores, señalan que con legislaciones claras y precisas, el desarrollo de la ingeniería genética debe continuar para beneficio de la humanidad y en pro del medio ambiente (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento genético de plantas

Los marcadores moleculares son utilizados para identificar o marcar alelos de difícil expresión fenotípica. En otras palabras, son herramientas que facilitan la selección del alelo de interés a través del marcador (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Los marcadores deben ser altamente heredables (heredabilidad próxima a 1:0), de fácil evaluación y estar íntimamente ligados al alelo que se desea seleccionar. De esta manera, el marcador y el gen de interés tienden a permanecer juntos y por lo tanto, una planta que exprese el fenotipo del marcador debe ser portadora, al mismo tiempo, del alelo de interés. Estas propiedades hacen de los marcadores unos instrumentos muy eficientes para efectuar selección indirecta de alelos de interés para los programas de mejoramiento. Además, por poseer un número ilimitado de polimorfismos con base en el DNA y ser independientes del efecto ambiental y del estado fisiológico de la planta, permiten identificar en forma precoz y precisa las plantas con una mejor combinación de alelos favorables (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Los marcadores moleculares también son utilizados en estudios de variabilidad genética, identificación de cultivares, protección de los derechos del fitomejorador u obtentor, evaluación de la pureza genética de las semillas, mapeo genético e incremento de conocimientos sobre la organización de los genomas. Los marcadores moleculares

más utilizados son los bioquímicos, a base de proteínas llamadas isoenzimas, y los que usan el propio DNA (Vallejo-Cabrera y Estrada-Salazar, 2002).

Dada la importancia y el interés de estas dos últimas técnicas en el campo del mejoramiento genético vegetal, se decidió considerar un capítulo adicional, en el cual se expondrán de manera sencilla algunos aspectos inherentes a la ingeniería genética y biología molecular.

UNIDAD VI

INTRODUCCIÓN A LA BIOLOGÍA MOLECULAR E INGENIERÍA GENÉTICA DE PLANTAS

Desde tiempos inmemoriales, la humanidad ha utilizado a los seres vivos para su beneficio. De diferentes maneras se han ido descubriendo procedimientos para obtener mejoras en las variedades animales y vegetales. La revolución agrícola, la domesticación de animales y la producción de vino, cerveza y yogur no son sino diversas manifestaciones de la biotecnología. El término biotecnología es el resultado de la aplicación de las técnicas de biología molecular (Beas-Zárate *et al.*, 2009).

El objetivo del mejoramiento genético vegetal está enfocado en el incremento del rendimiento de las plantas cultivadas, aquél se ha basado sólo parcialmente en el conocimiento científico. La selección de mejores variedades de plantas es una actividad que se ha llevado a cabo por milenios empleando técnicas empíricas y la genética clásica; sin embargo, con el arribo de la tecnología del DNA recombinante, muchos grupos de investigación comenzaron a utilizar los resultados obtenidos por la biología molecular, entre ellos los marcadores moleculares y la transformación genética son los más conocidos (Nuez *et al.*, 2002).

De esta forma, la posibilidad de realizar ingeniería genética en plantas depende, al igual que en los animales, de que se logre introducir en ellas genes de interés agronómico, es por ello que los biólogos moleculares se han dedicado con ahínco a secuenciar genes durante los últimos años (Soberón-Mainero, 1996; Beas-Zárate *et al.*, 2009).

MARCADORES GENÉTICOS Y MOLECULARES

Para Valadez-Moctezuma y Kahl (2000), un marcador se refiere a cualquier molécula de proteína, DNA o RNA de tamaño o peso molecular conocido, y un marcador genético es cualquier gen cuya expresión permite un efecto fenotípico que puede ser detectado fácilmente y es capaz de detectar variación, ya sea en una proteína o en una secuencia

de DNA; dicha variante, ya sea fenotípica o genotípica, puede actuar como marcador genético si se identifican en un individuo características del genotipo, del fenotipo, o de ambos y si, además, puede hacerse seguimiento a su herencia a través de varias generaciones (Vicente y Fulton, 2003).

Desde tiempos antiguos, uno de los marcadores genéticos más utilizados por el mejorador han sido los morfológicos, preferentemente caracteres que controlados por un solo gen muestren un fenotipo constante en diferentes ambientes. Esos marcadores tiene como principal ventaja la sencillez de su evaluación que no requiere trabajo de laboratorio. Desafortunadamente, en algunas especies estos marcadores son escasos, y su utilidad está limitada, además, por la elevada frecuencia con la que estos genes presentan interacciones con otros, así como la influencia ambiental sobre su expresión limitan su utilización en un programa de mejora del rendimiento, puesto que éste se verá afectado negativamente (Nuez *et al.*, 2002).

Un marcador genético debe ser: a) altamente polimórfico o variable dentro y entre especies, b) de herencia mendeliana no epistática (sin interacción entre genes), c) insensible a los efectos ambientales, d) de herencia codominante, e) de rápida identificación y simple análisis y f) de posible detección en los estadios tempranos del desarrollo de una planta. Existen varios tipos de marcadores genéticos: morfológicos, proteicos o bioquímicos y marcadores basados en DNA (Picca *et al.*, 2004).

