



GENÉTICA PARA AGROPECUARIOS

Teoría, conceptos y aplicaciones

Julio Gabriel Ortega





© Julio Gabriel Ortega

© Editorial Grupo Compás, 2025
Guayaqui, Ecuador
www.grupocompas.com
<http://repositorio.grupocompas.com>

Primera edición, 2025

ISBN: 978-9942-33-898-3

Distribución online

 Acceso abierto

Cita

Gabriel-Ortega, J. (2025) Genética para agropecuarios Teoría, conceptos y aplicaciones Editorial Grupo Compás

Este libro ha sido debidamente examinado y valorado en la modalidad doble par ciego con fin de garantizar la calidad de la publicación. El copyright estimula la creatividad, defiende la diversidad en el ámbito de las ideas y el conocimiento, promueve la libre expresión y favorece una cultura viva. Quedan rigurosamente prohibidas, bajo las sanciones en las leyes, la producción o almacenamiento total o parcial de la presente publicación, incluyendo el diseño de la portada, así como la transmisión de la misma por cualquiera de sus medios, tanto si es electrónico, como químico, mecánico, óptico, de grabación o bien de fotocopia, sin la autorización de los titulares del copyright.

GENETICA PARA AGROPECUARIOS: Teoría, conceptos y aplicaciones

Prologo

El propósito fundamental de este libro es proporcionar una información teórica básica de los conceptos y las aplicaciones de la genética, el estudio de la herencia y presentar algunos de las investigaciones y los razonamientos por medio de los cuales se obtuvo información.

La genética como se sabe, es una ciencia moderna que desarrolló mucho en los últimos años y sus ramas se extienden actualmente a todos los campos de la biología. Más propiamente la ciencia de la genética, abarca el estudio de la clase de material transmitido, de la forma cómo se transmite esta información y el efecto de dicho material en un organismo en particular y en generaciones de organismos. Si se denomina a este material hereditario como *material genético*, podemos delimitar a las siguientes áreas de estudio: 1) ¿Qué es y donde está contenido el material genético?, 2) ¿Cómo está empaquetado y cómo se transmite?, 3) ¿Cómo funciona y cómo puede ser manipulado y 5) qué sucede con él entre grupos de organismos conforme pasa el tiempo?

Por las razones mencionadas en esta obra se quiso contribuir al conocimiento básico para comprender las relaciones complejas de la genética en plantas, animales y microorganismos; así como comprender el rol de esta ciencia en la producción agrícola y pecuaria moderna.

No se pretende con esta obra cubrir o suplir la vasta bibliografía existente sobre la ciencia de genética en plantas y animales, sino simplemente servir de texto de consulta para docentes y estudiantes, que tienen pasión por esta ciencia.

Acerca de este libro

Se escribió esta obra teniendo en mente a estudiantes con nivel universitario en Agropecuaria, Agronomía, Biología, Forestal, Ambiental, etc., que se introducen en el complejo mundo del conocimiento de la genética y la mejora de plantas y animales. Al escribirlo se hizo un esfuerzo en proporcionar toda la información teórica y práctica actual, de experiencias y literatura actualizada disponible, para explicar los conceptos y el uso de las herramientas para el mejoramiento genético de plantas y animales.

Organización flexible del material

Este libro de consulta fue dividido en cuatro unidades temáticas. Estas unidades temáticas cubren aspectos sobre los principios básicos de la genética mendeliana y no mendeliana, la genética molecular, las mutaciones, la poliploidía, la genética cuantitativa, la genética de poblaciones y las herramientas biotecnológicas para el mejoramiento genético de plantas; además, se brinda información de los métodos clásicos y modernos más utilizados en la mejora genética de plantas. Considero que, si bien esta obra no cubre todas las temáticas de la vasta ciencia de la genética, es una información básica y valiosa.

Cobertura de los temas

Dada la cantidad de información disponible para un texto puesto al día sobre la genética en plantas y animales, un reto clave fue mantener en un nivel adecuado para que los estudiantes universitarios que inician estudios en los campos del saber sobre la genética y el mejoramiento. Se trató de resolver esta limitación estableciendo cómo meta ineludible el no abrumar a los estudiantes con detalles o material complicado que puede ser objeto de un curso posterior. De este modo, se discuten algunos temas más brevemente que en otros textos, pero en todos los casos se proporciona al menos la noción básica. Agradeceremos cumplidamente todos los comentarios y sugerencias provenientes de los lectores.

Jipijapa, Ecuador, 2025

Autor

Julio Gabriel Ortega

De nacionalidad boliviana, Ing. Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrícolas, Pecuaria, Veterinarias y Forestales de la Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia. Maestro en Ciencias (MSc) en Genética del Colegio de Posgraduados, Montecillo, México. Doctor en Ciencias (PhD) en Producción Agraria y Aplicaciones Biotecnológicas de la Universidad Pública de Navarra, España. Trabajo 30 años y cinco meses en la Fundación PROINPA en Bolivia. Fue consultor para entidades como la FAO, IFAD, NUFFIC, UE, BMZ, Consorcio Andino, CIP, FONTAGRO y otros. Líder de proyectos nacionales e internacionales. Editor Principal de la Revista Latinoamericana de la Papa de la ALAP, editor de sección de la Revista UNESUM Ciencias en Ecuador, parte del consejo editorial de la Revista Agrosilvicultura y Medio Ambiente, Consejo editorial Revista de Investigación Agropecuaria y Forestal Boliviana, editor revista multidisciplinaria Pentaciencias y par evaluador de revistas científicas. Publicó más de 80 publicaciones científicas de artículos indexados y libros. Investigador Principal 1 en la SENESCYT. Fue coordinador de la Maestría en Agropecuaria en la Universidad Estatal del Sur de Manabí. Docente de las asignaturas de Biología, Métodos de Investigación, Biometría, Biestadística, Bioética, Genética y Biología Molecular en el Pregrado de la misma universidad y en la actualidad es docente de las asignaturas de Biología Molecular y Genética en el Pregrado y de Estadística inferencial en la Maestría en Agropecuaria.

Tabla de contenido

Unidad temática I. Bases genéticas de la herencia.....	1
1.1. Consideraciones Generales de la genética.....	2
1.2. Genética mendeliana: Uniformidad, segregación e independencia	36
1.3. Dihíbridos y trihíbridos.....	58
1.4. Interacción génica y letalidad.....	76
1.5. La genética del sexo.....	90
1.6. Ligamiento de genes y mapeo cromosómico	101
Unidad temática II. Bases bioquímicas y moleculares de la herencia.....	111
2.1. Los ácidos nucleicos.....	112
2.1.1. Replicación	126
2.1.2. Transcripción.....	131
2.1.3. Traducción.....	133
Unidad temática III. Mutación, poliploidía, genética cuantitativa y de poblaciones	137
3.1. Mutaciones	138
3.2. Genética de los poliploides	143
3.3. Genética cuantitativa	160
3.4. Genética de poblaciones	173
Unidad temática IV. Herramientas biotecnológicas y sus aplicaciones en mejora genética	188
4.1. Cultivo <i>in vitro</i> de células y tejidos vegetales	189
Unidad temática V. Mejora genética de cultivos	207
5.1. Una mirada personal	208
Glosario de términos	225

Agradecimientos

Escribir un libro académico es una tarea muy complicada, pero si este trabajo se concluye de manera exitosa es en buena medida gracias a las personas que contribuyeron en su realización.

Quiero manifestar mi agradecimiento a quienes, de forma directa o indirecta, contribuyeron al resultado que el lector tiene en sus manos. En primer lugar, a los miembros del comité editorial, con cuyos comentarios y nuestras discusiones sobre los temas y capítulos estuvieron siempre solícitos a enriquecer el contenido con sus puntos de vista, a cualquier hora del día.

Al Dr. Alfredo Jimenez por su excelente contribución en partes de la primera unidad temática del libro y a todos y cada uno de los colaboradores de los capítulos que conforman esta obra, por el tiempo dedicado y el empeño dispuesto para que este libro de texto sea comprensible al estudiante de pregrado, donde comparten sus conocimientos en las diferentes ramas y aplicaciones de la Genética, Biología Celular, Biología Molecular y Microbiología.

Al los MSc. Noel Ortuño Castro y Gino Aguirre de la Universidad Mayor de San Simón en Cochabamba, Bolivia, al MSc. Hector Andrade Bolaños, MSc. de la Universidad Central del Ecuador, Ecuador; a los Doctores (PhD.) Arturo Brenes Angulo de la Universidad de Costa Rica, y Hugo Ramirez Alvarez de la Universidad Autónoma de México (UNAM), D.F., México por la revisión de este libro y sus valiosas sugerencias para mejorar el mismo.

A los estudiantes de los cursos de Genética y Biología Molecular de pregrado, quienes con sus preguntas, dudas y comentarios enriquecieron los temas que abarca este libro.

Mucho de lo que aprendimos respecto de la manera de redactar dichos temas con mayor claridad fue impartiendo estos cursos. Gracias a todos ellos.

A los proyectos ejecutados por la carrera Agropecuaria como: “Producción de hortalizas en campo e invernadero. Fase I”, “Mejoramiento genético del café arábigo (*Coffea arabica* L.), como estrategia para el incremento del café–Fase I”, “Caracterización morfoagronómica de germoplasma mejorado en café arábigo-robusta” y “Fitomejoramiento Participativo en el maíz criollo – Fase I.

A la editorial Grupo Compas, que tuvo gran paciencia con este proyecto y perseveró en su edición, corrección y elaboración. Por su enorme entusiasmo y dedicación, mi más sincero agradecimiento.

El autor

Dedicatoria

Dedico esta obra a mis hijas,

Angy, Keila y Alejandra,

A mi sobrina Ruth a mi sra. madre Elsa

y a la memoria de mi hermano Edwin (+)

a quienes amo con todo mi ser

Unidad temática I

Bases genéticas de la herencia

Resumen

Analiza la historia de la genética, la morfología de las células animales y vegetales, el ciclo celular, la importancia del material hereditario, en su organización, estructura y funciones del ácido desoxiribonucleico (ADN), asociada a los distintos procesos de transmisión de caracteres cualitativos y cuantitativos de generación en generación, con sus implicaciones bioéticas en la sociedad. Analiza la variabilidad del material hereditario y sus consecuencias en el mejoramiento genético y el ambiente y se analiza la importancia de la transmisión del material hereditario, conociendo las leyes mendelianas, y sus excepciones en la mejora de plantas y animales. Se analizan y resuelven problemas reales y aplicados de genética mendeliana y no mendeliana.

Palabras clave: Herencia, genes, alelo, loci, locus.

1.1. Consideraciones generales de la genética

1.1. Historia de la genética

El hombre siempre se intrigó en los fenómenos de la naturaleza, pero no existe documentación científica de los antiguos mejoradores de plantas y animales de trabajos realizados en genética, uno de los más relevantes es el relato de la Biblia cuando Jacob engañó a su tío Labán (Génesis 29: 1 – 30). Jacob trabaja durante siete años para ganar la mano de Raquel y casarse, pero el tío lo engaña y le entrega a la hija mayor Lea, con quien Jacob se casa, pero aún seguía enamorado de Raquel, esto hace que le haga un nuevo trato al tío. Jacob durante los siete años que trabajo criando las ovejas de Labán observó el comportamiento de las ovejas, él se dio cuenta que las ovejas manchadas o moteadas al cruzarse procreaban tres ovejas rayadas o moteadas y una pura (negra o blanca). Claro en la biblia lo relata con cierto misticismo; pero el hecho es que como ahora se conoce, el color de pelaje es hereditario, y se debe a la combinación de genes (o factores hereditarios) dominantes y recesivos. En este caso supongamos que A=Manchado y aa=negro puro; es decir, al cruzar dos manchados heterocigotos (Aa), dará cuatro crías (en cuatro generaciones), de las cuales probablemente tres serán machadas y una pura. El ejercicio es sencillo y está sujeto a las leyes de probabilidades, como se esquematiza a continuación:

Parentales (o padres): ♀ Aa x ♂ Aa

Gametos: A y a A y a (4 gametos)

Primera generación filial o F1: $\frac{1}{4}$ AA; $\frac{2}{4}$ Aa; $\frac{1}{4}$ aa

Entonces Jacob le hace un trato de que no recibiría pago alguno por su trabajo durante los siete años de trabajo, sino pidió a cuenta de pago las ovejas manchadas o moteadas en cada generación y las puras serían para su tío. Así fue, al término de los siete años, Jacob llegó a ser mucho más rico que su tío Labán y además de caso con la mujer que amaba, “Raquel”.

Fue en 1886 que la Asociación para la Historia Natural de Brno, actual República Checa, el Imperio Austrohúngaro entonces, publicó los trabajos del Monge Agustino, Gregor Johann Mendel dando a conocer los resultados de sus investigaciones. Mendel realizó elegantes experimentos y gracias a su perspicacia y observación detallada; para muchos un golpe de suerte, seleccionó dos especies para obtener sus resultados, la arveja (*Pisum sativum* L.) y el frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Ambas especies diploides, con $2n=2x=14$ cromosomas para *P. sativum* y $2n=2x=22$ cromosomas para *P. vulgaris*. Mayores detalles de los experimentos realizados por Mendel hablaremos en la Unidad 2 del presente libro.

Lo cierto es que las leyes de Mendel permanecieron ocultas y Mendel murió sin recibir ningún reconocimiento por sus descubrimientos, luego de 16 años después de su muerte, tres investigadores, de forma independiente, comprobaron en sus trabajos las “leyes de Mendel”, llegando a descubrir las unidades de la herencia biológica: los genes. Estos destacados botánicos de principios del siglo XX fueron: Hugo de Vries (Holanda), Carl Correns (Alemania) y Erich von Tschermak-Seysenegg (Austria).

Mendel quizá nunca pensó en la importancia de sus descubrimientos, ni que fueran universalmente extendidos a todos los organismos con reproducción sexual. Mendel estableció sus principios en la arveja y en el frijol. Tschermak y Correns los confirmaron también en la arveja, y de Vires lo hizo en una docena de plantas, incluido el maíz, también corroborado por Correns. Que los principios mendelianos eran aplicables a animales lo demostraron en 1902, Lucien Cuénot (ratón) y William Bateson (aves). Se hizo evidente la universalidad de estos principios. Así nació la Genética, tal y como lo bautizó Bateson a esta nueva ciencia (del griego *γεννώ*; *nacer*).

Poco avanzó la ciencia de la genética a principios del siglo XX, no fue sino 1953 cuando dos investigadores, James Dewey **Watson** y Francis Harry Compton **Crick**, un biólogo americano y un físico, biólogo molecular y neurocientífico británico respectivamente, propusieron la teoría de la doble hélice del Acido Desoxirribonucleico (ADN) y su importancia para la transferencia de información en la materia viva, que fue publicado el 25 de abril de 1953 en la revista Nature. En 1962 recibieron juntamente con Maurice Wilkins el premio nobel de medicina por sus descubrimientos.

A continuación, se hace una cronología de los avances más reevantes en la ciencia de la genética.

- 1869: F. Miescher** descubre la nucleína (ADN) en el núcleo de células animales.
- 1905: William Bateson** utiliza por primera vez la palabra "**genética**" "para designar "la ciencia dedicada al estudio de los fenómenos de la herencia y de la variación".
- 1909: Wilhelm Johannsen** introduce el término **gen** como expresión para los factores unitarios, que se ha demostrado que están en los gametos.
- 1910: Thomas Hunt Morgan** demuestra que los genes residen en los cromosomas
- 1948: Edwar Lawrie Tatum y George Wells Beadle** muestran que los **genes** codifican las proteínas (enzimas).
- 1948: Edwar Lawrie Tatum y George Wells Beadle** muestran que los **genes** codifican las proteínas (enzimas).
- 1966:** Se descifra el código genético por los equipos de **Marshall W. Nirenberg, Severo Ochoa, Har Gobind Khorana y Sydney Brenner.**
- 1972: Paul Berg** construye en el laboratorio el primer ADN recombinante *in Vitro*. Genes de una especie son introducidos en otras especies y funcionan correctamente
- 1975:** Se celebra la Conferencia de Asilomar (California) que propone pautas para la experimentación con ADN recombinante, y aprueba una moratoria de los experimentos con estas tecnologías.
- 1982:** Se consigue el primer animal (ratón) transgénico (el "superratón"), insertando el gen de la hormona del crecimiento de la rata en óvulos de ratona fecundados.
- 1982:** La empresa **Eli Lilly** produce insulina utilizando técnicas de ADN recombinante
- 1983: Kary Mullis** describe su método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), que permite replicar (copiar) genes específicos con gran rapidez.
- 1984:** Creación de las primeras plantas transgénicas.
- 1984: Alec Jeffrey** desarrolla accidentalmente el "ADN fingerprinting" (la huella genética) , un método que permite la identificación de las personas a partir de su material biológico

1995: se completan las primeras secuencias completas de genomas de organismos: se trata de las bacterias *Haemophilus influenzae* y *Mycoplasma genitalium*

1996: *Ian Wilmut* del Roslin Institute en Escocia produce la primera oveja clonada llamada "Dolly" a partir de una célula adulta.

2001: Se publica el primer borrador del genoma humano. Inicio de la era postgenoma.

2007: *James Thompson y Shinya Yamanaka*. Transformación de células de la piel humana en células madre embrionarias

2010: *Craig Venter* y su equipo anuncian en la revista *Science* la creación de la primera "célula sintética".

2050: Completar el primer **modelo computacional de una célula completa**, o quizá por último de un organismo completo.

1.2. Definiciones

La *genética* es la rama de la biología que se ocupa de la herencia y la variación de las especies. La palabra genética proviene del griego *genos* que significa raza, nacimiento u **origen** y el sufijo *ikos* que expresa "relativo a", en consecuencia, la unión de ambos términos indica el nacimiento o raza de un ser.

El estudio de la genética permite entender lo que sucede en el ciclo celular y cómo entre seres humanos, plantas, animales y microorganismos se traspan características biológicas (**genotipo**), características físicas (**fenotipo**) y hasta la propia **personalidad** en el caso de humanos, por ejemplo, "el gran parecido entre los padres y sus descendientes". En referencia a lo indicado, el **ciclo celular** es el proceso mediante el cual crece la célula y se divide en dos células hijas.

La transferencia de las características de un ser se desarrolla mediante genes, compuestos por **ADN** (Ácido Dextrorribonucleico) que es una molécula que codifica los datos genéticos en las células, guarda y transmite de generación en generación toda la información necesaria para el progreso de todas las funciones biológicas de un organismo.

Asimismo, el ADN tiene la capacidad de replicarse a través de un mecanismo semiconservativo mediante la síntesis de nuevas hebras de ADN usando como molde una cadena ya existente.

Los primeros estudios en genética fueron realizados por el monje agustino católico **Gregor Johann Mendel**, fue quien describió las "leyes de Mendel" mediante un estudio que realizó a través de diferentes tipos de arvejas (*Pisum sativus* L.) obteniendo como resultados caracteres dominantes que se caracterizan por determinar el efecto de un gen y los recesivos no poseen efecto genético sobre un fenotipo heterocigótico.

En la actualidad la ciencia de la genética para su mejor comprensión fue dividida en cinco grandes ciencias a saber:

1.2.1. Genética mendeliana

Estudia los cromosomas y los genes y de cómo se heredan de generación en generación. Las leyes de Mendel son un grupo de reglas sobre la transmisión por herencia de las características de los organismos, está compuesto por tres leyes: 1) Ley de la uniformidad, 2) Ley de la segregación de los caracteres y 3) Ley de la herencia independiente de caracteres.