Con la aparición de las técnicas modernas de la biología molecular, surgieron diferentes métodos de detección del polimorfismo genético. Inicialmente, la utilización de marcadores proteicos, enzimáticos o no, habían sido muy utilizados en el mejoramiento genético vegetal, su evaluación era más compleja que los caracteres morfológicos, pero la influencia ambiental era menor. Este procedimiento consiste en separar mediante electroforesis un extracto proteico del organismo o tejido a analizar, la proteína de interés es posteriormente identificada mediante una reacción coloreada. Los más utilizados han sido las isoenzimas, proteínas que difieren en carga eléctrica y se pueden separar electroforéticamente en geles de almidón o acrilamida. Son marcadores codominantes que permiten diferenciar ambos homocigotos del heterocigoto. Su utilidad viene limitada por su reducido número, porque no cubren toda la extensión del genoma, por sus interacciones o modificaciones postranscripcionales, o diferente expresión en distintos tejidos (Nuez *et al.*, 2002).

La aparición de los marcadores a nivel del DNA proporcionan al mejorador marcadores que, al tener su origen en variaciones individuales en la secuencia común del DNA, cubren todo el genoma, posibilitando su evaluación en estadios muy tempranos y a partir de muestras mínimas que no destruyen al individuo, no son influenciados por el ambiente y no presentan interacciones intergénicas (Nuez *et al.*, 2002).

De esta forma, desde el punto de vista del mejorador, los marcadores moleculares se clasifican en dos grandes grupos, los usados en la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, Polymerase Chain Reaction) y el resto. Los primeros, a su vez, se pueden clasificar según amplifiquen secuencias conocidas o secuencias aleatorias, aunque también existen marcadores que comparten ambas características (Nuez *et al.*, 2002).

Marcadores basados en la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

La Reacción en Cadena de la Polimerasa es un sistema de amplificación *in vitro* de DNA. Se basa en la copia de fragmentos de un DNA molde por la acción de una polimerasa termoestable, y que requiere la presencia de oligonucleótidos que actúen como cebadores (conocidos también como iniciadores o *primers*). Los cebadores son fragmentos de DNA de una única hebra cuya secuencia es complementaria de las que enmarca la región que se va a amplificar (Jiménez y Collada, 2000).

El método implica la ejecución de una serie repetitiva de ciclos (conocidos como ciclos térmicos), cada uno de los cuales involucra la desnaturalización del DNA, la unión del iniciador a la cadena desnaturalizada (alineación o hibridación) y la síntesis (extensión), a partir del iniciador de una doble cadena mediante la acción de la polimerasa (Azofeifa-Delgado, 2006).

La reacción que tiene lugar es cíclica, de modo que las copias obtenidas aumentan de manera exponencial, obteniendo millones de ellas a partir de una cantidad inicial muy pequeña de DNA (Jiménez y Collada, 2000); estos fragmentos se separan, posteriormente, por peso molecular y conformación mediante técnicas electroforéticas (dichas técnicas se basan en el hecho de que las moléculas de ácidos nucleicos están cargadas negativamente y migran hacia el ánodo en un campo eléctrico, usualmente se realizan en una matriz de agarosa o poliacrilamida, inmersa en un buffer salino

que posibilita el establecimiento de un campo eléctrico, obteniéndose un patrón de bandas específico que permite diferenciar individuos (Azofeifa-Delgado, 2006).

La PCR requiere de cinco elementos básicos: a) DNA molde (DNA genómico) proveniente de la muestra a analizar; b) el iniciador, que es un oligonucleótido con la propiedad de localizar y unirse a sitios complementarios del DNA desnaturalizado, debe contener al menos un 50% de guanina-citosina (G-C) para funcionar correctamente; c) precursores del DNA o desoxirribonucleótidos (dATP, dGTP, dCTP y dTTP) para la síntesis de la cadena; d) solución buffer y e) *Taq* polimerasa, una enzima termoestable que tiene la propiedad de restituir la doble cadena de DNA usando una cadena simple como molde a partir de un punto determinado, fijado en este caso, por el iniciador (Azofeifa-Delgado, 2006).

La principal diferencia entre las técnicas basadas en la PCR radica en los cebadores que se empleen, los cuales fundamentalmente pueden ser de tres tipos: específicos (diseñados a partir de una secuencia de DNA conocida previamente y complementarios de la misma); semiespecíficos (complementarios de elementos repetitivos de DNA) y arbitrarios (uno o dos cebadores cortos de secuencia arbitraria, por lo cual no se requiere el conocimiento previo de la secuencia de DNA) (Jiménez y Collada, 2000).