1.2.2. Genética cuantitativa

Estudia los efectos que causan los genes en un fenotipo, reciben este nombre porque pueden ser medidos en los individuos como: peso, altura, entre otros. Los caracteres cuantitativos reciben el nombre de caracteres poligenéticos.

La variación continua y normal de la genética cuantitativa está determinada por 2 causas: **la segregación simultanea de muchos pares de genes**, cada par génico hace un aporte a la determinación del carácter y, **la acción o efecto del ambiente** modifica el fenotipo, por ejemplo, el peso de un adulto es determinado genéticamente, pero puede ser alterado debido a la alimentación que ingiere en su día a día.

1.2.3. Genética de poblaciones

Estudia la constitución genética de los individuos que componen las poblaciones y la transmisión de los genes de una generación a la siguiente. Una población genética es la suma de las frecuencias alélicas de todos los genes en una población.

Si las frecuencias alélicas continúan constantes de una generación a otra, es lo que se conoce como **la ley de Hardy-Weinberg**. En relación a lo alusivo, para mantener el equilibrio genético se deben de cumplir las siguientes condiciones: la población debe de ser grande y los apareamientos al azar, no debe de existir la selección y el flujo génico, es decir, no debe de existir emigraciones e inmigraciones y, no debe de haber mutaciones.

1.2.4. Genética molecular

Estudia la estructura y función de los genes a nivel molecular, es decir, examina en cómo se compone y se duplica el ADN, a través de los métodos de la genética y biología molecular.

La célula vegetal

1.3. La célula y los cromosomas

Parte de este apartado fue una contribución valiosa del Dr. Alfredo Jiménez, excelente profesor - investigador cubano de la Universidad Estatal del Sur de Manabí en Ecuador.

La célula es una pequeña porción de materia viva, que constituye la unidad básica de estructura y función de los organismos, formada por el material nuclear (constituido por el material genético), el citoplasma y delimitada por la membrana citoplasmática. En la célula se realiza el metabolismo y se encuentra en constante movimiento e interacción con el medio ambiente.

La célula vegetal pertenece al patrón celular eucariota (clasificación a partir de su grado de complejidad) ya que su núcleo se encuentra limitado por la membrana citoplasmática, es decir, posee un núcleo morfológicamente constituido.

La **célula vegetal** se caracteriza por poseer pared celular, plastidios, cloroplastos, grandes vacuolas y membrana citoplasmática.

La célula vegetal, contiene plastidios, estructuras rodeadas por una membrana, que sintetizan y almacenan los alimentos de la célula, es un sistema muy complejo que se encarga de intercambios intenso de energía y que presenta áreas extensas de la interfase. Sus formas y tamaños suelen ser muy variados.

Tienen forma rígida, debido a la pared celular y los cloroplastos son importantes porque a través de ellos, se produce la fotosíntesis, ya que llevan en su interior un pigmento verde llamado clorofila, que capta la energía luminosa y la transforma en energía química, quedando almacenada en el alimento que las plantas forman o fabrican y liberan a la atmósfera en forma de oxígeno.

1.3.1. Forma y tamaño de las células

Tanto las formas como el tamaño de las células vegetales son muy variables porque dependen de múltiples factores, entre ellos: si las células se encuentran aisladas o agrupadas, de las presiones ejercidas por otras células y el estado de turgencia celular. Un aspecto muy importante a considerar es la función que la célula realiza ya que existe una relación estrecha entre la forma y la función.

En general, las células pueden ser **esféricas, poliédricas, rectangulares, cúbicas** u otras formas. La forma poliédrica es muy común en células agrupadas y las células esféricas se presentan frecuentemente en las células aisladas como ocurre en el grano de polen.

Cuando las células tienen iguales dimensiones en los tres sentidos del espacio se dice que son células **isodiamétricas**, por ejemplo las células cúbicas. Por el contrario, si la longitud predomina y las células son alargadas, como las células vasculares o conductoras, se les denominan **anisodiamétricas**.

Las dimensiones de las células oscilan entre 0,2 μm hasta a varios centímetros como sucede con algunas fibras vegetales. Existen casos en que se producen células gigantes cuando las células se dividen y no se forma la pared celular entre las células hijas dando lugar a largos tubos polinucleados.

Las células no solamente son las unidades básicas del organismo, sino también son unidades en cuanto a su origen, ya que todo organismo procede de una célula única.

La célula vegetal está envuelta por una membrana celular, en su interior, el lumen celular ocupado por una masa traslúcida y viscosa denominada protoplasma, estando limitado por membranas los orgánulos celulares y en posición central o lateral el núcleo o lenticela, envuelto por una doble membrana provista de poros (membrana nuclear) en este aparecen además unos o varios cuerpos redondeados, los nucléolos. Contienen además los cloroplastos, numerosos hasta más de 100 portadores de pigmentos y lugar donde se realiza la asimilación del anhídrido carbónico del aire. Gran número de mitocondrias o condriosomas se encuentran en las células vegetales que alcanzan 1 o 2 μm de longitud, envueltas en una doble membrana, su protoplasma recibe el nombre de condrioplasma.

Núcleo, plastidios y mitocondrias presentan capacidad de auto división, es decir se multiplican por partición y contienen sus propios portadores químicos de información hereditaria (ADN) plastidial y mitocondrial, lo cual los distingue de orgánulos de mayor tamaño. En el citoplasma de las células vegetales adultas hay cavidades o vacuolas llenas de jugo celular acuoso, pues el citoplasma no crece en correspondencia con el aumento de la célula por la absorción de agua, estas vacuolas pueden fusionarse entre sí para dar lugar a una vacuola central o cavidad, limitados por una membrana plasmática hialina con aspecto de gel. El estrato que forma el límite de las vacuolas se llama tonoplasto, mientras la membrana plasmática externa, que está en contacto con la membrana celular recibe el nombre de plasmalema. El retículo endoplasmático aparece como un sistema continuo de cavidades o cisternas tubulosas. Los protoplastos de las células vecinas están unidos entre sí por poros que atraviesan las membranas (simplasto).

La célula vegetal posee estructuras comunes al animal: membrana citoplasmática, núcleo, y citoplasma compartimentado por un sistema de membranas y con mitocondrias, ribosomas, retículo endoplasmático y complejo de Golgi, entre otras. Sin embargo, en la célula vegetal se observan otras estructuras como la pared celular, la vacuola central y los plastidios (cloroplastos, leucoplastos y cromoplastos), diferente a las células animales.

1.3.2. Partes fundamentales de la célula eucariota

La célula vista al microscopio óptico revela que está constituida por: la **pared celular** el **citoplasma** y el **núcleo**. Al conjunto del citoplasma y núcleo se le denomina **protoplasma** (Figura 1.1). La **membrana plasmática o plasmalema**, parte fundamental de la célula, no se observa al microscopio óptico. En el citoplasma se localizan diversos orgánulos delimitados por membranas que cumplen funciones específicas. Los **plastidios**, son orgánulos citoplasmáticos típicos de las células vegetales, entre ellos se encuentran los **cloroplastos** que poseen **clorofila** por lo que tienen la capacidad de realizar la **fotosíntesis**, proceso donde la materia inorgánica se transforma en sustancias alimenticias determinando la nutrición autótrofa característica de los vegetales.

La célula vegetal (Figura 1.1) desarrolla un amplio sistema de **vacuolas** que surgen en el citoplasma como cavidades rodeadas por una membrana, el **tonoplasto**, donde se almacenan diversos productos elaborados por la célula. En la medida que la célula envejece las vacuolas tienen tendencia a unirse formando una gran vacuola central, desplazando al citoplasma y al núcleo hacia la periferia celular por lo que el protoplasma de la célula se hace parietal. En términos generales, se considera la célula como una estructura compleja, constituida por diferentes compartimientos con funciones diferentes y separadas entre sí por membranas.

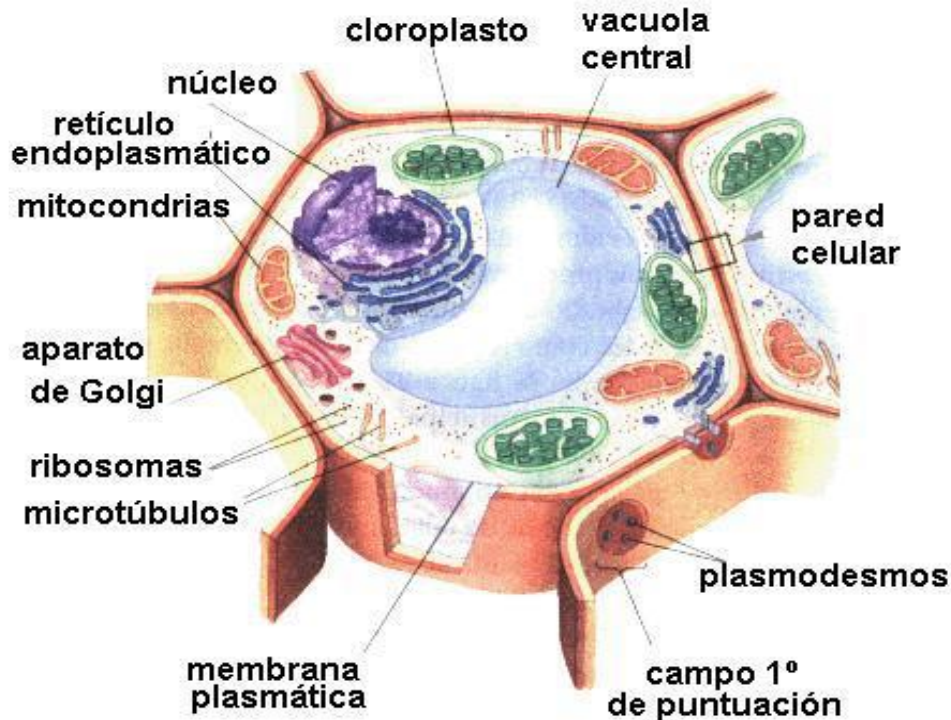


Figura 1.1. Célula vegetal (https://www.biologia.edu.ar/plantas/cell_vegetal.htm.)

1.3.3. Estructuras celulares

Membrana citoplasmática: También llamada membrana plasmática o plasmalema, su principal función es actuar como barrera selectiva y sensible entre el citoplasma de la célula y su exterior, esto determina que el citoplasma se mantenga en condiciones de equilibrio favoreciendo las reacciones del metabolismo celular. De esta forma, se mantienen las concentraciones apropiadas de iones, agua y otras sustancias necesarias, excluyendo las que no son requeridas, además existen biomoléculas que actúan como receptores detectando señales del medio que la rodea, para reconocer hormonas y sustancias ajenas que pueden ser producidas por otros organismos denominados agentes patógenos.

Estas funciones se desarrollan en relación a la composición química y la disposición de estos elementos como componentes de su estructura: lípidos y proteínas que varían en dependencia del origen y función de la membrana, también carbohidratos que en conjunto forman **glicolípidos** y **glicoproteínas**, abundantes en la cara externa de la membrana.

La membrana plasmática es muy fina y delgada; generalmente se encuentra comprimida contra la pared celular por lo que no es visible al microscopio óptico.

Estructura submicroscópica: la membrana plasmática está constituida por una doble capa lipídica formada por grupos polares: los **hidrófobos**, no afines al agua, mirando hacia el interior y los grupos **hidrofilicos**, afines al agua, orientados hacia las partes externas de la bicapa lipídica. Las moléculas de proteínas, flotan en la bicapa lipídica, con sus terminaciones hidrofílicas penetrando en ambas superficies de la membrana. Se sabe que en las membranas existen diferentes tipos de proteínas (Figura 1.2).

- Proteínas integrales atrapadas en la fase lipídica
- Proteínas integrales que forman canales

- Proteínas periféricas ligadas iónicamente a los grupos polares de los lípidos.
- Proteínas ancladas en la membrana a través de ácidos grasos.

Este modelo fluido de lípidos y proteínas se denominada membrana unidad y se considera que es típica de todas las biomembranas que presenta la célula vegetal aunque no todas las membranas celulares presentan un contenido químico exacto de sus componentes lo que influye en la fluidez, simetría y otras características.

Funciones

- La principal función de la membrana citoplasmática radica en su semipermeabilidad actuando como una barrera selectiva de las sustancias que entran y salen de la célula.
- Interviene en el transporte celular.
- Sirve de conexión entre el citoesqueleto y la pared celular.
- Interviene en reacciones bioquímicas específicas.

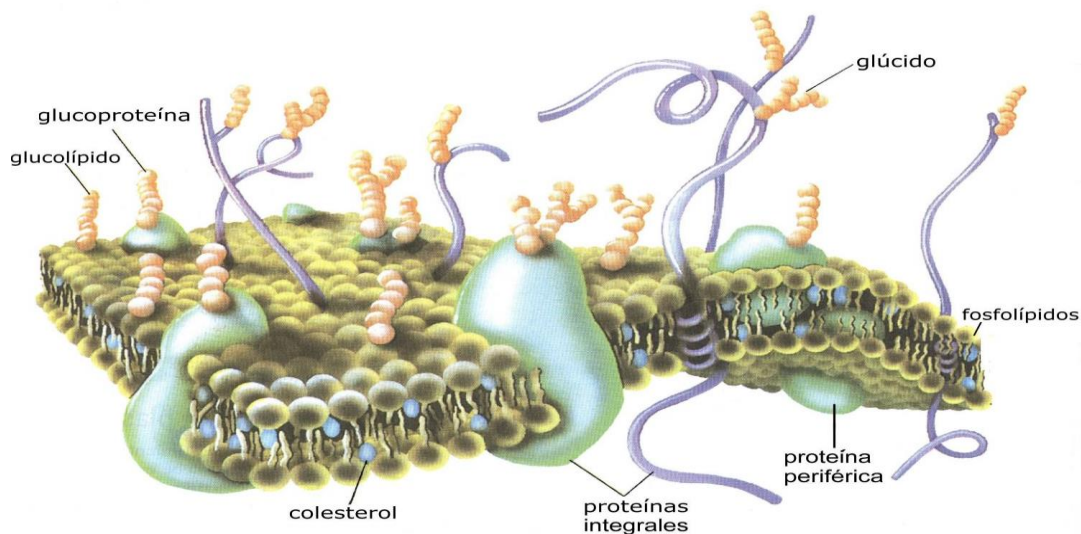


Figura 1.2. Estructura y composición de la membrana citoplasmática (https://es.wikipedia.org/wiki/Membrana_plasm%C3%A1tica)

Esta membrana es muy importante porque constituye una barrera selectiva de las sustancias que entran y salen de la célula, cualidad que depende de su **semipermeabilidad**. La membrana plasmática se deja atravesar por ciertas sustancias, como el agua, sin presentar oposición. Sin embargo, ofrece resistencia al paso de otras sustancias como ocurre con los iones. Este transporte, a través de la membrana plasmática, puede ser por ósmosis, difusión, sin gasto de energía o transporte activo con gasto de energía obtenida por la célula y conservada en moléculas de adenosin-trifosfato (ATP) (Figura 1.4).

TRANSPORTE PASIVO Y ACTIVO DE SUSTANCIAS

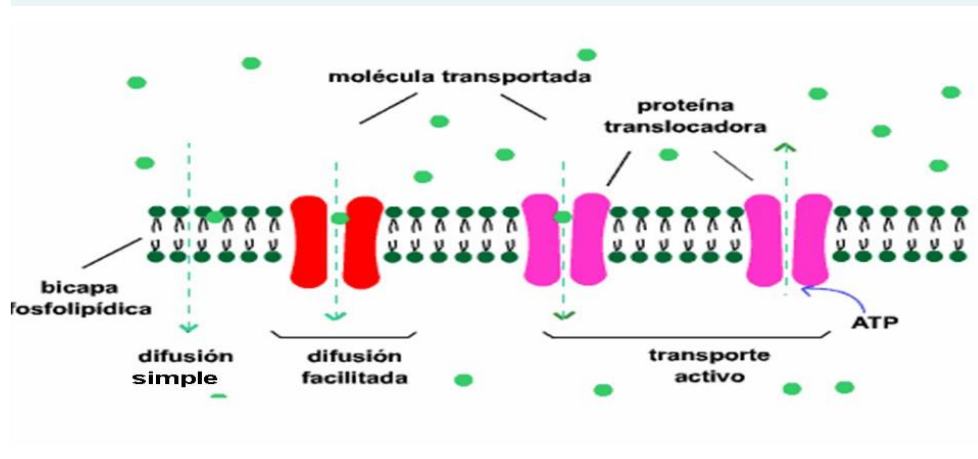


Figura 1.4. Tipos de transporte a través de la membrana citoplasmática (<https://membranascelulares.blogspot.com/2011/04/transporte-activo-primario-y-secundario.html>).

Tipos de transporte a través de la membrana

Los mecanismos de transporte a través de la membrana citoplasmática se clasifican en transporte **pasivo** o transporte **activo** (Figura 1.2).

El transporte pasivo se define como el movimiento libre de moléculas a través de la membrana, a favor del gradiente de concentración. Si las moléculas que se transportan están cargadas eléctricamente, además del gradiente de concentración es necesario tener en cuenta su carga eléctrica y la diferencia de cargas que existe a ambos lados de la membrana, es decir el potencial de membrana. Este transporte se produce por difusión pasiva: por disolución en la bicapa lipídica, en el caso de las sustancias liposolubles, o por los poros polares de la membrana, en el caso de las sustancias hidrosolubles.

La ósmosis es un caso particular de la difusión en que la sustancia que se transporta es el agua.

El transporte facilitado o mediado es aquel que requiere de proteínas transportadoras específicas que se encuentran embebidas en la bicapa lipídica y se produce cuando las moléculas o iones pequeños se mueven a favor del gradiente de concentración, sin gasto de energía metabólica, ejemplo la glucosa y los aminoácidos (en dependencia de las condiciones metabólicas).

El transporte activo también requiere de proteínas transportadoras específicas y a diferencia de transporte facilitado, las sustancias se transportan en contra del gradiente de concentración y electroquímico, por lo que requiere gasto de energía metabólica en forma de ATP (trifosfato de adenosina). Un ejemplo de este tipo de transporte lo constituye la llamada bomba de sodio (Na^+) y potasio (K^+) la cual mantiene las concentraciones adecuadas de estos en la célula. Este mecanismo de transporte es muy importante para el correcto funcionamiento celular, ya que permite regular las concentraciones de iones en la célula, la carga eléctrica y el mantenimiento del potencial de membrana, entre otros aspectos.

Otras formas de transporte provocan modificaciones en la membrana al originar vesículas o vacuolas. Este proceso recibe el nombre de endocitosis, que a su vez se clasifica en fagocitosis y pinocitosis.

La fagocitosis (del griego *phagein*, comer) es el mecanismo de endocitosis que se produce cuando se engloban sustancias de tamaño relativamente grande, como el polvo atmosférico, bacterias, partículas virales y partículas extrañas constituyen un mecanismo de defensa.

La pinocitosis (del griego *pinein*, beber) consiste en la incorporación de sustancias solubles en vesículas con un alto contenido de agua.

1.3.4. Pared Celular

La célula vegetal tiene una pared celular rígida de celulosa que le brinda protección sin impedir la difusión del agua y otras sustancias desde el medio hacia la membrana plasmática que es la verdadera barrera de permeabilidad de la célula. En las células vivas las paredes se relacionan con procesos diversos como la absorción, secreción, reconocimiento, defensa contra organismos patógenos; inclusive en células que ya han muerto, las paredes celulares son funcionales aportando rigidez, soporte y resistencia mecánica a la planta.