Las técnicas más usuales son los Polimorfismos de DNA Amplificados al Azar (RAPD), los Polimorfismos de Longitud de Fragmentos Amplificados (AFLP), las Secuencias Simples Repetidas o Microsatélites (SSR), las Inter-Secuencias Simples Repetidas (ISSR), las Regiones Amplificadas de Secuencias Características (SCAR), la Amplificación Selectiva de Loci Polimórficos (SAMPL), la Amplificación Azarosa de las Huellas del DNA (RAF) y la Amplificación Directa con DNA Microsatélites (DAMD) (Valadez-Moctezuma y Kahl, 2000; Azofeifa-Delgado, 2006).

A continuación sólo se describirán algunos de los más utilizados:

Polimorfismos de DNA Amplificados al Azar (RAPD)

Los Polimorfismos de DNA Amplificados al Azar o Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) (Sánchez-Chiang y Jiménez, 2009) son marcadores que amplifican aleatoriamente segmentos de DNA en una gran variedad de especies; se basan en la probabilidad estadística de que se presenten sitios complementarios al oligonucleótido,

generalmente de 10 bases (b), a lo largo del genoma. El polimorfismo de las bandas entre los individuos se debe a cambios en la secuencia de los nucleótidos en los sitios de acoplamiento del oligonucleótido y por inserción o deleción de los fragmentos en estos sitios (Rentarías, 2011). Los polimorfismos producidos con esta técnica pueden resultar de cualquier cambio en la secuencia o sitio de unión del iniciador (mutación puntual), lo cual impide que el iniciador se una a la cadena, o también pueden ser el producto de cambios que alteren el tamaño o impidan la exitosa amplificación del DNA molde. Como regla general, el tamaño de las variantes se detecta muy escasamente y los productos de amplificación individuales representan un alelo por locus (Azofeifa-Delgado, 2006).

Estos marcadores son dominantes, es decir, no se pueden distinguir entre los homocigotos dominantes de los heterocigotos para un segmento particular, por lo que la estimación de las frecuencias alélicas se debe hacer de manera indirecta, asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg (Rentarías, 2011).

Los RAPD son útiles en la elaboración de mapas genéticos, en el estudio de parentesco y en el análisis de la estructura poblacional, ya que ayudan a estimar tamaño efectivo, aislamiento reproductivo y niveles de fecundación cruzada (Rentarías, 2011).

Es una técnica relativamente fácil que no necesita conocimiento previo de la secuencia del DNA, el número de *loci* que pueden ser examinados es ilimitado, no requiere pruebas radioactivas, se pueden manejar cebadores universales, tienen un costo bajo, la técnica es relativamente sencilla y se utiliza una cantidad pequeña de DNA para el análisis (Debener *et al.*, 1996; Sánchez-Chiang y Jiménez, 2009; Rentarías, 2011).

Microsatélites o secuencias simples repetidas (SSR)

Las Secuencias Simples Repetidas o Short Sequence Repeats (SSR) son regiones hipervariables compuestas de secuencias de unos pocos pares de bases —uno a cuatro, por ejemplo mononucleótidos (TT)_n, dinucleótidos (AT)_n, o tetranucleótidos (ATGC)_n— repetidas muchas veces, las cuales se asume que están azarosamente distribuidas por todo el DNA; estos *loci* se encuentran en regiones codificantes (exones) y no codificantes (intrones) del DNA y es probable que se formen por eventos de rompimiento

que generan polimorfismos con valores superiores al 90% (Jiménez y Collada, 2000; Azofeifa-Delgado, 2006; Sánchez-Chiang y Jiménez, 2009; Rentarías, 2011).

Los microsatélites se pueden usar para los estudios de genética intra e interespecífica; debido a que presentan ciertas ventajas sobre otros marcadores, por ejemplo: a) tienen el más alto polimorfismo; b) segregan de manera mendeliana y son codominantes; c) la presencia de un solo *locus* genético por microsatélite hace que la lectura de las bandas sea clara y fácil de interpretar y d) son selectivamente neutros (Vicente y Fulton, 2003; Rentarías, 2011).

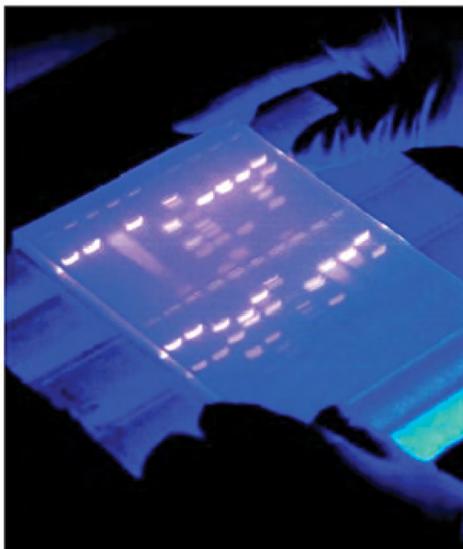
Inter-secuencias simples repetidas (ISSR)

Es una técnica relativamente nueva, en los ISSR el iniciador es un di o trinucleótido repetido de tipo microsatélites que puede estar anclado (ASSR) o no en los extremos 3' o 5' con 1 a 4 bases flanqueando a la secuencia. La secuencia del ancla consiste de uno, dos o tres nucleótidos, los cuales se anclan al final del extremo 3' o 5' de un microsatélite (SSR), asegurando el reconocimiento del iniciador con el DNA genómico, con la finalidad de incrementar la distinción de fragmentos polimórficos (Pradeep *et al.*, 2002; Yamagishi *et al.*, 2002; Rentarías, 2011).