La **pared celular** es la estructura más externa de la célula en contacto con el espacio extracelular denominado **apoplasto**, compartimiento más externo de la célula, relacionado con la difusión de sustancias, el crecimiento y la modificación de nutrientes.

Origen de la pared. Se origina por la depositación de capas. Durante la división celular se deposita la primera capa, **la lámina media**, que es la que mantiene la unión entre las células adyacentes.

Composición química. Atendiendo a su composición química la pared celular está formada por 30 % de celulosa, 25 % de hemicelulosa, 35 % de pectina y 10 % de proteína. Esta composición química no es constante variando de acuerdo a las características celulares, función, especialización de la célula y otros factores.

Estructura microscópica de la pared celular. En la estructura microscópica pueden distinguirse tres partes fundamentales: la lámina media, la membrana primaria y la membrana secundaria.

- **Lámina Media:** Es la primera que se forma por lo que se encuentra entre dos células contiguas. Es amorfa, coloidal y ópticamente inactiva. Se caracteriza porque en su composición química predominan las sales de pectato de calcio y magnesio que actúan como cementante por lo que une a las células adyacentes. Cuando la célula envejece puede impregnarse de lignina y otras sustancias.
- **Pared Primaria:** Se forma entre la lámina media y la membrana plasmática por deposiciones de materiales celulares. Está presente en todas las células vegetales, a veces es la única que existe además de la lámina media, es una membrana típica de células vivas que no han terminado de crecer; está constituida por hemicelulosa, sustancias pécticas y celulosa, aunque el contenido de esta última es menor; la membrana primaria es más o menos delgada, 0.1- 1.0 μm y los cambios que en ella ocurren pueden ser reversibles. Esta membrana generalmente está asociada a protoplasmas vivos.

- **Pared secundaria:** En algunos tipos de células especializadas en el soporte, la resistencia o la protección, una vez que deja de crecer se depositan nuevas capas de material en la cara interna de la pared primaria, constituyendo la pared secundaria, más gruesa que la primaria y con mayor contenido de celulosa y lignina (Figura 1.3). Se caracteriza por su compleja estructura y su ausencia de homogeneidad; puede ser delgada o gruesa se encuentra sólo en células cuyas funciones están relacionadas con el sostén y la resistencia mecánica que la planta necesita; su contenido es al principio de celulosa y posteriormente se depositan otras sustancias como la lignina. Experimenta modificaciones estructurales y químicas.

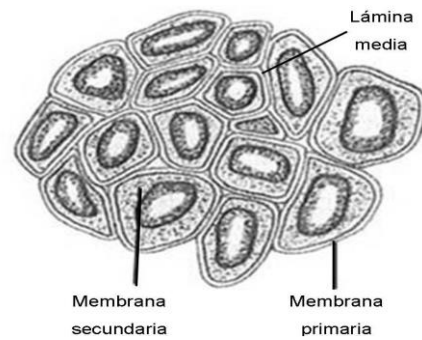


Figura 1.3. Estructuras que forman la pared celular.

Estructura sub-microscópica de la pared celular

Consiste en una red tridimensional de microfibrillas de celulosa embebida en una matriz formada por polisacáridos. No es una estructura estática sino metabólicamente dinámica y de continuidad molecular con la membrana plasmática y el citoesqueleto celular. La base fundamental de esta estructura es la celulosa, polisacárido que se sintetiza en la superficie de la membrana plasmática, formando cadenas lineales de glucosa, una azúcar de 6 carbonos. Estas cadenas se combinan en una disposición ordenada, mediante puentes de hidrógeno que le otorgan propiedades cristalinas, formando **fibrillas** elementales dispuestas de manera paralela, estas se reúnen en **microfibrillas** visibles sólo al microscopio electrónico. Las microfibrillas se mantienen unidas por la acción de sustancias como son la hemicelulosa y la pectina (Figura 1.4).

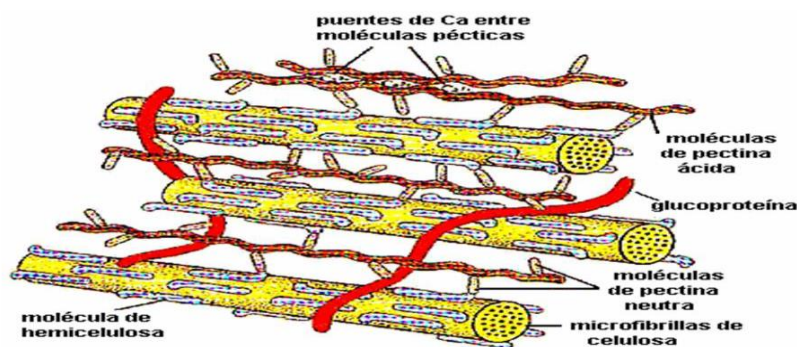


Figura 1.4. Las glucoproteínas actúan como sustancias cementantes de las microfibrillas (<https://www.biologia.edu.ar/botanica/tema7/7-3pared2.htm>).

1.3.6. Citoplasma

Lo constituye todo el espacio comprendido desde la membrana citoplasmática (protoplasto) hasta la membrana nuclear o carioteca, o el nucleoide. Del 70% al 85% de la porción fluida del mismo está constituida por agua. Presenta cerca de 10 000 moléculas de proteínas de diferentes tipos, lípidos, carbohidratos, ARN, nucleótidos, sales minerales, ribosomas y otros productos del metabolismo, este es un proceso relacionado con la vida y el mantenimiento de la célula.

Se distinguen dos partes fundamentales:

- La **matriz citoplasmática o citosol**, que es la sustancia básica del citoplasma. Es una masa coloidal muy compleja que contiene proteínas, lípidos, hidratos de carbono y otras sustancias solubles en el agua que es el componente fundamental, es el medio interno de la célula donde se desarrollan numerosas reacciones de síntesis y degradación. En la matriz se encuentran los orgánulos citoplasmáticos: plastidios, mitocondrias, dictiosomas; las vacuolas, que son depresiones citoplasmáticas limitadas por biomembranas donde se almacenan sustancias. La matriz se encuentra atravesada por túbulos membranosos relacionados con los procesos que tienen lugar en la célula.
- El **Sistema de membranas** formado por vesículas, túbulos y membranas que pueden o no comunicarse entre sí, con aspecto de una malla tridimensional que incluye al retículo endoplasmático, dictiosomas, la membrana plasmática, la membrana nuclear, las membranas vacuolares o tonoplastos.

1.3.7. El núcleo

Robert Brown fue su descubridor porque definió el núcleo como una estructura constante y fundamental en la célula, aunque se desconocían sus funciones. Generalmente es esférico o reticular, con menor frecuencia fusiforme o alargada (Figura 1.4). Es un orgánulo típico de células eucarióticas, tamaño generalmente entre 5 - 25 μm , visible con microscopio óptico. En algunas células alcanza más de 500 μm : 0.6 mm, es decir que resulta visible a simple vista. Este orgánulo ocupa la mayor parte del volumen celular en las células meristemáticas, pero en las células más diferenciadas comprende una parte menor del volumen total, y puede llegar a encontrarse desplazado entre la vacuola y la pared en posición llamada parietal.

La mayoría de las células de plantas superiores son uninucleadas, aunque ciertas células especializadas pueden ser multinucleadas, por lo que su número varía. Es el portador de información la genética (la más importante de la célula). Se originan por división de otros iguales a ellos mismos.

Las células vivas normalmente todas tienen núcleo, aunque hay excepciones. Los tubos cribosos del floema carecen de núcleo en la madurez, aunque las funciones del núcleo las realizan células anexas a los tubos.

Funciones

El núcleo almacena la **información genética** que transmite a las células hijas durante la división celular, proceso que determina la herencia y la variación genética. Otra función del núcleo es la **replicación y transcripción** de los ácidos nucleicos. El núcleo controla toda la actividad de la célula porque determina qué proteínas enzimáticas deben ser producidas por la célula y en qué momento.

Estructura microscópica del núcleo en interfase. La interfase es un estado aparente de reposo, que es la etapa de mayor actividad metabólica. Cuando se observa el núcleo

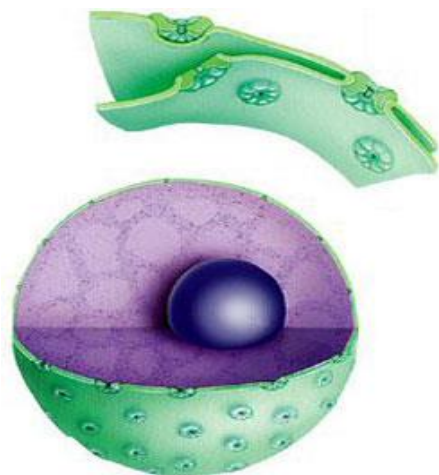


Figura 1.4. Núcleo y membrana nuclear (<https://es.pinterest.com/pin/371687775504261888/>).

utilizando microscopio óptico, aparece como un corpúsculo más refringente que el citoplasma y se encuentra constituido por las partes siguientes:

- **Nucleoplasma:** jugo nuclear o carioplasma con un contenido heterogéneo y granular. Esta matriz nuclear es el sitio de muchas reacciones complejas necesarias para elaborar proteínas, y para producir los materiales precursores que se van a formar los ácidos nucleicos. También en el nucleoplasma se encuentran muchas enzimas relacionadas con la captura de energía.
- **Nucléolos:** Uno o varios corpúsculos más refringentes que el nucleoplasma que se encuentran suspendidos en él. Al microscopio óptico aparecen constituidos por una sustancia homogénea y amorfa y que normalmente están presentes solo en interfase ya que cuando el núcleo entra en división ellos desaparecen.
- **Falsos nucléolos:** grumos densos de cromatina.
- **Cromatina:** Conjunto de filamentos muy finos, a veces granulados que se disponen en forma de aparente retículo y que muestran gran afinidad por los colorantes básicos. A partir de la cromatina cuando el núcleo se divide se forman los cromosomas por lo que se dice que la cromatina es la expresión interfásica de los cromosomas. Está constituida por cantidades masivas de ADN. Este ADN no es puro, sino que está combinado con proteína y algo de ARN.

Antes que el núcleo se divida la combinación ADN-proteína se duplica y dispone en unidades compactas (cromosomas) para su distribución a las células hijas. La membrana nuclear no se observa al microscopio óptico pero sí se evidencia por experiencia de microdissección.

Estructura submicroscópica del núcleo. Se observa la membrana nuclear que es doble y porosa existiendo entre las dos partes de la doble membrana un espacio llamado perinuclear (Figura 1.5). Esta membrana nuclear, a intervalos frecuentes, está interrumpida por subestructuras complejas llamadas “poros”. La cantidad de poros es mayor en los núcleos fisiológicamente más activos: a través de ellos pasan moléculas de ARN, proteínas y enzimas, es decir que los poros son translocadores de moléculas. Se ha demostrado la conexión que existe entre el retículo endoplasmático y la membrana nuclear considerándose esta como un componente del sistema de biomembranas celular formada por lípidos y proteínas, conexión entre la envoltura nuclear y el retículo endoplasmático riboso.

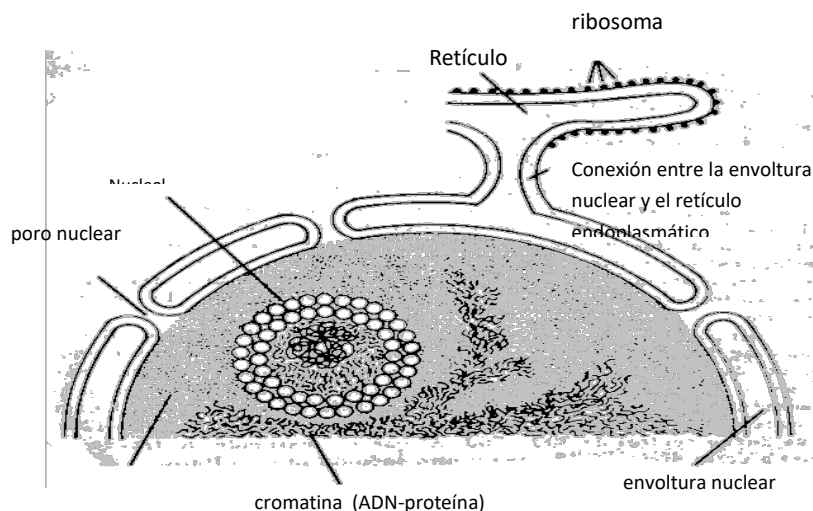


Figura 1.5. Diagrama del núcleo interfásico, mostrado sus diversos componentes y la naturaleza de la conexión núcleo-citoplasma (https://biologia-geologia.com/biologia2/6112-el-nucleo-interfasico.html#google_vignette).

1.3.8. Orgánulos funcionales

Los orgánulos funcionales son estructuras que se localizan en el citoplasma y realizan una función determinada. Son muy importantes porque son los responsables, a nivel celular, de la nutrición respiración, síntesis de sustancias y otras funciones que determina que la célula sea la unidad fisiológica de los seres vivos.

Plastidios

Son orgánulos citoplasmáticos típicos de las células vegetales eucariotas y su presencia en las células vegetales está relacionada con la realización de la fotosíntesis y el almacenamiento de sustancias que determinan las características del metabolismo vegetal. Los plastidios varían en tamaño, número, forma y constitución química, dependiendo del tejido y del organismo de referencia.

Origen: Se plantean varias teorías en cuanto al origen de los plastidios:

- A partir de proplastidios presentes en células meristemáticas.
- Por autoduplicación por la presencia de ADN.
- Invaginaciones de la membrana nuclear de donde se desprenden constituyendo los llamados iniciadores los cuales pueden originar proplastidios o pro mitocondrias.

Clasificación. Los plastidios se clasifican de acuerdo a las funciones que realizan en activos e inactivos. Los activos son los que presentan clorofila por lo que su función es realizar la fotosíntesis. Este tipo de nutrición es característica de los vegetales que son capaces de sintetizar sus alimentos por lo que se denominan autótrofos. Los inactivos no realizan la fotosíntesis por carecer de clorofila, aunque pueden presentar otros pigmentos.

Los cloroplastos se encuentran presentes en las plantas, de 4 a 8 μm de diámetro. Los Cromatóforos sintéticamente activos (feoplastos y rodoplastos rojos, cloroplastos verdes) son característicos de las algas pardas y rojas y no serán objeto de estudio en nuestro curso solamente deben conocer que en el caso de los **rodoplastos** este presenta una coloración roja debido a la presencia de **fitoeritrina**, pigmento que enmascara la clorofila. Los **feoplastos** presentan coloración parda por el pigmento denominado **fucoxantina**.

Cromoplastos. Aparecen por evolución en las plantas con flores y presentan la propiedad de almacenar grandes cantidades de pigmentos carotenoides (amarillo o anaranjado), **licopeno** (rojo), **xantofila** (amarillento) por lo que se relacionan con la diversidad de colores característicos de las flores, frutos, hojas.

Leucoplastos: Abarcan una serie de plastidios incoloros que almacenan sustancias de reserva.

- **amiloplastos.** almacenan **almidón**
- **proteínoplastos:** almacenan proteínas
- **lipidoplastos:** almacenan grasas

Los plastidios pueden transformarse unos en otros, así tenemos como los leucoplastos de la papa se transforman en cloroplastos, cuando el tubérculo sembrado en un campo queda expuesto a los rayos solares. Los cloroplastos de los frutos verdes se transforman en cromoplastos al madurar.

Estructura sub-microscópica de los cloroplastos

Los cloroplastos observados al microscopio electrónico (Figura 1.6), se presentan como una estructura con una **doble membrana** externa que lo limita, la armazón interna

del cloroplasto denominada **estroma granular** que contiene un **sistema lamelar** compuesto de granas y de regiones intergranas.

La **doble membrana** es lipoproteica continua, donde todo el sistema lamelar interno se forma por invaginación de la membrana interna. El **estroma o matriz granular** constituye un complejo proteináceo de carácter hidrofílico, está rodeado por la doble membrana externa y contiene el **sistema lamelar**. El estroma contiene gránulos de almidón, gran variedad de lípidos, ADN, ARN, ribosomas y gránulos **de naturaleza osmiófila**, compuesto por lípidos por lo que algunos investigadores consideran que pueden ser material de reserva. En el estroma no existen pigmentos. **El sistema lamelar** es una de las zonas más importantes del cloroplasto ya que es el lugar donde se localizan los pigmentos, clorofilas y carotenos, que participan en la fotosíntesis. En este sistema lamelar es donde tiene lugar las reacciones asociadas a la luz y el transporte de electrones de la fotosíntesis. El sistema lamelar lo forman los tilacoides de la grana (conjunto de discos como pilas de monedas) y los tilacoides del estroma.

En la imagen se observa un plastidio activo, el cloroplasto, estudiado con el microscopio electrónico. Se puede apreciar que está limitado exteriormente por una doble membrana e internamente diferenciado en dos componentes principales: un sistema de membranas y la matriz o estroma.

El estroma está compuesto por proteínas y contiene ARN y ADN; En el estroma se produce la elaboración de hidratos de carbono, así como la síntesis de algunos ácidos grasos y proteínas. El sistema de membranas consiste en bolsas aplanadas llamadas tilacoides, que se originan por invaginaciones de la membrana interna del cloroplasto y se disponen a manera de columnas para originar las granas; hay sacos aplanados denominados tilacoides del estroma, que no forman granas, sino que las comunican entre sí, interconectándolas. El sistema de membranas es la parte más importante del cloroplasto, contiene además de la clorofila y los carotenos, es precisamente sobre la superficie de los tilacoides donde se capta la energía solar necesaria para realizar la fotosíntesis.

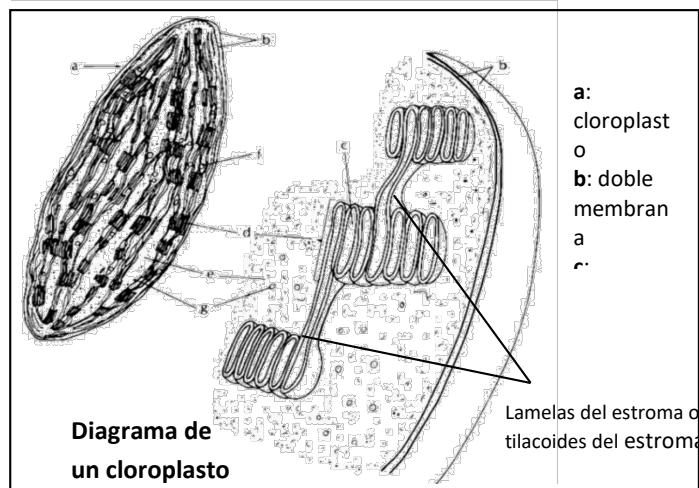


Figura 1.6. Estructura submicroscópica de los cloroplastos (<http://cienciasvirtual.com/apunteseso/biogeno4eso/celula/anexo/cloroplasto.htm>).

Todos los cloroplastos son capaces de variar su volumen y su forma en relación con las condiciones de luz (contracción en la oscuridad).

Inclusiones de los plastidios

El **almidón** es la más frecuente, es un **hidrato de carbono** que se origina en los cloroplastos a partir de la fotosíntesis en forma de pequeños granos, éste constituye el **almidón de asimilación** o **almidón primario**. Poco después de formado es desdoblado por acción enzimática en hidratos de carbono solubles en agua (**azúcares**) que cuando no son utilizados inmediatamente en la construcción de nuevas sustancias vegetales, son

transportados a los órganos de reserva, donde por la actividad de las enzimas de los leucoplastos, son condensados de nuevo formando almidón, éste es el llamado **fécula**, almidón secundario o de comercio.

Mitocondria

Se descubrieron primeramente en la célula animal (1882) y posteriormente en la vegetal (1904). Miden 0.5 - 4 μm , están presentes en todas las células vegetales. Con los mayores aumentos del microscopio óptico se ven apenas como esferitas o bastoncitos porque se encuentran en el límite de resolución del m/o. Con el microscopio electrónico se ven como cuerpos esféricos, alargados, a veces lobulados, la forma depende de la edad y el estado metabólico de la célula, así como su número, por ejemplo, las células de la caliptra de maíz poseen de 100 – 3 000 mitocondrias.

Origen. La opinión está muy dividida, muchos coinciden que es a partir de pequeños corpúsculos denominados iniciadores, rodeados por una membrana lipoproteica.

Función: Su función es descomponer compuestos orgánicos fijando una parte esencial de la energía liberada en forma de ATP, con enlaces químicos rico-energéticos. Este proceso ocurre sobre las crestas, en los llamados oxisomas. Esta energía se consume en las reacciones celulares: síntesis, transporte activo de membrana, desplazamiento.

Estructura sub-microscópica

En el diagrama de la estructura submicroscópica de la Mitocondria se observa la doble membrana que la rodea (Figura 1.15); la externa es lisa y la interna presenta estructuras membranosas llamadas crestas mitocondriales que son repliegues en forma de dobleces.

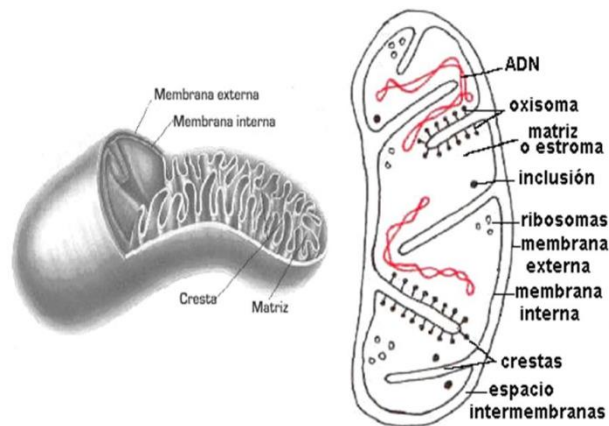


Figura 1.5. Estructura de la mitocondria (<https://www.blogdebiologia.com/mitocondria-central-abastecedora-de-energia.html>).

La membrana interna divide a la mitocondria en dos cámaras o espacios:

- La cámara externa contenida entre las dos membranas y el centro de las crestas.
- la cámara interna que se denomina matriz o estroma mitocondrial; allí se encuentran dos o más moléculas circulares de ADN y ribosomas.

Las mitocondrias son orgánulos cuya función es descomponer compuestos orgánicos fijando una parte esencial de la energía liberada en forma de ATP (adenosíntrifosfato), con enlaces químicos rico-energéticos. Las moléculas de ATP se

localizan en oxisomas sobre las crestas mitocondriales. Esta energía se consume en las reacciones celulares: síntesis, transporte activo a través de las membranas, desplazamiento, y otras actividades.

Aparato de Golgi (dictiosomas)

Fue descubierto por Golgi en 1898 en células animales y en vegetales en 1957 por diferentes investigadores. Es difícil de observar en células vivas porque su índice de refracción es similar a la matriz citoplasmática (Figura 1.6).

Existen teorías sobre su origen a partir del retículo endoplasmático y de precursores existentes en el citoplasma. Su función se relaciona con la síntesis y transporte de polisacáridos, de ahí que se señala como participante activo en la formación de la pared celular. Sólo se observan con el microscopio electrónico.

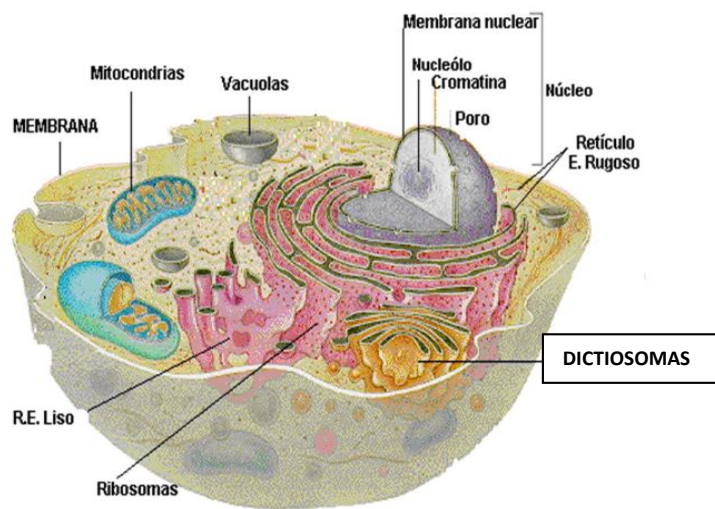


Figura 1.6. Ubicación de los dictiosomas (<https://www.pinterest.com/pin/730357264559536087/>).

Estructura sub-microscópica. Se localizan dispersos en el citoplasma en forma de cisternas circulares aplanadas cada una de ellas limitada por una membrana. No hay continuidad entre ellas, sin embargo, conservan una distancia mínima entre sí. Los **dictiosomas** tienen una cara secretora donde constantemente se producen vesículas y otra cara formativa en la que se adicionan nuevas cisternas a partir del **retículo endoplasmático** por lo que existe una continuidad entre ambas estructuras (Figura 1.7).

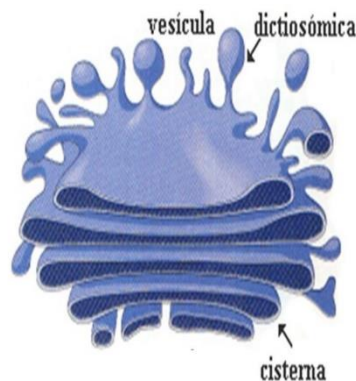


Figura 1.7. Dictiosoma (https://www.biologia.edu.ar/botanica/tema8/8-2sist_mem.htm).

Las vesículas sintetizan en parte productos del metabolismo y los transportan a los lugares de excreción o acumulación, como, por ejemplo: en los dictiosomas se ligan las proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso (RER) con azúcares, transformándose en glucoproteínas que se excretan e incorporan a la fase amorfa de la pared celular entre ellos los compuestos pécticos, polisacáridos no celulósicos y lignina.

Retículo endoplasmático. Formado a partir del sistema de membranas embebidas en el citoplasma, relacionado estructural y funcionalmente con el Complejo de Golgi y la envoltura nuclear. Compuesto por túbulos y sacos aplanados que contribuyen al transporte intracelular de sustancias, puede ser liso o rugoso, este último está asociado a ribosomas y participa de forma directa a la síntesis y transporte de proteínas

Los productos se acumulan en las vesículas de los dictiosomas que unen sus membranas con la membrana plasmática liberando los productos hacia el exterior de la célula. El conjunto de dictiosomas de una célula es llamado aparato de Golgi, y los dictiosomas suelen denominarse como cuerpos de Golgi.

Interviene en los procesos de síntesis, almacenamiento y condensación de diferentes sustancias, además en la formación de lisosomas, peroxisomas y glioxisomas.

Lisosomas: Son orgánulos relacionados con la digestión intracelular por lo que contienen enzimas para realizar estas funciones.

Peroxisomas: presentan enzimas que determinan el desdoblamiento del peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno eliminando este oxidante tóxico.

Glioxisomas: localizados en la semilla de oleaginosas en germinación, contienen enzimas cuya acción convierte las grasas y aceites en carbohidrato.

Ribosomas

Se encuentran en suspensión en la matriz celular, son abundantes en células meristemáticas que proliferan activamente o asociados al retículo endoplasmático dándole una apariencia rugosa (Figura 1.8).

Estas estructuras son muy pequeñas más o menos esféricas, las que sólo pueden observarse al microscopio electrónico. Los ribosomas son partículas osmiofílicas de 150 – 250 Å de diámetro. Están compuestos por ácido ribonucleico (ARN) y proteínas. El ARN constituye aproximadamente el 85% de la cantidad total del ARN citoplasmático.

Los ribosomas, o al menos sus precursores, se forman en el núcleo y se almacenan en el nucléolo hasta que presumiblemente pasan hacia el citoplasma.

Función. Está relacionada con la síntesis de proteína. Los ribosomas son la fábrica donde se realiza la síntesis de proteína a nivel celular.

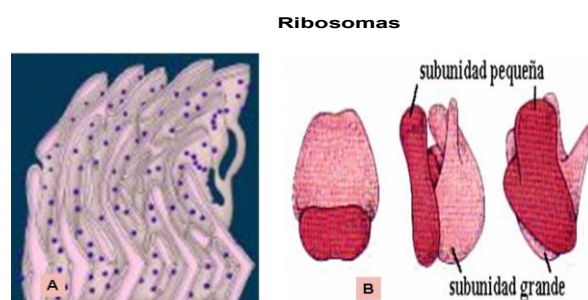


Figura 1.8. Retículo endoplasmático rugoso y ribosomas (<https://www.bioenciclopedia.com/reticulo-endoplasmatico-rugoso-que-es-funcion-estructura-y-diferencia-con-el-liso-1001.html>).

Vacuola

El aparato vacuolar es, esencialmente, la zona de acumulación de los productos metabólicos absorbidos o elaborados por las células vegetales (Figura 1.9). Estos productos metabólicos son sustancias no vivas denominadas **ergástricas** que se incluyen en las vacuolas. En las células diferenciadas, la vacuola llega a ocupar hasta un 90% del volumen celular, quedando el citoplasma y el núcleo confinados a una delgada capa periférica aprisionada contra la membrana citoplasmática y la pared celular. La vacuola, en su primera fase de desarrollo, contiene una solución coloidal muy concentrada, parece originarse por la diferenciación de parte del retículo endoplasmático, que se vuelve más y más diluida a medida que la vacuola aumenta de tamaño debido parcialmente, a la absorción de agua estimulada por dicho coloide concentrado. A pesar de este contenido, las vacuolas son constituyentes citoplasmáticos íntimamente unidos al estado vivo a causa de la delgada membrana, tonoplasto, que los separa del citoplasma.

Al microscopio electrónico la vacuola consta de dos partes: la **membrana limitante** (tonoplasto) y la **fase líquida** en su interior (jugo vacuolar). El desarrollo y la importancia del aparato vacuolar es una característica especial de las células vegetales, al igual que la pared celular y los plastidios

Origen: Por división de vacuolas preexistentes

El contenido vacuolar. En las células meristemáticas el contenido vacuolar es más concentrado y menos fluido, de lo que resulta que la refringencia de las vacuolas llega a ser próxima a la del citoplasma, lo que las hace muy poco visibles.

En las células diferenciadas en estado vivo el contenido vacuolar es normalmente óptimamente vacío, más fluido y menos refringente que el citoplasma. No obstante, ocurre que estas vacuolas contienen inclusiones, especialmente cristales (oxalato de calcio) o gránulos, que en casos muy raros contienen lípidos. Los colores azul y rojo, los pétalos de las flores y el color rojizo de muchas hojas jóvenes y de otras partes de la planta, se deben a la acumulación de pigmentos específicos (antocianinas y otras mezclas). Dichas mezclas de pigmentos parecen estar determinadas genéticamente.

Principales inclusiones vacuolares

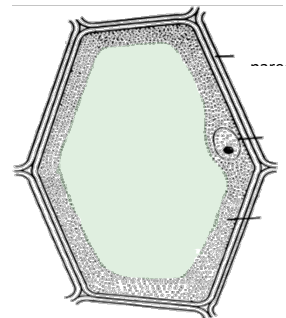
Pigmentos antociánicos, almidón, cristales de oxalato de calcio, granos de aleurona, grasas, taninos, látex, pigmentos.

Cromosomas

Son los componentes más estudiados del núcleo desde que Valdeyen en 1888 les dió ese nombre. Se pueden considerar los cromosomas como componentes nucleares dotados de una organización compleja capaces de autoduplicarse y de mantener sus características morfológicas y fisiológicas de generación en generación.

El número de cromosomas es fijo para cada especie. Se hacen visibles cuando el núcleo entra en fase de división celular donde comienza la evolución de la cromatina que se despiraliza individualmente en filamentos que se condensan y se pliegan sobre si, alrededor de un eje proteico, perdiendo la apariencia reticular.

Figura 1.9. Estructura de la vacuola
(<https://es.slideshare.net/anielkavargasperez/vacuola-26443929>).



Aunque en general cualquier par de cromosomas homólogos mantienen constantes su forma y su tamaño en un estadio dado del ciclo celular, puede haber considerables diferencias entre pares no homólogos y entre cromosomas de diferentes especies.

Están constituidos por dos brazos o ramas (que representan la doble espiral); una constricción primaria que separa los brazos y el centrómero, que es una esférula que se localiza en esta constricción primaria. En algunos cromosomas aparece una constricción secundaria; telómeros que son los extremos de las ramas y los satélites que son gránulos terminales que están presentes en aquellos cromosomas que se relacionan con la organización de los nucléolos.

Con el microscopio electrónico puede hacerse visibles la estructura cromosómica de los eucariotas a varios niveles de organización. A nivel de material genético mismo puede verse filamentos arrollados de ácido nucleico de unos 20 a 30 angstroms de grueso. Estos filamentos de material genético están de ordinario compactados en fibras de 100 angstroms de grosor por medio del nucleosoma, estructura compuesta por proteínas histonas especiales. Las fibras de 100 angstroms se plegan en fibras de 200 a 300 angstroms de grosor que sufren un enrollamiento a alto nivel en las estructuras cromosómicas más visibles al microscopio. En la Figura 1.10, podemos observar las partes de un cromosoma. La duplicación de la fibra

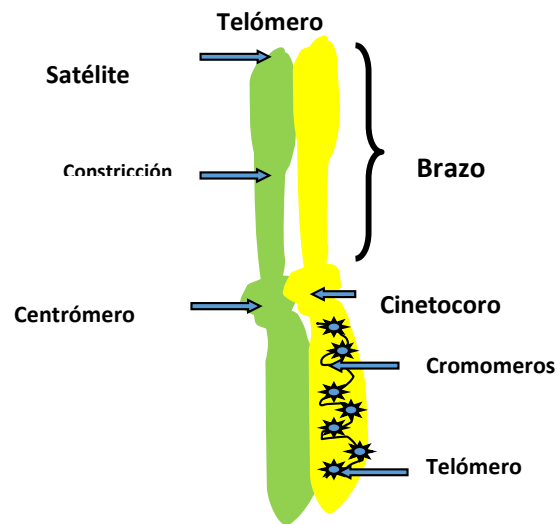


Figura 1.10. Partes del cromosoma
<https://es.khanacademy.org/science/ap-biology/heredity/meiosis-and-genetic->

organización de la doble espiral que se observa en las cromátidas fibrosas constituidas por ADN- proteína están químicamente formadas por nucleótidos (base nitrogenada: **timina, adenina, guanina y citosina + azúcar pentosa + ácido fosfórico**). En esta doble espiral se localizan los genes los que portan en forma de código la información genética (Figura 1.10). Al microscopio electrónico se observó que los componentes fundamentales de los cromosomas (ADN-proteínas) constituyen fibras - cromátidas de contornos no bien definidos que varían entre 100 – 500 Å de diámetro. Estas fibras que representan el complejo ADN-proteínas, se extienden de brazo a brazo, se pliega sobre sí misma en los telómeros e interconectan las cromátidas hermanas en el centrómero.

Como menciona Stansfield en los organismos superiores, toda célula *somática* (cualquier célula del organismo que no sea la célula sexual) posee un juego de cromosomas heredados del precursor *materno* (femenino) y un juego comparable de cromosomas (cromosomas *homólogos*) del precursor *paterno* (masculino). El número de cromosomas de este doble juego se denomina número *diploide* ($2n$). El sufijo "-ploide" se refiere al número de "juegos" de cromosomas. El prefijo indica la cantidad de dichos juegos. A las células sexuales, o *gametos*, que contienen la mitad del número de cromosomas que se encuentran en las células somáticas, se les llama células *haploides* (n). Un *genoma* es un conjunto de cromosomas que corresponden al conjunto haploide de

una especie. El número diploide de cromosomas de cada célula somática es el mismo en todos los miembros de una especie en particular. Por ejemplo, las células somáticas de los seres humanos contienen 46 cromosomas, las de la planta del tabaco tienen 48, las vacas 60, los guisantes de jardín 14, la mosca del Mediterráneo 8, etc. El número diploide de una especie no tiene una relación directa con su posición en la escala de clasificación filogenética.

Morfología cromosómica. La estructura de los cromosomas se observa durante algunas fases de la división nuclear, cuando cada uno de ellos está enrollado. Por lo general, cada cromosoma en el genoma puede diferenciarse de los demás considerando la longitud relativa de los cromosomas, la posición de una estructura, denominada centrómera, la cual divide al cromosoma en dos brazos de longitud variable, la presencia y posición de tramos alargados conocidos como cromómeras, la presencia de extensiones terminales muy pequeñas de material cromatínico denominadas satélites, etc.

Un cromosoma con una centrómera en la mitad (*metacéntrico*) tendrá brazos aproximadamente de igual tamaño. Un cromosoma *submetacéntrico* y uno *acrocéntrico* tendrán brazos desiguales en longitud. Si un cromosoma tiene su centrómera muy cerca de cualquiera de los extremos, o en la punta de éstos, se le conoce como *telocéntrico* (Figura 1.11). Cada cromosoma del genoma (con excepción de los cromosomas sexuales) se numera progresivamente de acuerdo con su longitud, comenzando con el cromosoma más largo.

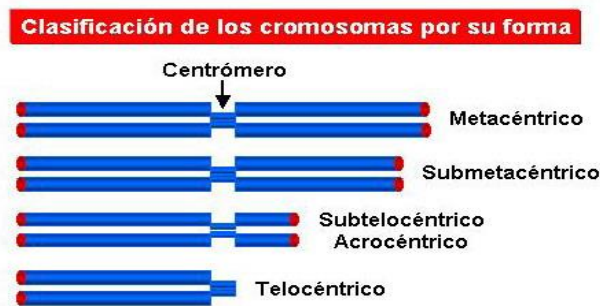


Figura 1.11. Clasificación de los cromosomas por su forma (<https://www.ucm.es/data/cont/media/www/pag-56185/04-El%20cromosoma%20eucari%C3%B3tico.pdf>).

Cromosomas autosómicos y cromosomas sexuales. En los machos de algunas especies, incluyendo a los seres humanos, el sexo se asocia con un par de cromosomas morfológicamente diferentes (*heteromórficos*) llamados *cromosomas sexuales*. Por lo general, a estos pares de cromosomas se les designa como X y Y (Figura 1.12). Los factores genéticos del cromosoma Y determinan la masculinidad. Las hembras poseen dos cromosomas X morfológicamente idénticos. Los miembros de cualquier otro par de cromosomas iguales (homólogos) son morfológicamente indiferenciables, pero suelen ser visiblemente diferentes de los otros pares (cromosomas no homólogos). A todos los cromosomas que no sean **sexuales** se les denomina **autosomas**. La figura 1.12 muestra el complemento cromosómico de la mosca del Mediterráneo, *Drosophila melanogaster* ($2n=8$) con tres pares de autosomas (2, 3, 4) y un par de cromosomas sexuales).

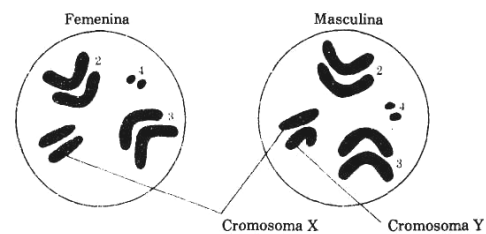


Figura 1.10. Figura 1.12. Esquema de células diploides de la *D. melanogaster* (Stansfield, 1984).