La variación alélica en los ISSR consiste de la presencia o ausencia de bandas de los productos amplificados; estos marcadores tienen la ventaja de poseer un gran número de bandas polimórficas, las bandas son leídas como marcadores dominantes; es decir, no se sabe si el individuo es homocigoto dominante o heterocigoto; la diversidad genética está basada considerando que cada banda representa un *locus* con dos alelos y que el alelo dominante está en equilibrio de Hardy-Weinberg. Además, es una técnica relativamente fácil de montar, altamente repetible y actualmente existen cebadores universales para plantas (Rentarías, 2011).

De esta forma los marcadores moleculares pueden ser usados con aplicaciones diversas, en la caracterización de la variación genética, identificando materiales vegetales, especies, variedades botánicas e híbridos, entre otros. Esto se efectúa a través del análisis de las bandas amplificadas que surgen de los productos de la PCR, observable por medio de la técnica de electroforesis (figura 46), determinando así el polimorfismo observado entre los individuos evaluados y la generación de mapas genéticos de alta densidad (Picca *et al.*, 2004; Nuez *et al.*, 2002).

Figura 46. Gel de electroforesis



Disponible en: <http://www.biologyreference.com/Dn-Ep/Electrophoresis.html>

Mapas genéticos

Los trabajos de Morgan sentaron las bases de la medida de la situación relativa de los genes en los cromosomas mediante el análisis de ligamiento. En algunas especies modelo como *Drosophila*, trigo, maíz, tomate, entre otras, existía suficiente información y materiales provenientes de la investigación citogenética como para hacer posible, además, el establecimiento de la situación cromosómica de todos o algunos de los genes conocidos en la especie. Por tanto, se podía situar a los genes en el genoma a medida que se iban descubriendo, siendo la mayoría de ellos mutantes morfológicos o fisiológicos obtenidos de la variación natural, o sintetizados artificialmente con tratamientos mutagénicos. A partir de estos materiales se fueron generando los primeros mapas genéticos, algunos de los cuales llegaron a integrar centenares de genes y a cubrir la mayor parte de la longitud de los cromosomas (Nuez *et al.*, 2002).

La confección de estos mapas era enormemente laboriosa. Muchos de los genes usados para este análisis son deletéreos o interaccionan con otros genes, lo que hace

habitualmente difícil examinar la segregación de varios genes al mismo tiempo. De este modo, la introducción en el mapa de un nuevo gen era lenta y compleja porque había que analizar su segregación en numerosos cruzamientos, lo que obligaba a construir y mantener colecciones de líneas de variantes genéticas o citogenéticas adecuadas para estos estudios. Como consecuencia de ello, estos mapas se realizaron sólo en un reducido grupo de especies, interesantes por haber sido usadas como modelo de estudios genéticos anteriores, o por su importancia económica como trigo, maíz, tomate y guisante, entre otras (Nuez *et al.*, 2002).

Los marcadores moleculares permiten realizar mapas completos para cualquier especie con una elevada calidad, un costo económico y una inversión de tiempo razonables. Los primeros mapas con marcadores moleculares se construyeron usando RFLPs en el genoma humano. En el tomate, con un mapa de 112 loci (RFLPs e isoenzimas), entre otros. Los mapas genéticos moleculares son compatibles con los clásicos, mejorándolos y permitiendo su integración dentro de aquellos en las pocas especies en las que estas comparaciones son posibles. Además, el desarrollo de marcadores propicia un conjunto de aplicaciones a la mejora, basadas la mayoría en la selección de genes con marcadores localizados en su proximidad, que son ampliamente aplicadas en los programas de mejora comercial (Nuez *et al.*, 2002).

La construcción de un mapa genético implica la descripción de cada uno de los marcadores moleculares, la disposición ordenada entre ellos y la determinación de la distancia que los separa, construyendo grupos de marcadores ligados entre sí que deben corresponder cada uno de ellos a un cromosoma. Para elaborar mapas de alta densidad, éstos deben ser obtenidos en una sola población, con promedios del orden de uno o más marcadores por cada Mb (millón de pares de bases), o bien obtenidos conjugando la información producida por diferentes mapas construidos de densidades parecidas en varias poblaciones de la misma especie. El orden en el que se colocan los *loci* en cada cromosoma de un mapa de ligamiento debe ser el mismo en el que están ordenados en el genoma, pero las distancias entre genes no tienen por qué corresponder con las distancias físicas. Esto se debe a que los mapas genéticos se basan en el ligamiento, y éste puede variar según el fragmento de genoma que se analice, siendo las distancias genéticas proporcionalmente mayores respecto a las físicas en zonas de mayor recombinación (eucromatina) o más cortas cuando la recombinación está restringida (regiones centroméricas y heterocromáticas). La recombinación puede variar también según el genotipo, el sexo, la edad o la especie, entre otros (Nuez *et al.*, 2002).