Ciclo celular

Introducción

En 1858 Virchow postuló que toda célula proviene de otra, enriqueciendo la Teoría Celular y provocando gran interés entre los investigadores sobre el mismo. Las células se dividen para formar nuevas células y esto puede ocurrir de dos formas diferentes: mediante el proceso de mitosis y/o el de meiosis.

El ciclo celular presenta dos períodos o momentos.

Interfase: Estado de reposo entre una división y la otra, considerada etapa previa a la división celular. Fase de gran actividad metabólica, en la que ocurren importantes procesos (Figura 1.13):

G₁: Restablecimiento de la relación núcleo-citoplasma alterada después de una división.

S: Ocurre la replicación del ADN que se divide en dos cromátidas.

G₂: Preparación para la mitosis, en este período se sintetiza ARN y proteínas necesarios para la división.

División celular

Mitosis. Ocurre en células del cuerpo de la planta denominadas células somáticas garantizando la división equitativa del material nuclear. Es decir, a partir de una célula diploide (2n) con el número completo de cromosomas de la especie, se obtienen dos células hijas también diploides (2n). Esto es posible porque los cromosomas tienen la capacidad de duplicarse y **posteriormente dividirse** entre las dos células hijas, finalmente se divide el citoplasma de manera equitativa entre las dos células resultantes. Para su estudio la mitosis se ha dividido en las fases siguientes: Profase, Metafase, Anafase, Telofase (Figura 1.14).

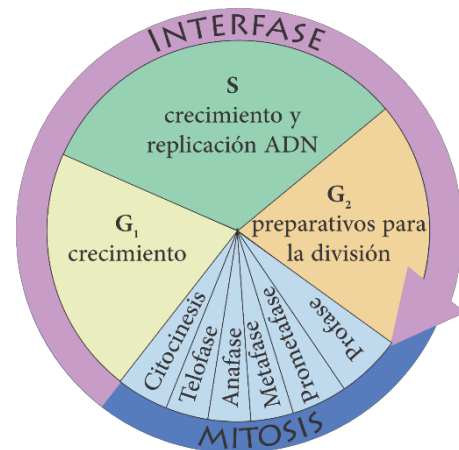


Figura 1.13. Esquema de un típico ciclo celular reproductivo (https://belver.clavijero.edu.mx/cursos/nme/semestre3/biologia_1/s4/contenidos/reproduccion_celular.html).

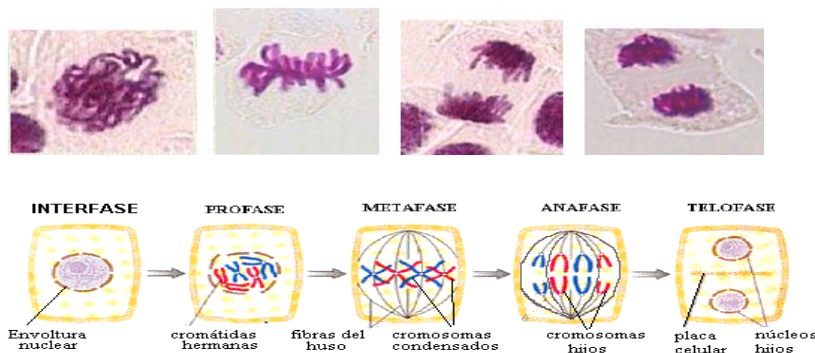


Figura 1.14. Representación de la división celular. Mitosis (<https://www.udocz.com/apuntes/717421/0-mitosis-2>).

Profase. Los **cromosomas se visualizan** como largos filamentos dobles, que se van acortando y engrosando. Cada uno está formado por un par de cromátidas que permanecen unidas sólo a nivel del centrómero. En esta etapa los cromosomas pasan de la forma laxa de trabajo a la forma compacta de transporte. La envoltura nuclear se fracciona en una serie de cisternas que ya no se distinguen del retículo endoplasmático. También los nucléolos desaparecen, se dispersan en el citoplasma en forma de ribosomas. **La membrana nuclear se desintegra.**

Metafase (*meta*: después, entre). Aparece el **huso mitótico o acromático**, formado por haces de microtúbulos; los cromosomas se unen a algunos microtúbulos a través de una estructura proteica laminar situada a cada lado del centrómero, denominada cinetocoro. También hay microtúbulos polares, más largos, que se solapan en la región ecuatorial de la célula. Los cromosomas muestran el máximo acortamiento y condensación, y son desplazados por los microtúbulos hasta que todos los centrómeros quedan en el plano ecuatorial. **Al final de la metafase se produce la división del centrómero.**

Anafase (*ana*: arriba, ascendente). Se separan los centrómeros, se independizan las cromátidas que pasan a ser **cromosomas hijos**. Cada juego de cromosomas hijos migra hacia un polo de la célula. El **huso mitótico** es la estructura que lleva a cabo la distribución de los cromosomas hijos en los dos núcleos hijos. El movimiento se realiza gracias a la actividad de los microtúbulos cromosómicos, que se van acortando en el extremo unido al cinetocoro. **Los microtúbulos polares se deslizan en sentido contrario, distanciando los dos grupos de cromosomas hijos.**

Telofase (*telos*: fin). Comienza cuando los cromosomas hijos llegan a los polos de la célula. Los cromosomas hijos se alargan, pierden condensación, la envoltura nuclear se forma nuevamente a partir del retículo endoplasmático rugoso y se forma el nucléolo a partir de la región organizadora del nucléolo. **En la telofase suceden eventos inversos a la profase.**

Citocinesis. Es la división del citoplasma, ocurre luego que se ha dividido el núcleo en dos núcleos hijos durante la mitosis, por lo que existe una estrecha coordinación entre ambas divisiones. En casi todas las células vegetales, la citocinesis tiene lugar por formación de la placa celular, una partición membranosa que aparece también en el plano marcado por el ecuador del huso. Esta partición se expande lateralmente hasta que hace contacto con las paredes de la célula madre. **A partir de aquí ambas células quedan completamente separadas.**

Conclusiones. En el proceso de mitosis ocurre una multiplicación de cromosomas y posteriormente una división celular por lo que se mantiene el número de cromosomas de la especie formándose dos células hijas con el mismo número de cromosomas que la célula madre.

Importancia de la mitosis. Es la base del crecimiento que tiene lugar en las plantas y la multiplicación vegetativa. Esta división celular se aplica en la agricultura cuando se desea multiplicar una planta con características deseadas como pueden ser la resistencia a enfermedades, buenos rendimientos y otros caracteres positivos. La multiplicación vegetativa se aplica con éxito en cultivos como la papa y la caña entre otros muchos. La mitosis es un proceso de división celular muy integrado a los mecanismos de trascendencia de la Biología aplicada. Por ejemplo, en los procesos biotecnológicos aplicando las técnicas de cultivo de tejido, utilizando un material seleccionado y en un medio de cultivo apropiado, se realizan con éxito micropropagación en cultivos como la fresa, papa, piña, plátano y malanga entre otros.

Meiosis

La meiosis es el proceso de división celular que ocurre en **células diploides (2n)** que se encuentran en los órganos reproductores. Este proceso conlleva la reducción a la mitad del número de cromosomas de la especie y su resultado es la obtención de **cuatro células haploides (n)**. La meiosis consta de **dos divisiones** y además de la **reducción cromosómica** ocurre la **recombinación genética** durante el apareamiento de los **cromosomas homólogos**; aspecto muy importante pues permite la variabilidad entre individuos de la misma especie. Las células haploides que se obtienen constituyen los **gametos o células sexuales**; esto garantiza que el número de cromosomas se mantenga constante en las sucesivas generaciones, pues una vez que se fusionan los gametos en el **proceso de fecundación** para formar el huevo o cigoto se **restablece el número diploide (2n)** de la especie.

El proceso meiótico es mucho más complejo que la mitosis, comprende **dos divisiones** con una sola **duplicación cromosómica**. La **primera división** se caracteriza por una profase muy larga que se subdivide para su estudio, en varios estadios (Figura 1.14).

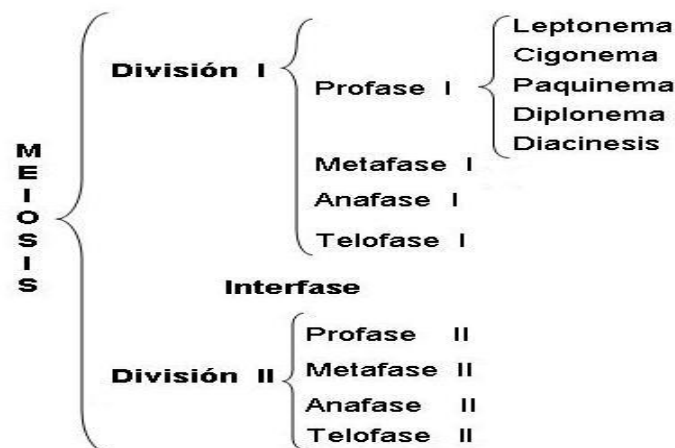


Figura 1.14. Estadios de la división meiótica.

División I

Profase I

Leptonema: Cromosomas formados por dos cromátidas condensadas.

Cigonema: Los cromosomas presentes en el núcleo proceden de cada progenitor. Los cromosomas que llevan la información genética para los mismos caracteres se denominan homólogos y en este estadio cada par de homólogos se aparean.

Paquinema: Se completa la sinapsis de los cromosomas homólogos y cada pareja recibe el nombre de tétrada o bivalente. Ocurre la recombinación genética o crossing-over (intercambio de material genético entre cromosomas homólogos) que propicia la variabilidad genética.

Diplonema: Comienza la repulsión entre los cromosomas homólogos de cada pareja, pero quedan unidos en los puntos donde se produjo el intercambio y que se denominan quiasmas. Los quiasmas se consideran la **expresión visible** del Crossing-over.

Diacinesis: Los cromosomas se contraen, los quiasmas se desplazan hacia lo largo del cromosoma. Las cromátidas internas de los cromosomas homólogos permanecen conectadas por medio de los quiasmas terminales.

Metafase I: Las parejas de cromosomas se unen a las fibras del huso y comienzan a separarse los homólogos.

Anafase I: Los cromosomas homólogos de cada tétrada o bivalente se dirigen a los polos y se independizan los cromosomas homólogos. En esta fase como se separan cromosomas completos ocurre la reducción en el número de cromosomas

Telofase I: Los cromosomas llegan a los polos. Ya en ese momento el número de cromosomas que se encuentra en cada polo está reducido a la mitad (haploide).

Citocinesis: Se completa la división celular con la separación del citoplasma, esta fase es muy breve y en ocasiones no ocurre.

Al finalizar la **División I** se formó dos células cuyo contenido genético varía por el intercambio cromosómico o crossing-over y cada una de ellas tiene la mitad del número de cromosomas de la especie. Ocurrió una división celular pero no una multiplicación de cromosomas.

División II

Esta división es equivalente a una mitosis normal (Figura 1.15), solo que se produce a partir de núcleos que ya tienen el número haploide de cromosomas y estos, además, ya están divididos en cromátidas desde la anterior división.

Profase II. Es muy corta, se forma el huso y los cromosomas comienzan a moverse hacia el plano ecuatorial.

Metafase II: Los cromosomas se disponen en la placa ecuatorial.

Anafase II: Cada cromátida emigra hacia los polos. Al dividirse los cromosomas en sus respectivas cromátidas se multiplica el número de cromosomas denominándose cromosomas hijos.

Telofase II: Se organizan los núcleos y se separan las células.

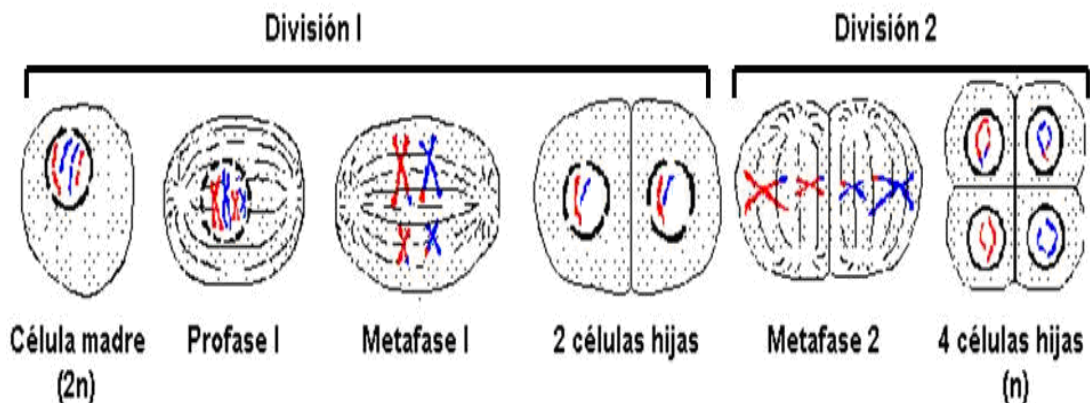


Figura 1.15. Estadios de la división celular por meiosis (<https://www.significados.com/meiosis/>).

La **División II**. Comprende en realidad dos mitosis simultáneas, una en cada polo y como de cada una se producen dos núcleos, el resultado final será cuatro núcleos. La finalidad de esta mitosis es aumentar el número de células haploides o gametos.

Conclusiones. La meiosis consta de dos divisiones celulares y una sola multiplicación de cromosomas. En la primera división se observan los cromosomas homólogos. Los homólogos se unen íntimamente e intercambian segmentos en un proceso que se define como *crossing - over* o entrecruzamiento cromosómico. Este proceso es muy importante porque es la base de la variabilidad genética. Al final de la profase I desaparecen los nucléolos y se rompe la membrana nuclear por lo que los cromosomas homólogos, aun unidos, van hacia el centro de la célula (metafase I). En el anafase se separan los cromosomas completos por lo que este es el momento en que ocurre la reducción cromosómica. Posteriormente ocurre, en ambos polos, la telofase muy breve. La segunda división meiótica es similar a una mitosis con la diferencia que la célula inicial es haploide y los cromosomas ya están divididos en sus cromátidas. El resultado final del proceso son cuatro células haploides o gametos.

Importancia de la meiosis. Esta división como reduce el número de cromosomas a la mitad permite el proceso de fecundación (unión de células haploides, llamadas gametos), sin alterar el número de cromosomas de la especie. Por esa razón la meiosis es la base de la reproducción sexual. Por otra parte, como el intercambio cromosómico trae consigo la variabilidad genética puede conducir al mejoramiento de las características de las plantas, proceso ampliamente aplicado en la agricultura y en las reservas forestales, además de producción de plantas *in vitro* y en procesos biotecnológicos.

La gametogénesis en animales (mamíferos). Trata de la formación de gametos, como son la espermatogénesis (formación de espermatozoides) y la ovogénesis (formación de óvulos) en el caso los humanos y animales.

La espermatogénesis, ocurre en el tejido germinativo de los testículos. Estos se forman por series de tubos conectados se forman por series de tubos conectados por canales concéntricos que tienen hacia el centro del tejido germinativo (células de menor a mayor evolución), empieza aproximadamente entre los 15 y 17 años en el joven y se tiene toda la vida (dependiendo de la actividad sexual) (Figura 1.16).

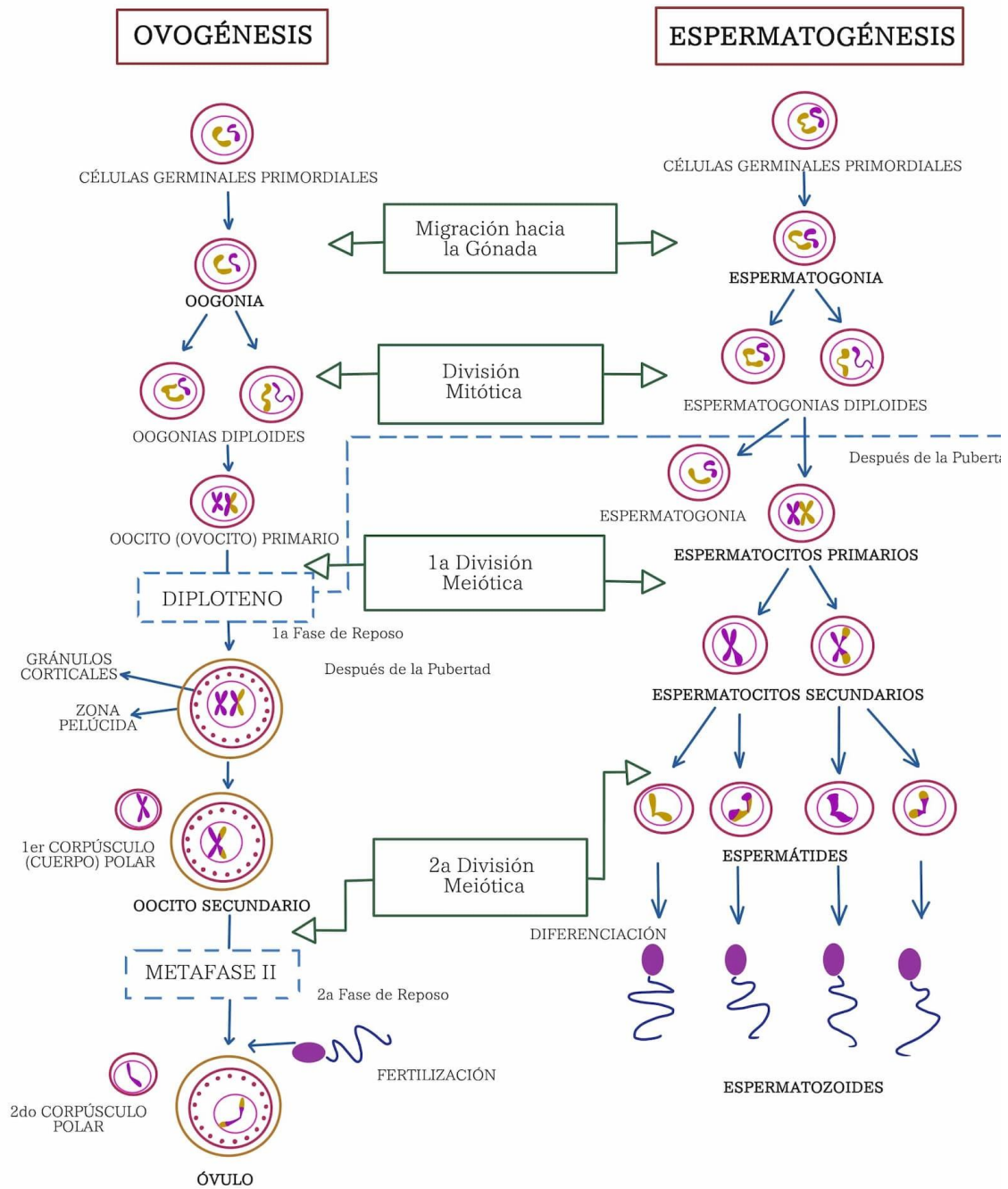


Figura 1.16. Gametogénesis animal

(<https://reproduccionanimalesdomesticos.fmvz.unam.mx/libro/capitulo3/diferencias-ovogenesis-y-espermatogenesis.html>).

Ovogénesis. Es la formación de gametos femeninos (óvulo), de 23 cromosomas. Su tiempo de vida es de 72 horas y se forma en el tejido germinativo del ovario (Figura 1.17). Se inicia su producción entre los 12 y 13 años y termina entre los 45 y 55 años. Los ovarios se forman por tejido granular. Cuando el óvulo sale, se rompe la pared para liberarlo y es conducido por las trompas.

Gametogénesis vegetal (angiospermas). Varía considerablemente en el reino vegetal entre los principales grupos de vegetales. Es el más común en plantas que dan flores (angiospermas).

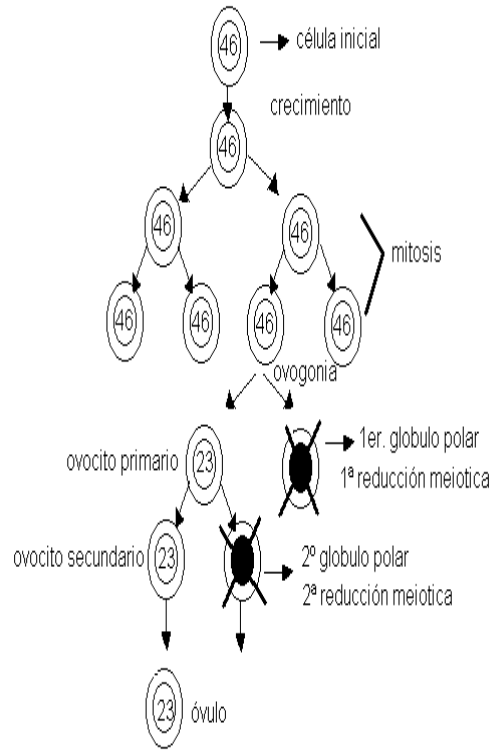


Figura 1.17. Ovogénesis en humanos (Stanfield, 1984).

Microsporogénesis vegetal. Se da en la parte masculina de la flor (antera), que originan el grano de polen (Figura 1.18). La célula microspora madre diploide (microsporocito) se divide en la antera por meiosis, formando en la primera división un par de células haploides. La segunda división meiótica produce un racimo de cuatro microsporas haploides. Después de la meiosis, cada microspora experimenta una división mitótica de los cromosomas sin una división citoplasmática (cariocinesis), produciendo una célula que contiene dos núcleos haploides.

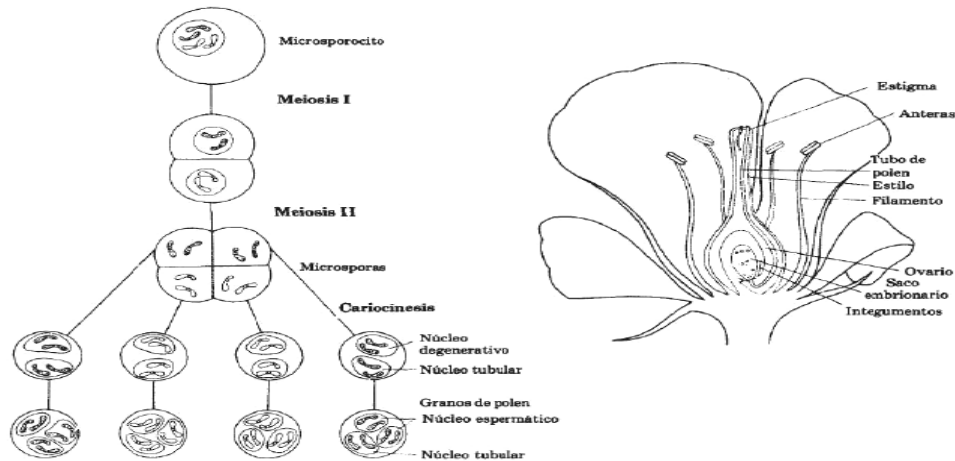


Figura 1.18. Formación de polen en plantas (Stansfield, 1984).

Megasporogénesis. Esta ocurre en la parte femenina de la flor (ovario), que origina los sacos embrionarios (Figuras 1.19). Una célula megaspora madre diploide

(megaspocito) se divide en el ovario por meiosis, formando en la primera división un par de células haploides. La segunda división meótica produce un grupo lineal de cuatro megasporas haploides. Después de la meiosis, tres de las megasporas se degeneran. La megaspora restante experimenta tres divisiones mitóticas de los cromosomas sin que intervenga la citocinesis (cariocinesis), lo que produce una célula grande con ocho núcleos haploides (saco embrionario inmaduro). El saco es rodeado por los tejidos maternos del ovario, denominados integumento, y por el megasporangio (nucela). Al extremo esta una apertura (micrópilo), por donde entra el tubo de polen. Tres núcleos se orientan por el extremo micropilar llamados **sinérgidas**, dos se degeneran. El tercer núcleo se desarrolla en un **núcleo huevo**. Otros tres núcleos se dirigen al extremo opuesto (antípodas) y se degeneran. Los dos núcleos restantes (núcleos polares) se encuentran unidos cerca del saco formando un simple núcleo de fusión diploide. El saco embrionario maduro (megagametófito) está listo para su fecundación.

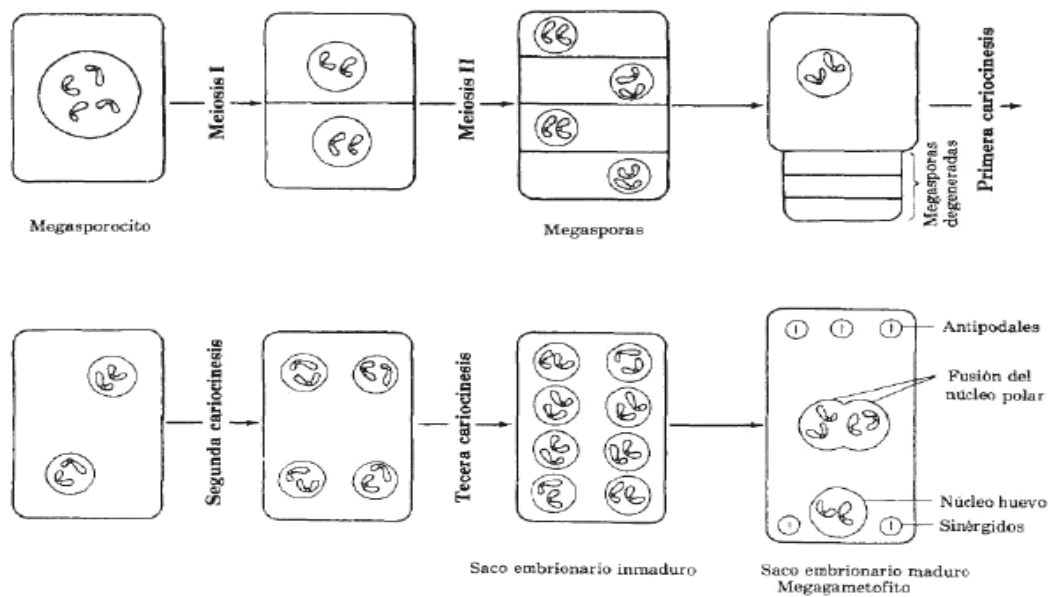


Figura 1.19. Megasporogénesis o formación del saco embrionario (Stansfield, 1984).

Los granos de polen que llegan al estigma germinan dentro de un tubo de polen que crece por abajo del estilo. El tubo de polen entra al saco embrionario (Figura 1.20). Ambos núcleos espermáticos son liberados en el saco. El tubo y núcleo tubular se degeneran. Un núcleo espermático se fusiona con el núcleo de un huevo y forma una **cigota diploide (2n)** que se desarrollara dentro del embrión. El otro núcleo espermático se une con el núcleo de fusión para formar un **núcleo triploide (3n)**, el cual forma el endospermo rico en almidón.

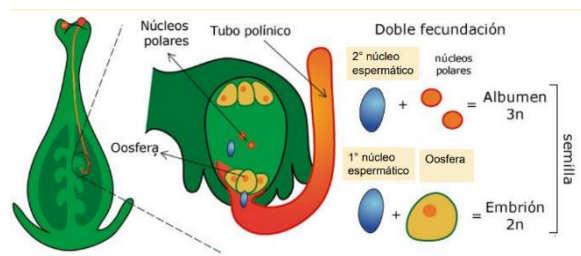
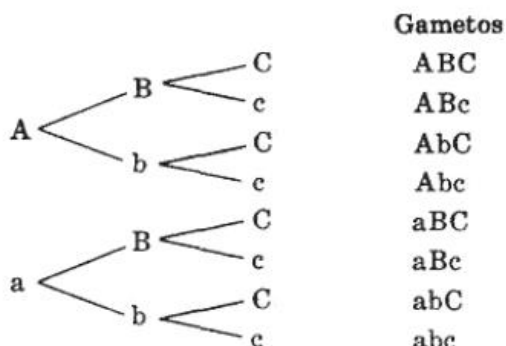


Figura 1.20. Fecundación en una flor (<https://www.tiktok.com/@nutrimente.tiktok/video/>)

PROBLEMAS RESUELTOS

1.1. Considérese tres pares de cromosomas homólogos con centrómeras marcadas A/a, B/b y C/c, en donde una línea separa un cromosoma de su homólogo. ¿Cuántos tipos diferentes de productos meióticos puede producir este individuo?

Solución



RESPUESTA: Ocho gametas

1.2. Desarrolle una fórmula general que exprese el número de tipos diferentes de combinaciones cromosómicas en gametas que pueden formarse de un organismo con k pares de cromosomas.

Solución

Un par de cromosomas da lugar a dos gametos dos pares de cromosomas da lugar a cuatro pares de gametos tres pares de cromosomas da lugar a ocho pares de gametos entonces la formula es: 2^k k=numero de cromosomas.

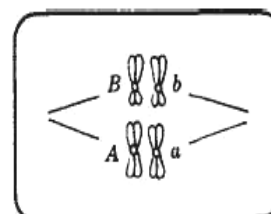
1.3. El caballo (*Equus caballus*) posee un complemento diploide de 64 cromosomas, incluyendo 36 autosomas acrocéntricos; el burro o asno (*Equus asinus*) posee 62 autosomas acrocéntricos. A) Averigüe el número de cromosomas que se encuentra en un descendiente híbrido (mula) producido por el apareamiento de un asno macho con una yegua. B) ¿Por qué las mulas suelen ser estériles (incapaces de producir gametos viables)?

Solución

A) El caballo tiene gametas con 32 cromosomas y la burra tiene gametas de 31 cromosomas, al cruzarse ambas especies, dar lugar a la progenie (mulo o mula) que tendrá 63 cromosomas.

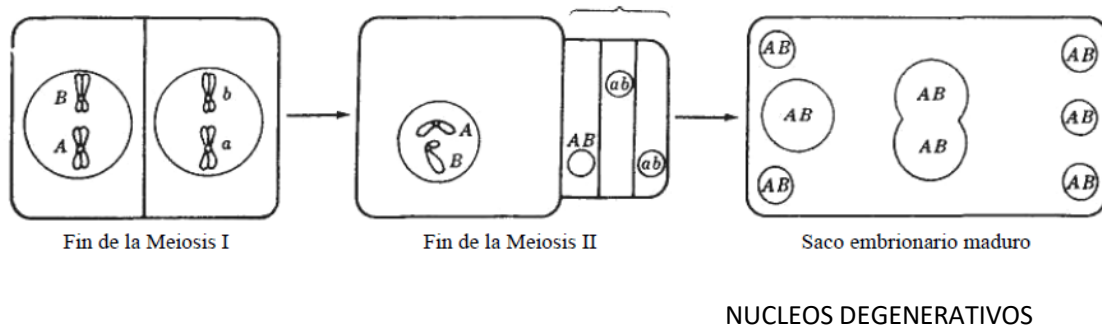
B) Hay un desbalance cromosómico – un cromosoma no homólogo

1.4. En la figura de la derecha la orientación de una primera metafase meiótica. Haga un esquema del saco embrionario que se desarrolla del producto meiótico a



la izquierda y señale la constitución cromosómica de todos sus núcleos. Manteniendo el orden secuencial de todos los productos que podrían formarse, de izquierda a derecha.

Solucion



1.5. En las células somáticas de los ratones caseros hay 40 cromosomas. a) ¿cuántos cromosomas recibe un raton de su padre?, b) ¿Cuántos autosomas se presentan en un gameto de ratón?, c) ¿Cuántos cromosomas sexuales contiene un óvulo de ratón?, d) Cuantos cromosomas hay en las células somáticas de una hembra).

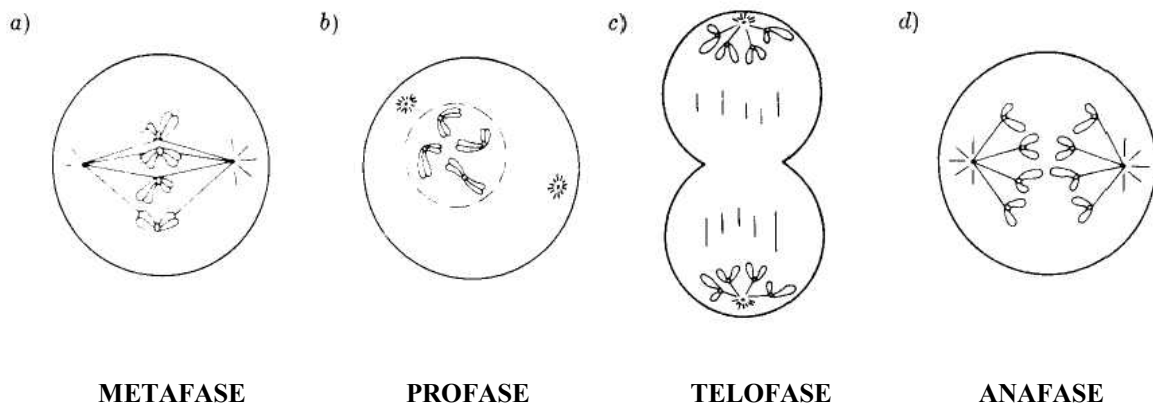
Solucion

a) 20, b) 19, c) 1, d) 38

1.6. Nombre la etapa de la mitosis que se describe: a) Los cromosomas se alinean en el plano ecuatorial, b) Se vuelve a formar la membrana nuclear y ocurre la citocinesis c) los cromosomas son visibles,; se forma el huso acromático, d) las cromátidas se dirigen a los polos opuestos de la célula.

a) METAFASE, b) TELOFASE, c) PROFASE, d) ANAFASE

1.7. Identifique la etapa que presenta en cada uno de los siguientes esquemas de células aisladas de un individuo con un genoma que consiste en un par metacéntrico y un par acrocéntrico de cromosoma.



1.8. ¿Qué tipo de división (ecuacional o reduccional) se presenta con los movimientos de los cromosomas en la anafase que se muestra e continuación.



a) ¿El movimiento que se muestra en i) ocurre en la mitosis o en la meiosis?

En la meiosis.

b) ¿El movimiento que se muestra en ii) ocurre en la mitosis o en la meiosis?

En la mitosis.

1.9. ¿Qué células animales corresponden a las tres megasporas que degeneran después de la meiosis en las plantas?

Solución

GLOBULOS POLARES

1.10. ¿qué célula vegetal corresponde funcionalmente al espermatocito primario?

Solución

CELULA MICROSPORA MADRE (MICROSPOROCITO) - DIPLOIDE

1.11. ¿Cuántos cromosomas de seres humanos ($2n=46$) se encontrarán en: a) un espermatocito secundario, b) una espermátide, c) un espermatozoide, d) una espermatogonia y e) un espermatocito primario.

Solución

a) 23, b) 23, c) 23, d) 46, e) 46

1.12. ¿Cuántos espermatozoides son producidos por: a) una espermatogonia, b) un espermatocito secundario, ¿c) una espermátide y d) un espermatocito primario?

Solución

a) 4, b) 2, c) 1, d) 4

1.13. El maíz (*Zea mays*) posee un número diploide de 20 cromosomas. ¿Cuántos cromosomas puede esperarse que tenga: a) un producto meiótico (microspora o megaspora), b) la célula que resulta de la primera división nuclear (cariocinesis) de una megaspora. c) un núcleo polar, d) una célula espermática, e) una célula microspora madre, f) una célula de hoja, g) un saco embrionario maduro (después de la degeneración de un núcleo no funcional), h) un núcleo huevo, i) una célula

endospermica, j) una célula del embrión, k) una célula del pericarpio y l) una célula de aleurona.

Solución

a) 10, b) 20, c) 10, d) 10, e) 20, f) 20, g) 30, h) 10, i) 30, j) 20, k) 20, l) 30

Bibliografía

- Auderik, T., Auderik, G., & Byers, B.E. (2012) *Biología. La Vida en la tierra*. Pearson Educación, México D.F., México. 1024 p.
- Avers, Ch. J. (1983). *Biología celular*. Ed. Iberoamericana, Trad. Irma de León Rodríguez, Aura Judith Pérez Zapata, Mexico D.F, México.
- Benito, C., & Espino, J. (2012). *Genética. Conceptos esenciales*. Ed. Panamericana, Madrid, España
- Campbell, N.A., & Reece, J.B. (2007) *Biología. 7ª. Edición*, Ed. Medica Panamericana, Estados Unidos. <https://docer.com.ar/doc/xn1555>
- Catanesi, C., & Villegas, E. (2021). *Elementos de genética para estudiantes de Ciencias Biológicas* Ed. de la Universidad de la Planta, La Palta, Argentina.
- Gonick, L., & Wheelis, M. (1991). *The cartoon guide to Genetics*. Harper Collins Publishers. 215 p.
<https://drive.google.com/drive/folders/1kqhGU7I6yuXUoxDNeRzGusfZgWGJdsGC>
- Laurentin Táriba, H.E. (2023). *Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management*. Springer, Barquisimeto, Venezuela.
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>
- Pierce, B.A. (2012). *Fundamentos de genética, conceptos y relaciones*. . Ed. Panamericana, Madrid, España.
- Reyes Matamoros, J.M. (2001). *Diccionario de Biología*. 2ed. Universidad Autónoma de Puebla, México. https://www.academia.edu/20124085/Diccionario_de_biologia
- Salazar Montes AM, Sandoval Rodríguez AS, Armendáriz Borunda JS (Eds) (2013) *Biología molecular: Fundamentos y aplicaciones en las ciencias de la salud*. Mcgraw-Hill Interamericana, México D.F., México. 305 p..
https://www.academia.edu/38954208/Biolog%C3%ADa_Molecular_-_Adriana_Mar%C3%ADa_Salazar_Montes_1ra
- Stanfield, W.D. (1993). *Genética*. Mac Graw Hill, México D.F., México. 574 p.
https://www.academia.edu/36488064/Teoria_y_problemas_de_genetica_Schaum
- Strickberger, M.W. (1988). *Genética*. Trad. del Inglés por José Luis Ménsua. OMEGA, Barcelona, España. 869 p.
- William, K. (2006). *Conceptos de genética*. Pearson Prentice Hill, Madrid, España.

1.2. Genética mendeliana: Uniformidad, segregación e independencia

Resumen

La genética molecular y la citología proporcionan las herramientas para la comprensión de la herencia. En los procariotas está formado por ADN que no está contenido en ningún compartimento celular, mientras que en los eucariotas, el núcleo celular contiene moléculas de ADN organizadas en cromosomas. Los cromosomas son el conjunto de ADN y algunas de sus proteínas asociadas. En los eucariotas existen varios tipos de cromosomas que se pueden diferenciar por su forma. De cada tipo o forma de cromosoma, existen al menos dos tipos de cromosomas, que son morfológicamente iguales pero pueden diferir en la secuencia de nucleótidos de su ADN. Estos conjuntos de cromosomas agrupados por su forma se denominan cromosomas homólogos. Cada conjunto de cromosomas homólogos codifica para los mismos rasgos. El espacio físico en el que se encuentra un gen en el cromosoma que determina un determinado rasgo se denomina locus, y la información que existe en el locus de cada cromosoma homólogo se denomina alelo. En los organismos diploides, la presencia del mismo alelo en el mismo locus en ambos cromosomas homólogos da lugar a individuos homocigotos, y origina individuos heterocigotos cuando los alelos de un mismo locus son diferentes. Al estudiar un rasgo, su genotipo es el conjunto de alelos que existe en un locus determinado, y el fenotipo es la traducción de ese conjunto. La comprensión de estos conceptos permite la explicación de la primera y segunda ley de Mendel mediante la meiosis (anafase I).