INGENIERÍA GENÉTICA

Uno de los objetivos principales de la ingeniería genética es el de incrementar la variabilidad genética (Nuez *et al.*, 2002). Para ello se hace uso de diferentes técnicas como son:

Transformación genética

La posibilidad de realizar ingeniería genética en plantas depende de que se logre introducir en ellas material genético exógeno, que éste se establezca y herede de una célula a otra. En el caso de las plantas, existen diferentes procesos por medio de los cuales esta introducción de material genético puede ocurrir (Soberón-Mainero, 1996).

Uno de ellos se realiza con la ayuda del microorganismo *Agrobacterium tumefaciens*, que es capaz de invadir la planta e introducirle un segmento de DNA, llamado plásmido, integrándose al genoma de la célula vegetal infectada, pudiendo heredar establemente dicha información a las células hijas. Por este medio, el mejorador puede modificar dichos segmentos (plásmidos) a modo de introducir en la planta DNA con genes de interés agronómico (Soberón-Mainero, 1996).

Otro, es el procedimiento conocido como biobalística, que consiste en hacer penetrar DNA (que puede contener secuencias de *A. tumefaciens* que le ayuden a integrarse al cromosoma) a las células vegetales. Esto se realiza a través de un dispositivo llamado “gene gun” (figura 47) o pistola génica, que lanza proyectiles microscópicos cargados con el DNA de interés (Soberón-Mainero, 1996).

Figura 47. Pistola génica. Usada para disparar proyectiles microscópicos cargados de DNA de interés agronómico



Disponible en: <https://physics.ucsd.edu/~groisman/Gene%20guns.html>

Sobreexpresión de genes

Por otro lado, las posibilidades de mejora por transgénesis no se limitan a introducir en una variedad nuevos genes con funciones nuevas, el aumento de dosis génica puede conducir a la mejora de muchos caracteres agronómicos que muestran variación continua. La sobreexpresión génica ya ha demostrado ser una herramienta útil, ejemplo de ello se observa en la resistencia a *Pseudomonas syringae*, en variedades de tomate como Rehovot-13, Ontario 7710 o Campbell 28, por medio del gen Pto, que es un receptor de membrana que confiere resistencia al patógeno. Este fue el primer gen de resistencia clonado a inicios de la década de los noventa. Adicionalmente, Tang *et al.* (1999) encontraron que la sobreexpresión del gen Pto, también mejoraba la resistencia a *Xanthomonas campestris pv vesicatoria* causante de la mancha bacteriana y el hongo *Fulvia fulva*, causante de la cladosporiosis o abigarramiento del tomate. De igual forma, la sobreexpresión de genes reguladores podría mejorar las características del sistema confiriendo mayor resistencia a diversos tipos de estreses. Este es el caso de la sobreexpresión del factor “alfin 1” en alfalfa, que interacciona con promotores de genes inducibles por cloruro sódico, que aumenta la tolerancia a la salinidad. Otro ejemplo es el del factor HSF3 que aumenta la termo tolerancia (Nuez *et al.*, 2002).

La tecnología del DNA recombinante ha hecho posible investigar más a fondo la estructura y función de los genes, especialmente de los genes eucarióticos que eran inaccesibles por otros métodos. Cada descubrimiento que se produce revoluciona por completo los conocimientos de la genética molecular y, muchas veces, obliga a revisar algunos conceptos que ya se creían firmemente establecidos. En la actualidad, se están desarrollando brillantes investigaciones que arrojan, casi diariamente, respuestas a muchas preguntas, lo que a la vez genera nuevas interrogantes e inquietudes. Así, la explotación de los métodos de generación de variabilidad, mediante el uso del DNA recombinante, augura un futuro muy promisorio para obtener moléculas hechas a la medida (Soberón-Mainero, 1996; Curtis y Barnes, 2006).

GLOSARIO (Robles, 1995)

Adaptación. Ajuste de un organismo o de una población a un determinado ambiente.

Alelo. Forma alternativa de un gen. Por ejemplo, un hipotético gen C podría presentar tres variantes en una población, los alelos C, c y c¹. Cada alelo representa una secuencia de DNA, siendo ligeramente diferentes unas de otras. Un organismo diploide tiene dos alelos por *locus*, uno en cada cromosoma homólogo. Los dos alelos pueden ser idénticos (por ejemplo el genotipo CC), o diferentes (por ejemplo el genotipo Cc), y es la combinación de los alelos lo que determina el fenotipo.

Alelo dominante. Alelo que enmascara otro alelo cuando ambos están presentes en un híbrido, también se aplica al fenotipo de dicho alelo, que enmascara el fenotipo alternativo del otro alelo.

Alelo recesivo. Alelo que no se refleja en el fenotipo cuando se presenta en condición de heterocigosis. Sólo dará lugar a su correspondiente fenotipo cuando esté en condición de homocigosis.