Palabras clave: Alelo, locus, loci, homocigoto, heterocigoto.

Introducción

Para facilitar y comprender mejor los principios de la genética mendeliana, consideraremos algunas definiciones y representaciones simbólicas sugeridas por Strickberger (1988) y otros investigadores.

En términos modernos, un factor heredado que determina una característica biológica de un organismo se denomina **gen**. En los organismos diploides ($2n$) como en las plantas de arveja, los genes existen en parejas, muchos se reconocen por la producción de un efecto biológico particular tal como la forma de la semilla o el color de la vaina. Los dos genes individuales en una pareja concreta se llaman **alelos**. En algunos casos los alelos son idénticos; por ejemplo, una planta rugosa es portadora de dos alelos (ss) idénticos. En algunos casos, como en una planta lisa híbrida, los alelos difieren, siendo uno de ellos el gene o alelo para liso, **S**, y el otro para rugoso, **s**. Los términos de alelo y gene son por lo tanto intercambiables, con la restricción de que alelo se refiere sólo a los

genes de una pareja en particular, es decir, mientras que el gene para liso. **S**, es un alelo del de rugoso, **s**, no es alelo del gene que determina el color amarillo de la semilla, **Y**. Cuando una pareja de genes en un organismo contiene dos alelos idénticos, por ejemplo, **SS** se considera que el organismo es homocigótico para esta pareja de genes y se designa como homocigoto. Cuando en un par génico se encuentran presentes dos alelos diferentes, por ejemplo, **Ss** el organismo es heterocigótico para ese par de genes y se denomina heterocigoto.

Los genes, tal como lo entendemos actualmente, son secciones de cadenas de ADN y no son copias en miniatura de las diversas partes del organismo. Los términos liso y amarillo, o sus símbolos **S** y **Y**, se emplean meramente como una notación en la escritura que distingue a los genes responsables de estos efectos particulares.

En este contexto, debemos mencionar que existen caracteres que se definen como co-dominantes, donde no hay un efecto de dominancia y/o recesividad, sino de una combinación para generar nuevos individuos (en genotipo y fenotipo), como son el caso del pelaje del ganado bovino, donde fenotípicamente, se distinguen individuos, rojos, roanos y blancos, o del color de las hojas en las plantas, donde se distingue hojas verde oscuras, verde claras y amarillas (no hacen fotosíntesis). Para diferenciar genotípicamente estos genes en nuestro documento utilizaremos por ejemplo $C^R C^R$ para rojo, $C^R C^B$ para roano, $C^B C^B$ para blanco, en el caso de las plantas se usará $C^G C^G$ para verde, $C^G C^A$ para verde claro y $C^A C^A$ para amarillo.

En nuestro documento, para hacer una distinción entre la apariencia de un organismo se usa el término **fenotipo** y para la constitución de los factores genéticos que la influyen se denomina como **genotipo**.

Monohíbridos o herencia de un solo gen

Fenotipo

Definiendo más ampliamente diríamos que **fenotipo**, se refiere a todas las múltiples apariencias biológicas, incluyendo atributos químicos, estructurales, y de comportamiento, que podemos observar en un organismo, pero excluyendo a su constitución genética.

La característica puede ser visible, como el color de la flor o puede requerir pruebas especiales como la determinación del cociente respiratorio o la tipificación del grupo sanguíneo. El fenotipo es el resultado de la manifestación de genes que se expresan en un medio ambiente específico.

Los caracteres mendelianos simples generalmente son insensibles o inmunes relativamente a los cambios del medio ambiente; sin embargo, debemos tener en cuenta que los genes establecen límites donde el ambiente puede llegar a modificar el fenotipo. Por ejemplo, en el conejo de la raza Himalaya en su ambiente produce pigmento negro en la punta de la nariz, cola, patas y orejas, pero si crecen a temperaturas más altas, todos se vuelven blancos, debido a que el gen está condicionado por una enzima sensible a la temperatura, que hace que pierda la pigmentación.

Genotipo

El **genotipo** define el complemento del material genético (o genoma) que un organismo hereda de sus padres. Por lo tanto, aunque el fenotipo cambia durante el desarrollo a medida que la apariencia del organismo cambia, el genotipo permanece relativamente constante salvo por los cambios genéticos raros conocidos como *mutaciones*. En palabras sencillas todos los genes que posee un ser vivo constituyen su genotipo.

a) *Homocigoto*. Es la unión de gametos que portan alelos idénticos y produce un único gameto (Figura 2.1).

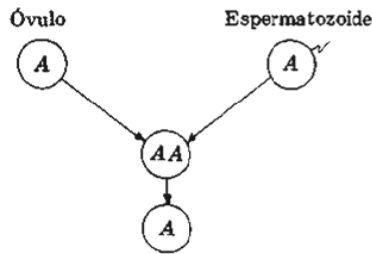


Figura 2.1. Obtención de un gameto.

b) *Línea pura*. Al grupo de individuos con información genética similar (descendencia) a menudo se le da el nombre de linaje, cepa, línea, cultivar o raza. La autofecundación en plantas o el apareamiento entre individuos estrechamente emparentados durante muchas generaciones (endogamia, inbreeding o consanguinidad) por lo general produce una población homocigota en casi todos los loci. El apareamiento entre individuos homocigotos de una cepa pura solo produce descendencia homocigota similar a los precursores (Figura 2.2). Esto establece que una cepa pura o raza verdadera.

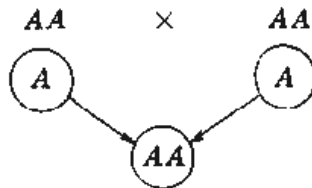


Figura 2.2. Obtención de un genotipo homocigoto.

c) *Híbrido (o portador)*. La unión de gametos que portan diferentes alelos produce un genotipo heterocigoto. Los diferentes gametos son producidos por un individuo heterocigótico (Figura 2.3).

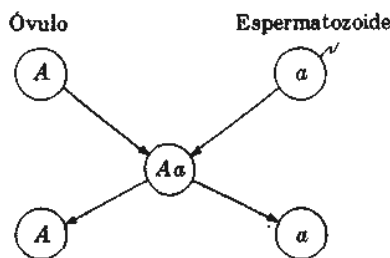


Figura 2.3. Gametos de un individuo heterocigoto (híbrido).

Relaciones alélicas

Alelos dominantes y recesivos. El alelo recesivo solo se expresa fenotípicamente bajo condición homocigótica. El alelo capaz de expresarse fenotípicamente, tanto en el heterocigoto como en el homocigoto es dominante. Para esto se emplean las letras mayúsculas y minúsculas para designar los alelos dominantes y recesivos respectivamente, lo cual ya discutimos al inicio de esta unidad. El símbolo genético corresponde a la primera letra en el nombre del carácter anormal.

Portador. Un individuo portador lleva un gen recesivo, pero puede ser normal, por ejemplo, el gen del albinismo, que permanece enmascarado en estado heterocigoto (Aa), es perjudicial cuando está en estado homocigoto (aa).

Tipo silvestre. Este es otro sistema para denominar los alelos dominantes o recesivos. Es recomendable que el estudiante se familiarice con ambos sistemas. En este sistema el normal se codifica con una letra minúscula y un superíndice “+” (b^+) y el mutante o recesivo sólo con la letra minúscula (b)

Alelos codominantes. Sobre su uso ya fue discutido al inicio de esta unidad. Pero conviene aclarar que estos alelos carecen de relaciones dominantes y recesivas denominados intermediarios o codominantes. Como se mencionó antes se utilizan todos los símbolos de base en mayúscula con diferentes exponentes.

Alelos mortales. La manifestación fenotípica de algunos genes significa la muerte del individuo, en el periodo prenatal o en el posnatal antes de la madurez, tales factores se denominan genes mortales. Estos se manifiestan en estado homocigoto recesivo. Por ejemplo, la cantidad de clorofila en la planta de dragoncillo (*Antirrhinum majos*) es controlada por un gen recesivo, que en estado homocigoto blanco (cc) es mortal, es verde oscuro cuando es CC y verde pálido cuando es Cc.

Penetrancia o expresividad. Un carácter que se piensa que es penetrante, puede ser muy variable en su expresión. El grado de efectos producidos por un genotipo penetrante es denominado *expresividad*. Por ejemplo la *polidactilia* puede ser penetrante en la mano izquierda (seis dedos) y no en la derecha (cinco dedos); o puede ser penetrante en los pies y no en las manos.

Alelos múltiples. Un gen puede cambiar a formas alternativas por mutación, Es posible un gran número de alelos en una población de individuos. Cada vez que se identifican más de dos alelos en un locus genético, tendremos una *serie alélica múltiple*. Por lo general, se emplea una letra mayúscula para designar al alelo dominante respecto a los demás de una serie: la letra minúscula correspondiente designa al alelo recesivo respecto a los demás en la misma serie. Otros alelos, intermediarios con su grado de dominancia entre estos dos extremos, suelen ser designados con letras minúsculas con algún exponente. Por ejemplo, el color de los ojos de la *Drosophila* es codificado por una serie de alelos que causan que el matiz pueda variar del rojo o tipo silvestre (w^+ o w) hasta el blanco (w) pasando por coral (wco), sangre (wbl), eosina matizada (we), perla (wp), y color marfil (wi). Cada alelo del sistema, excepto el w , puede producir pigmento, pero éste se produce sucesivamente en menor cantidad conforme descendemos en la jerarquía. $w^+ > wco > wbl > we > wch > wa > wh > wbf > wt > wp > wi > w$.

Leyes de Mendel

Gregor Mendel publicó los resultados de sus estudios genéticos sobre la arveja en 1866, constituyendo de esta manera las bases de la genética moderna. En su comunicado, Mendel expresó algunos principios genéticos básicos. Mendel fue un investigador

cuidadoso que utilizó el método científico para llegar a los resultados alcanzados. El utilizó dos especies diploides, autogamas como la arveja (*Pisum sativum*) y el frijol (*Phaseolus vulgaris*), estos cultivos eran baratos y fáciles de obtener en el mercado, ocupaban poco espacio y tenían generaciones relativamente cortas, producían muchos descendientes, existían cultivares diferentes (variabilidad), y eran especies fáciles de hacer cruzamiento.

Los principales aciertos de Mendel en sus experimentos fueron: a) Utilizó especie autógamas, b) manejó líneas puras, c) eligió caracteres cualitativos, d) inició los experimentos fijándose cada vez en un sólo carácter, f) utilizó relaciones estadísticas en varias generaciones sucesivas, g) llevó a cabo experimentos de control y cruzamientos adicionales para comprobar sus hipótesis y h) analizó caracteres independientes.

Mendel utilizó para sus investigaciones siete caracteres cualitativos como son: 1) la forma de semilla, 2) el color de semilla, 3) el color de la vaina, 4) el color de la flor, 5) la forma de la vaina, 6) la posición de las flores y 7) la altura de las plantas (Figura 2.4.).

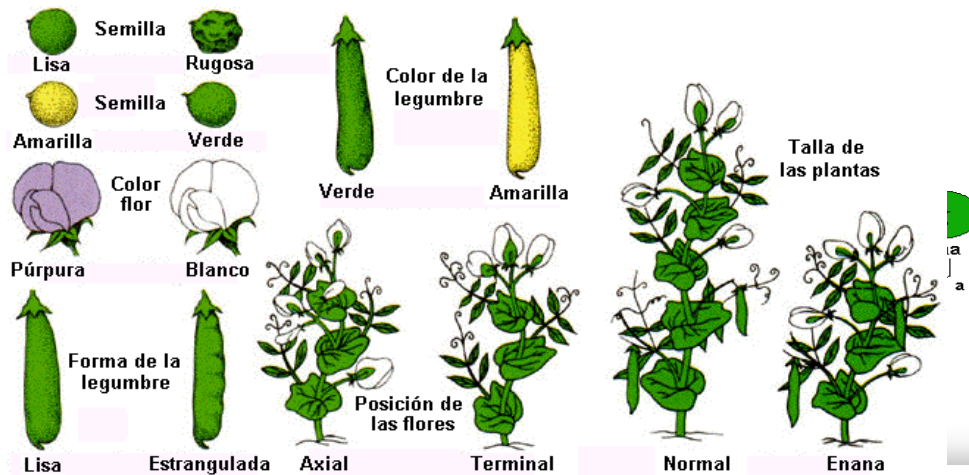
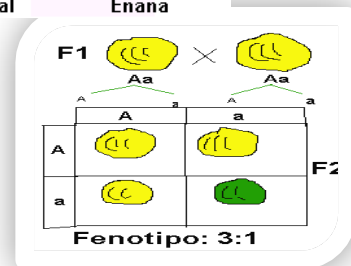


Figura 2.4. Principales caracteres cualitativos elegidos en arveja por Mendel (<https://www.bbc.com/mundo/noticias-56719582>).

A continuación, haremos una descripción breve de las leyes de Mendel.



Primera Ley. Ley de la uniformidad

Mendel encontró que al cruzar individuos homocigóticos o líneas puras (AA, aa), por ejemplo, el color verde del grano está dado por un par alélico dominante **AA** y el color amarillo del grano está dado por un par alélico recesivo **aa**, toda la progenie de la primera generación filial o F1 en adelante, mostraron uniformidad fenotípica y genotípica [todos fueron heterocigotos (Aa)] (Figura 2.5).

Figura 2.5. Ley de la uniformidad

Segunda ley. Ley de la segregación

Cuando la F1 anterior se cruza entre sí o se autofecunda, los genes se encuentran en parejas y solo uno de los dos genes se transmite a la descendencia (Figura 2.6.). Los genes permanecen intactos y bien diferenciados. En otras palabras, se afirma que dos alelos para un carácter heredable se separan (segregan) durante la formación de los gametos y terminan en gametos diferentes

Tercera ley. Ley de la independencia.

Figura 2.6. Ley de la segregación

Los genes localizados en loci diferentes se transmiten en forma independiente. Los miembros de parejas alélicas diferentes (A-a; B-b; etc.) se combinan independientemente uno con respecto a otros (es decir recombinan), cuando se forman los gametos de un individuo híbrido (AaBb). Por ejemplo, el color verde de la semilla está dado por el gen A y la forma Lisa de la semilla está dado por el gen B, por lo tanto, sus formas opuestas están dados por los alelos recesivos aa que da amarillo y bb forma rugosa. Al hacer la crusa del dihíbrido (AaBb), se sepera que en la primera generación o F1, de lugar a una proporción 9:3:3:1 o sea 16 genotipos, esto quiere decir, que abra 9/16 amarillos-lisos (9/16 A-B-), 3/16 amarillos-rugosos (A-bb), 3/16 verdes-lisas (3/16 aaB-) y finalmente 1/16 verde-rugosa (1/16 aabb) (Figura 2.7).

Figura 2.7. Ley de la independencia

Cruzamiento de prueba

Por la razón de que un genotipo homocigoto dominante tiene el mismo fenotipo que el genotipo heterocigoto, se requiere una crusa de prueba para diferenciarlos. El individuo de una crusa de prueba siempre es homocigoto recesivo para todos los genes que se están considerando (aa) (Figura 2.8). Sirve para diferenciar el individuo homocigoto del heterocigótico. Un individuo homocigoto dominante producirá sólo un tipo de gameto; un individuo monohíbrido (heterocigoto en un locus) produce dos tipos de gametos en la misma proporción.

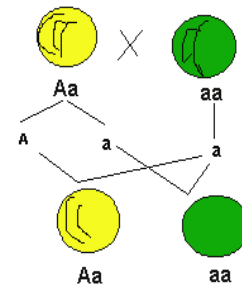


Figura 2.8. Cruza de prueba.

Retrocruzamiento

Si un individuo de la F1 se aparea con uno de sus padres, o con individuos con un genotipo idéntico al de sus progenitores, se denomina cruzamiento retrogrado o retrocruza. A veces este término se emplea como sinónimo de crusa de prueba.

Análisis de Pedigree (genealogía)

Un pedigree o árbol genealógico es una descripción sistemática (con palabras o símbolos) de los ancestros de un individuo dado, o un grupo de ellos. Es costumbre representar a las mujeres (hembras con círculos y a los hombres (machos) con cuadrados (Figura 2.9). La crusa o apareamiento se demuestra con líneas horizontales entre los dos individuos. Las generaciones están dadas por números romanos y los individuos de cada generación por números arábigos.

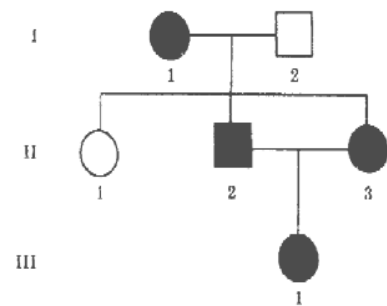


Figura 2.9. Árbol genealógico

Las leyes de la probabilidad rigen la herencia mendeliana

Reglas de multiplicación y suma aplicadas a los cruzamientos monohíbridos:

- La regla de la multiplicación establece que la probabilidad de un acontecimiento compuesto es igual al producto de las probabilidades individuales de los acontecimientos únicos independientes.
- La regla de la suma establece que la probabilidad de un acontecimiento que se puede producir de una o más maneras independientes y mutuamente excluyentes es la suma de las probabilidades individuales.

Resolución de problemas genéticos complejos con las reglas de probabilidad

- Un cruzamiento dihíbrido u otro de caracteres múltiples es equivalente a dos o más cruzamientos monohíbridos independientes que se producen de forma simultánea.
- Para calcular las probabilidades de los diferentes genotipos de la descendencia de estos cruzamientos, primero se considera cada carácter por separado y luego las probabilidades individuales se multiplican juntas.

PROBLEMAS RESUELTOS DE MONOHIBRIDOS

ALELOS DOMINANTES RECESIVOS

Problemas agrícola

2.1. El color de la semilla de arveja puede ser amarillo (A) o verde (a). En una serie de experimentos controlados, se efectuaron varias cruza entre plantas con los siguientes resultados.

	Fenotipo de los progenitores	Fenotipo de las semillas resultantes del cruce (F1)
1	Amarilla x verde	86 amarillas + 81 verdes
2	Amarilla x amarilla	Todas amarillas
3	Verde x verde	Todas verdes
4	Amarilla x amarilla	108 amarillas + 35 verdes
5	Amarilla x verde	Todas amarillas

- ¿Qué relación de dominancia/recesividad hay entre los factores que regulan las dos alternativas?
- Señale los genotipos más probables de los progenitores indicados en la tabla, y de sus descendientes.
- Escriba las proporciones fenotípicas y genotípicas de la F1 de cada una de las cruza.