Diploide. Organismo o célula con dos series de cromosomas o de genomios.

Epistasis. Supresión de la acción de un gene o genes por otro gene o genes no alelos de los suprimidos. Los genes suprimidos son llamados hipostáticos.

Fenotipo. Expresión bioquímica o clínica del genotipo. Características de un individuo observable o discernible por otros medios.

Gene. Partícula determinante en la herencia; unidad de herencia; unidad de DNA situada en un lugar fijo en el cromosoma.

Genoma. Serie completa de cromosomas transmitidos unitariamente por un progenitor.

Genotipo. Constitución genética de un *locus* en particular. Total de genes que tienen información sobre una determinada característica, se puede o no expresar fenotípicamente.

Haploide o monoploide. Organismo o célula con solamente una serie completa de cromosomas o un genoma.

Herencia. Transmisión de caracteres por los progenitores a sus descendientes de una generación a otra.

Herencia citoplasmática. Transmisión hereditaria dependiente del citoplasma o de sus estructuras y no de los genes del núcleo; herencia extra cromosómica. Ejemplo: las características de los plastos en las plantas pueden ser heredadas a través de un mecanismo independiente de los genes nucleares.

Herencia influenciada por el sexo. Expresión fenotípica condicionada por el sexo del individuo. Un heterocigoto puede expresar un fenotipo en un sexo y el fenotipo alternativo en el otro sexo.

Herencia limitada por el sexo. Carácter que se expresa sólo en un sexo, aun cuando el carácter pueda no estar ligado al cromosoma X.

Herencia materna. Transmisión de caracteres a través de factores genéticos citoplasmáticos, mitocondrias y cloroplastos.

Herencia potroclínica. Una forma de transmisión genética en la que los descendientes tienen el fenotipo del padre.

Herencia poligénica. Transmisión de un carácter fenotípico cuya expresión depende del efecto aditivo de una serie de genes.

Heredabilidad. Se refiere a un cruzamiento determinado o al paso de una generación a la siguiente y por lo tanto no puede hablarse de un valor único de la heredabilidad para un carácter cuantitativo de determinada especie. Grado hasta donde un carácter dado es controlado por la herencia.

Variación. Ocurrencia de diferencias entre los individuos de una misma especie.

Variación continua. Variación no representada por distintas clases. Variación fenotípica que presentan los caracteres cuantitativos distribuidos de un extremo fenotípico a otro de un modo continuo o solapante.

Variación discontinua. Datos fenotípicos que caen en dos clases diferentes que no se solapan.

REFERENCIAS

- Abbott, L. y Pistorale, S. 2010. Determinación de componentes de la varianza y heredabilidad en cebadilla criolla (*Bromus catharticus* Vahl.). *Agroscentia*. Córdoba.
- Alberts, B., Bray D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff ,M., Roberts, K. y Walter, P. 2011. *Introducción a la biología celular*. México: Editorial Médica Panamericana.
- Alberts, B., Johnson, A., J. Lewis, Raff , M., Roberts, K., Walter, P., Wilson, J. y Hunt, T. 2016. *Biología molecular de la célula*. España: Editorial Omega.
- Allard, R.W. 1967. *Principios de la mejora genética de las plantas*. Barcelona, España: Editorial Omega.
- Arzate-Fernández Amaury-M., Hoyos-Basurto Alejandra, Vázquez-García Luis-M., y Gutiérrez-Martínez Ma. de Guadalupe. 2008. Caracterización isoenzimática de nueve variedades botánicas de *Tigridia pavonia* (L.f.) DC. *Revista AgroCiencia*: 42 (5): 519-528. ISSN: 1405-3195.
- Aquiles-Carballo, C. 2011. *Mejoramiento genético: métodos, estrategias, tipos de variedades*. Presentación en PDF.
- Azofeifa-Delgado, A. 2006. Uso de marcadores moleculares en plantas: Aplicaciones en frutales del trópico. *Agronomía Mesoamericana* 17(2): 221-242.
- Beas-Zárate C., Ortuño-Sahagú, D. y Armendáriz-Borunda J. S. 2009. *Biología molecular, fundamentos y aplicaciones*. Editorial McGraw Hill.
- Bernstein, R. T., Bernstein, S. 2004. *Biología*. Colombia: Editorial McGraw-Hill.
- Blanco-Rodríguez, J. y Bullón-Sopelana, M. 1987. *Cuadernos de genética. Introducción a la genética cuantitativa*. Madrid, España: Editorial Marbán.
- Brauer, O. 1976. *Fitogenética aplicada*. México: Limusa.
- Chávez-Araujo, J. L. 1993, *Mejoramiento de plantas 1*. México: Trillas.
- Castro, J. A.; Picornell, A. y Ramón, M. 1998. Mitochondrial DNA: a tool for populational genetics studies. *Internatl Microbiol*, 1:327-332.
- Cooper, G.M. y Hausman, R. E. 2010. *La célula*. 5ª ed. Madrid, España: Marban.

- Curtis, H. y Barnes, S. 2006. *Biología*. 6ª ed. Editorial Médica Panamericana.
- Debener, T., Bartels, C. y Mattiesch, L. 1996. RAPD analysis of genetic variation between a group of rose cultivars a selected wild rose species. *Molecular Breeding*. 2: 321-327.
- De la Loma, J. L. 1982. *Genética general y aplicada*. México: Uteha.
- De las Rivas, J.; Lozano, J. J. y Ortiz, A. R. 2016. *Comparative Analysis of Chloroplast Genomes: Functional Annotation, Genome-Based Phylogeny, and Deduced Evolutionary Patterns*. Disponible en: <http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.209402>.
- Falconer, D. S. y Mackay, T. F. C. 2006. *Genética cuantitativa*. España: Editorial Acribia.
- Fisher, R.A. and Yates, F. 1963. *Statistical Tables* (4th edn.). Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Gardner, E. J., Simmons, M. J. y Snustad, D.P. 2008. *Principios de genética*. México: Limusa.
- García-Velázquez, A. 1990. *Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal*. México: Talleres Gráficos de la Nación.
- Grierson, D. y Covey, S. N. 1991. *Biología molecular de las plantas*. España: Editorial Acribia.
- IPGRI y Cornell University, 2003. *Genetica diversity analysis with molecular marker data: Learning module. Basic concepts of population genetics*. Presentación en PDF.
- Jenkins, J. B. 1986. *Genética*. España: Editorial Reverté.
- Jiménez, P. y Collada, C. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigaciones Agropecuarias: Sistema de Recursos Forestales*. 2: 237-248.
- Karp, G. 2011. *Biología celular y molecular*. México. McGraw-Hill Interamericana Editores.
- Lacadena, J. R. 1988. *Genética*. España: Editorial AGESA.
- Lawrence, E. (ed.). 2003. *Diccionario Akal de Términos Biológicos*. España: Ediciones Akal.
- Lemire, B. 2005. *Mitochondrial genetics*. WormBook, ed. doi/10.1895/ wormbook.1.25.1
- Levan A., Fredga, K. y Sandberg, A. A. 1964. *Nomenclature for centromeric position on chromosomes*. USA: Genetics Institute, Lund, Suecia, and Roswell Park Memorial Institute, Buffalo.
- Levitus, G., Echenique, V., Rubinstein, C., Hopp P. y Mroginski, L. 2010. *Biotecnología y mejoramiento vegetal II*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Consejo Argentino para la Información y el Desarrollo de la Biotecnología.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-291.
- Nuez, F., Carrillo, J. M. y Lozano, R. 2002. *Genómica y mejora vegetal*. España: Editorial Junta de Andalucía & Mundi-Prensa.
- Picca, A., Helguera, M., Salomón, N. y Carrera, A. 2004. Parte II, Capítulo 4: Marcadores moleculares, en *Biotecnología y mejoramiento vegetal*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.

- Pierce, B. A. 2010. *Genética: un enfoque conceptual*. España: Editorial Médica Panamericana.
- Pradeep, R. M., Sarla, N. y Siddiq, E. A. (2002). Inter Simple Sequence Repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding. *Euphytica* 128: 9-17.
- Prevosti, A. 1977. *Principios de genética*. Barcelona, España: Editorial Omega.
- Ramírez, L. y Egaña, B. 2003. *Guía de conceptos de genética cuantitativa*. <http://www.unavarra.es/genmic/genetica%20y%20mejora/genetica%20cuantitativa/GENETICA-CUANTITATIVA.htm>
- Ramírez, L. 2006. *Utilización de la androesterilidad para la producción de semilla híbrida*. Departamento de Producción Agraria, España.
- Rentaría, A. M. 2011. Capítulo 18: Breve revisión de los marcadores moleculares, en *Las Herramientas Moleculares*, 541-566.
- Reyes-Díaz, Jesús-I., Arzate-Fernández, Amaury-M., Piña-Escutia, José-L., and Vázquez-García, Luis-M. 2015. Comparative study of the discriminating capacity of DNA markers and their effectiveness in establishing genetic relationship in the genus *Tigridia*. *AgroCiencia*, 49 (4):361-372. (ISSN Impreso: 1405-3195).
- Robles S., R. 1995. *Diccionario Genético y Fitogenético*. México: Trillas.
- Robles S., R. 1991. *Genética elemental y fomejoramiento práctico*. México: Limusa.
- Sánchez-Chiang, N. y Jiménez, V. M. 2009. Técnicas moleculares para la detección de variantes somaclonales. *Agronomía mesoamericana* 20 (1): 135-151.
- Sinnott, E. W., Dunn L. C. y Theodosius Dobzhansky. 1977. *Principios de genética*. Mc Graw-Hill Book Company. 7ª ed. Barcelona, España: Ediciones Omega.
- Soberón-Mainero F. X. 1996. *La ingeniería genética y la nueva bioecnología*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Srb, A. M., Owen R. D. y Edgar R. S. 1978. *Genética general*. España: Editorial Omega.
- Stansfield, W. 1992. *Genética*. 3ª ed. México: McGraw-Hill.
- Starr C., A. Evers C. y Starr L. 2012. *Biología, conceptos y aplicaciones*. México: Editorial Cengage Learning.
- Strickberger, M. 1974. *Genética*. Barcelona, España: Ediciones Omega
- Tang Y. P., Shimizu E., Dube G.R., Rampon C., Kerchner G.A., Zhuo M, Liu G., Tsien J.Z. 1999. Genetic enhancement of learning and memory in mice. *Nature*. 401: 63-69.
- Tiessen-Favier A. 2009. *Fundamentos y metodologías innovadoras para el mejoramiento genético de maíz*. Cinvestav-Irapuato. México.
- Valadez-Moctezuma, E. y Kahl, G. 2000. *Huellas de ADN en genomas de plantas (teoría y protocolos de laboratorio)*. México: Ediciones Mundi-Prensa.

- Vallejo-Cabrera, F. A. y Estrada-Salazar, E. I. 2002. *Mejoramiento genético de plantas*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. Colombia: Impresora Feriva.
- Vicente, M. C. y Fulton, T. 2003. *Tecnologías de marcadores moleculares para estudios de diversidad genética de plantas: Módulo de Aprendizaje*. Illus. Nelly Giraldo. Roma, Italia: Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI).
- Watson, J. D. y Crick, F. H. C. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature*. 171: 737-738.
- Winchester A. M. 1986. *Genética*. México: Editorial Continental.
- Yamagishi, M., Abe, H., Nakano, M. y Nakatsuka, A. 2002. PCR-based molecular markers in Asiatic hybrid lily. *Scientia Horticulturae*. 96: 225-234.
- Yeh F. C. y Boule T. J. B. 1999. Population genetic analysis of codominant and dominant markers and quantitative traits. *Belgium Journal of Botany*, 129: 157.

APUNTES DE GENÉTICA VEGETAL, de Amaury Martín Arzate-Fernández, José Luis Piña-Escutia, Tomás Héctor Norman-Mondragón y Hugo Abelardo Arroyo-Martínez, se terminó de editar en septiembre de 2019. El cuidado de la edición estuvo a cargo de la Dirección de Publicaciones Universitarias de la UAEM.

Editor responsable:

JORGE E. ROBLES ALVAREZ

Amaury Martín Arzate-Fernández. Ingeniero agrónomo fitotecnista, cursó estudios de maestría y doctorado en Kyoto, Japón. Profesor-investigador de la UAEM desde 1986. Miembro del Sistema Nacional de Investigadores Nivel 2. Integrante de la Red temática mexicana aprovechamiento integral sustentable y biotecnología de los agaves-AGARED, de la Red internacional de bionanotecnología con impacto en biomedicina, alimentación y bioseguridad, y de la Red Tigridia del Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos de México. Obtuvo la medalla “Arturo Rosenblueth” y el primer lugar en el Certamen Nacional Juvenil de Ciencia y Tecnología, celebrado en Monterrey, Nuevo León. Autor de varios libros y más de 45 artículos para revistas nacionales e internacionales.

José Luis Piña-Escutia. Doctor en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales por la UAEM. Profesor-investigador en dicha institución desde 2011. Miembro del Sistema Nacional de Investigadores Nivel 1. Integrante de la Red Tigridia del Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos de México. Ha publicado diferentes artículos en revistas nacionales e internacionales.

Tomás Héctor Norman-Mondragón. Maestro por la UAEM en Fitomejoramiento, donde se desempeña como profesor-investigador desde 1986; realiza investigación sobre microbiología agrícola, fitopatología y biología molecular vegetal. Ha contribuido en revistas nacionales e internacionales a través de diversos artículos.

Hugo Abelardo Arroyo-Martínez. Maestro en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales por la UAEM. Ha trabajado en citogenética clásica y molecular en el género Tigridia. Autor de artículos científicos publicados en revistas internacionales.

APUNTES DE GENÉTICA VEGETAL

El conocimiento de la genética es una herramienta fundamental en el análisis, conservación y mejoramiento de cualquier especie vegetal, ya que posibilita analizar diferencias o similitudes presentes en los individuos de distintas especies e incluso entre aquellos de una misma especie, favoreciendo la identificación de individuos con características de interés basadas en sus rasgos genéticos.

La presente obra constituye un importante complemento para los cursos de genética y mejoramiento genético en especies vegetales, al guiar al lector hacia el estudio de la genética de forma sencilla, clara y práctica. Describe la importancia y aplicación de esta ciencia, analizando de forma general la función y estructura de la célula, hasta llegar al núcleo, enfatizando en las bases físicas y químicas de la herencia que permitan comprender las leyes que la rigen, los cambios que se presenten, así como conocer los métodos que faciliten el análisis genético de poblaciones, lo que permitirá entender y conocer las diferentes estrategias para poner en práctica dicho conocimiento.

SDC

AUTONOMÍA
UAEM
75°
ANIVERSARIO

ISBN: 978-607-633-070-8