Solución

1.-Solución:

a) A= Amarillo
aa= Verde

} A es dominante sobre aa

b) 1.- Amarillo x Verde

P. Aa x aa
G. A a a
F1 1/2 Aa ; 1/2 aa

Amarillo Verde

2.- Amarillo x Amarillo

P. AA x AA

G. A A

F1 AA

Todos amarillos

3.- Verde x Verde

P. aa aa

G. a a

F1 aa

Todos verdes

4.- Amarillo x Amarillo

P. Aa x Aa

G. A a A a

F1 $\frac{1}{4}$ AA ; $\frac{2}{4}$ Aa ; $\frac{1}{4}$ aa

$\underbrace{\hspace{10em}}$

$\frac{3}{4}$ Amarillo ; $\frac{1}{4}$ Verde

5.- Amarillo x Verde

P. AA x aa

G. A a

F1 Aa

Todos amarillos

c) 1.- F1 $\frac{1}{2}$ Aa ; $\frac{1}{2}$ aa \rightarrow $\frac{1}{2}$ (167) ; $\frac{1}{2}$ (167) \rightarrow $\underbrace{84.Aa ; 84 aa}$

Amarillo; Verde

2.- F1 AA \rightarrow Todos amarillo

3.- F1 aa \rightarrow Todos verde

4.- $\frac{1}{4}$ AA; $\frac{2}{4}$ (Aa) ; $\frac{1}{4}$ aa \rightarrow $\frac{1}{4}$ (143) ; $\frac{2}{4}$ (143) ; $\frac{1}{4}$ (1143)

\rightarrow $\underbrace{42 AA; 84 Aa}$; 42 aa

\rightarrow 108 Amarilla ; 35 Verde

5.- Todos heterocigotos amarillos

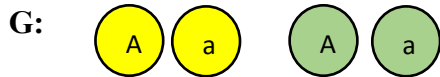
- 2.2. En la planta de arveja la posición axial de las flores es dominante sobre la posición terminal, representando por “A” el alelo para la posición axial y “a” para la terminal. Se obtienen 700 individuos del cruce de dos plantas heterocigóticas, ¿cuántas tendrán posición axial y cuántas tendrán posición terminal?

Solución

A = Axial

aa = Terminal

P: Aa x Aa



F1: $\frac{1}{4}$ AA = Axial; $\frac{2}{4}$ Aa = Axial; $\frac{1}{4}$ aa = Terminal

Cantidad: $\frac{1}{4}$ Axial + $\frac{2}{4}$ Axial = $\frac{3}{4}$ Axial (700) = 525 Axiales

$\frac{1}{4}$ Terminal (700) = 125 Terminales

- 2.3. Se cruzaron plantas de pimienta picante con plantas de pimienta dulce. La F1 fue de frutos picantes y en la F2 se obtuvieron 92 plantas de pimientos picantes y 8 de pimientos dulces. a) ¿Cuántas de las plantas picantes se espera que sean homocigóticas y cuántas heterocigóticas? b) ¿Cómo averiguar cuáles de las 92 plantas picantes son heterocigóticas?

Solución

a)

D = Picantes

dd = Dulces

P: DD x dd

F1: Dd = Todos Picantes

F2: F1 x F1

P: Dd x Dd



F2: $\frac{1}{4}$ DD = Picante; $\frac{2}{4}$ Dd = Picante; $\frac{1}{4}$ dd = Dulce

Cantidad: $\frac{1}{4}$ Picante + $\frac{2}{4}$ Picante = $\frac{3}{4}$ Picante (100) = 75 Picantes

$\frac{1}{4}$ Dulce (100) = 25 Dulces

b) Haciendo una cruce de prueba de los individuos Picantes (DD y Dd) con el individuo homocigoto recesivo (dd)

- 2.4. Se cruzaron dos plantas de raza pura, una de tallo largo con otra de tallo corto. En la F2 se obtuvieron los siguientes fenotipos: $\frac{3}{4}$ tallo largo y $\frac{1}{4}$ tallo corto. El carácter tallo largo es dominante sobre el corto. ¿Cómo será el genotipo de los parentales, de los individuos de la F1 y los de la F2?

Solución

Denominemos T al alelo dominante que produce tallo largo y t al alelo recesivo. Tallo largo > tallo corto

T > t (indica que T es dominante sobre t)

Los parentales son dos plantas de raza pura, una de tallo largo y otra de tallo corto. Por tanto, el genotipo de los individuos de este cruce será:

P tallo largo x tallo corto

TT x tt F1: Todos los descendientes serán de fenotipo tallo largo y heterocigóticos (Tt). Mediante autofecundación se obtiene la F2.

F2: Tt x Tt

TT Tt tt
 3/4 tallo largo 1/4 tallo corto

Como dice el enunciado del problema, en la F2 se obtienen los siguientes fenotipos: 3/4 tallo largo y 1/4 tallo corto, que corresponden a los genotipos TT y Tt (tallo largo) y tt (tallo corto).

Problemas pecuarios

2.5. Cuando se cruzan entre sí dos conejos heterocigotos negros (*Bb*), a) ¿cuál es la probabilidad de que los tres primeros descendientes sean alternadamente negro, blanco, negro; o blanco, negro, blanco? b) ¿cuál es la probabilidad de que entre los tres descendientes se produzcan: dos negros y uno blanco, en cualquier orden?

Solución

a) P. $Bb \times Bb$ $p = \text{prob. Negro} = \frac{3}{4}$
 F1 : $\frac{1}{4} BB$; $\frac{2}{4} Bb$; $\frac{1}{4} bb$ $q = \text{prob. Blanco} = \frac{1}{4}$

Prob. Negro – blanco – negro = $p \times q \times p = p^2q$

Prob. Blanco – negro – blanco = $q \times p \times q = \underline{pq^2}$

Prob. Combinada = $p^2q + pq^2 = (\frac{3}{4})^2 (\frac{1}{4}) + (\frac{3}{4}) (\frac{1}{4})^2 = 3/16$

b) ¿Cuál la probabilidad de producir entre 3 descendientes 2 negros y 1 blanco, en cualquier orden?

1°	2°	3°	Probabilidad	
Negro	Negro	Blanco	$(\frac{3}{4})(\frac{3}{4})(\frac{1}{4}) =$	9/64
Negro	Blanco	Negro	$(\frac{3}{4})(\frac{1}{4})(\frac{3}{4}) =$	9/64
Blanco	Negro	Negro	$(\frac{1}{4})(\frac{3}{4})(\frac{3}{4}) =$	9/64
Probabilidad combinada				27/64

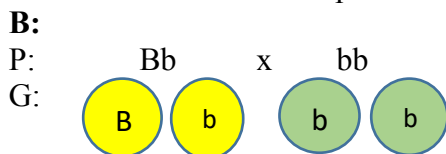
Otra solución:

$(p+q)^3 = p^3 + 3p^2q + 3pq^2 + q^3$

2.6. Un cuye de pelo blanco se cruza con uno de pelo negro y toda la descendencia obtenida es de pelo blanco. Otro cuye B también de pelo blanco se cruza también con uno de pelo negro y se observó que tiene una descendencia formada por cinco cuyes de pelo blanco y cinco de pelo negro. ¿Cuál de los cuyes A o B será homocigótico y cuál heterocigótico? Razona la respuesta.

Solución

A: $B = \text{Pelo blanco}$
 $bb = \text{Pelo negro}$
 P: $BB \times bb$
 $Bb = \text{Todos pelo blanco}$



F2: $\frac{1}{2} Bb = \text{Pelo Blanco}$; $\frac{1}{2} bb = \text{Pelo Negro}$

Cantidad: $\frac{1}{2}$ Blanco (10) = 5 Pelo Blancos

$\frac{1}{2}$ Negro (10) = 5 Pelo Negro

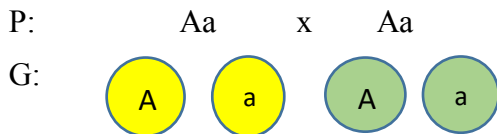
La cruce A da descendencia heterocigótica por lo que toda la F1 son de pelo blanco. En la cruce B la mitad es heterocigoto Blanco y la mitad homocigota negra. Por lo tanto, el Cuye A es homocigoto y el cuye B es heterocigoto.

- 2.7. Un toro, heterocigoto para un gen mortal completamente recesivo, engendra tres becerros con cada una de 32 vacas testigo, 12 de las vacas tienen un becerro muerto al nacer, o más, y por tanto deben ser portadoras de este gen mortal. ¿Cuántas más vacas portadoras hay en este rebaño indeterminado?

Solución

AA = Normal
 Aa = Portador
 aa = Mortal

Se sabe que de la cruce entre un toro heterocigoto (Aa) con 32 vacas produce 96 becerros, de los cuales 12 becerros mueren. Por lo tanto, 12 vacas se sabe tienen el gen mortal porque son portadoras, lo que indicaría que 20 vacas ($32 - 12 = 20$) no se sabe si llevan el gen de mortalidad. Para conocer cuántas vacas más son portadoras debemos suponer que ambos padres son portadores. O sea:



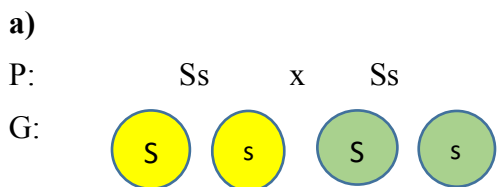
F2: $\frac{1}{4}$ AA = Normal; $\frac{2}{4}$ Aa = Normal; $\frac{1}{4}$ aa = Letal (muere), por lo tanto cambia la frecuencia.

Cantidad: $\frac{1}{3}$ AA = $\frac{1}{3}$ (20) = 7 vacas normales
 $\frac{2}{3}$ Aa = $\frac{2}{3}$ (20) = 13 vacas portadoras más

- 2.8. Las plumas sedosas en las aves están producidas por un gene cuyo efecto es recesivo frente a las plumas normales. **a)** Si se críasen 96 pollos en un cruce entre individuos que fueran heterocigóticos para este gene, ¿cuántos se esperaría que fueran de plumas sedosas y cuántos normales?, **b)** Si se dispusiera de un pollo de plumaje normal, ¿Cuál sería la manera más fácil de determinar si es homocigótico o heterocigótico?

Solución

S = Normales
 ss = Sedosas



F2: $\frac{1}{4}$ SS = Normal; $\frac{2}{4}$ Ss = Normal; $\frac{1}{4}$ ss = Sedosas

Cantidad: $\frac{1}{4}$ SS + $\frac{2}{4}$ Ss = $\frac{3}{4}$ (96) = 72 normales
 $\frac{1}{4}$ ss = $\frac{1}{4}$ (96) = 24 sedosas

b) La mejor forma de determinar si el pollo es homocigótico u heterocigótico es mediante una cruce de prueba con el genotipo homocigoto recesivo (ss).

2.9. En la raza de ganado lechero Holstein-Friesian, un alelo recesivo r , produce pelo rojo y blanco; el alelo dominante R produce pelo blanco y negro. Si un toro portador es cruzado con vacas portadores, determine la probabilidad de que **a)** el primer descendiente que nazca sea rojo y blanco, **b)** los primeros cuatro descendientes sean blanco y negro, **c)** ¿Cuál es la proporción fenotípica esperada entre la progenie resultante de la retrocruza entre vacas F_1 blanco y negro con el toro portador?, **d)** Si el toro portador se cruza con vacas blanco y negro homocigas, ¿qué proporción fenotípica puede esperarse entre la progenie de la retrocruza de vacas F_1 x el macho portador?

Solución

a) R = Pelo Blanco y negro

rr = Pelo rojo y blanco

a) P. $\frac{1}{4} Rr \times \frac{1}{4} Rr$
 G. $R \ r \ R \ r$

F_1 ; $\frac{1}{4} RR$;	$\frac{2}{4} Rr$;	$\frac{1}{4} rr$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{3}{4} R - = \frac{3}{4} \text{ Blanco y negro} \\ \frac{1}{4} rr = \frac{1}{4} \text{ Rojo y blanco} \end{array} \right.$
Blanco y negro	Blanco y negro	Rojo y blanco	

b) Prob. 4 descendientes blanco y negro = $(\frac{3}{4})^4 = (\frac{3}{4})^4 = 81/256$

c) Retro cruza vacas F_1 blanco y negro con toro portador

	Rr	$\left\{ \begin{array}{l} (\frac{1}{4} RR; \frac{2}{4} Rr) \times Rr \end{array} \right.$
$\frac{1}{4} RR$	$\frac{1}{4} (RR \times Rr)$	
$\frac{2}{4} Rr$	$\frac{2}{4} (Rr \times Rr)$	

Resolviendo las cruza;

$$\frac{1}{4} (RR \times Rr) = \frac{1}{4} (\frac{1}{2} RR ; \frac{1}{2} Rr) = \underbrace{\frac{1}{8} RR ; \frac{1}{8} Rr}$$

$\frac{2}{8} R - = \frac{1}{4} \text{ Blanco y negro}$

$$\frac{2}{4} (Rr \times Rr) = \frac{2}{4} (\frac{1}{4} RR ; \frac{2}{4} Rr ; \frac{1}{4} rr)$$

$$\underbrace{\frac{2}{16} RR; \frac{4}{16} Rr ; \frac{2}{16} rr}$$

$\frac{6}{16} R - = \frac{3}{8} \text{ Blanco negro}$

$\frac{2}{16} rr = \frac{1}{8} \text{ Rojo y blanco}$

Sumando

Blanco y negro: $\frac{1}{4} + \frac{3}{8} = \frac{2+3}{8} = \frac{5}{8}$

Rojo y blanco: $\frac{1}{8}$

d) P. $\frac{1}{2}RR \times \frac{1}{2}Rr$
 F1: $\frac{1}{2}RR; \frac{1}{2}Rr$

Todas Blanco y negro

	Rr
$\frac{1}{2}RR$	$\frac{1}{2}(RR \times Rr)$
$\frac{1}{2}Rr$	$\frac{1}{2}(Rr \times Rr)$

Resolviendo las cruzas

$$\frac{1}{2}(RR \times Rr) = \frac{1}{2}(\frac{1}{2}RR; \frac{1}{2}Rr) = \frac{1}{4}RR; \frac{1}{4}Rr = \frac{2}{4} \text{ Blanco y negro}$$

$$= \frac{1}{2} \text{ Blanco y negro}$$

$$\frac{1}{2}(Rr \times Rr) = \frac{1}{2}(\frac{1}{4}RR; \frac{2}{4}Rr; \frac{1}{4}rr)$$

$$= \frac{1}{8}RR; \frac{2}{8}Rr; \frac{1}{8}rr$$

$\frac{3}{8}$ Blanco y negro; $\frac{1}{8}$ Rojo y blanco

Resumen de cruzas

Cruzas	Blanco y negro	Rojo y Blanco
1	1/2	-
2	3/8	1/8
Total	7/8	1/8

2.10. Cobayos negros heterocigotos (Bb) se aparean con cobayos recesivos homocigotos (bb). Prediga las proporciones genotípicas y fenotípicas esperadas de la retrocruza de un descendiente F1 negro con: (a) El padre negro, (b) El padre blanco.

Solución

P: Bb x Bb

F1: $\frac{1}{2}Bb; \frac{1}{2}bb$

a) $\frac{1}{2}(Bb \times Bb) = \frac{1}{2}(\frac{1}{4}BB; \frac{2}{4}Bb; \frac{1}{4}bb) = \frac{1}{2}(\frac{3}{4}B-; \frac{1}{4}bb) =$
 $\frac{3}{8}B- = \frac{3}{8} \text{ Negro}; \frac{1}{4}bb = \frac{1}{4} \text{ Blanco}$

b) $\frac{1}{2}(Bb \times bb) = \frac{1}{2}(\frac{1}{2}Bb; \frac{1}{2}bb) = \frac{1}{4}Bb = \frac{1}{4} \text{ Negro}; \frac{1}{4}bb = \frac{1}{4} \text{ Blanco}$

2.11. Cuando se cruzan gallinas de plumas blancas manchadas con aves de plumas negras, toda su descendencia es azul pizarra (azul andaluz). Cuando la progenie se cruza entre si, produce aves con plumas blancas, azules y negras en una proporción de 1:2:1 respectivamente. a) ¿Cómo se heredan estos rasgos de las plumas? b) usando símbolos apropiados indique los genotipos de cada fenotipo.

Solución

A =Blanca, Aa = Azul pizarra, aa = Negro

P: Aves plumas blancas manchadas x Aves plumas negras

F1: Aves azul pizarra (azul andaluz)

F2: F1 x F1

a) P: AA x aa



F1: Aa

F2: F1 x F1

Aa x Aa

$\frac{1}{4}$ AA= $\frac{1}{4}$ Blanca, $\frac{2}{4}$ Aa = $\frac{2}{4}$ Azul pizarra, $\frac{1}{4}$ aa = $\frac{1}{4}$ Negro

b) Es un tipo de herencia intermedias y está dado por los alelos: **AA** = Blanca, **Aa** = Azul pizarra, **aa** = Negro

2.12. Las plumas sedosas en las aves están producidas por un gene cuyo efecto es recesivo frente a las plumas normales. **a)** Si se criasen 1200 pollos en un cruce entre individuos que fueran heterocigóticos para este gene, ¿cuántos se esperaría que fueran de plumas sedosas y cuántos normales? **b)** Si se dispusiera de un pollo de plumaje normal, ¿Cuál sería la manera más fácil de determinar si es homocigótico o heterocigótico?

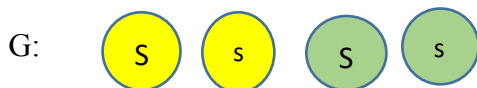
Solución

S = Normales

ss = Sedosas

a)

P: Ss x Ss



F2: $\frac{1}{4}$ SS = Normal; $\frac{2}{4}$ Ss = Normal; $\frac{1}{4}$ s = Sedosas

Cantidad: $\frac{1}{4}$ SS + $\frac{2}{4}$ Ss = $\frac{3}{4}$ (1200) = 900 normales

$\frac{1}{4}$ ss = $\frac{1}{4}$ (1200) = 300 sedosas

c) Para determinar si el pollo normal es homocigoto o heterocigoto, realizar una cruce de prueba o retrocruzamiento hacia el homocigoto recesivo.

ALELOS CODOMINANTES

2.13. El caballo palomino es un híbrido que exhibe un color dorado con crin y cola más claras. Un par de alelos codominantes (D^1 y D^2) están involucrados en los colores de la herencia de la piel. El genotipo homocigoto para el alelo D^1 produce caballos castaños (rojizos), el heterocigoto produce los palominos y los del genotipo homocigoto para el alelo D^2 son casi blancos y se les llama cremellos. **a)** A partir de cruza entre palominos, determine la proporción esperada de palomino: no palomino entre la descendencia. **b)** ¿Qué porcentaje de la descendencia no palomino en el inciso **a)** es de línea pura? **c)** Cuál cruce produce únicamente palominos?

Solución

a) P: D^1D^2 x D^1D^2

F1: $\frac{1}{4} D^1D^1 = \frac{1}{4}$ Rojizos; $\frac{2}{4} D^1D^2 =$ Palomino; $\frac{1}{4} D^2D^2 =$ Cremellos

b) P: D^1D^1 x D^1D^1

F1: $D^1D^1 =$ Todos Rojizos (fenotipo)

P: D^2D^2 x D^2D^2

F1: $D^2D^2 =$ Todos Cremellos (fenotipo)

c) P: D^1D^1 x D^2D^2

$D^1D^2 =$ Todos Palominos (fenotipo)

2.14. El color de piel amarillo de los cobayos lo produce un genotipo homocigoto $C^Y C^Y$ y el color crema $C^Y C^w$ y el color blanco con genotipo $C^w C^w$. **a)** ¿Qué proporción genotípica y fenotípica se espera de la cruce entre cobayos cremas?, **b)** ¿Qué proporción genotípica y fenotípica se espera de la cruce entre cobayos machos amarillos y hembras cremas de la F1?

Solución

a) P: $C^Y C^Y$ x $C^Y C^w$

F1: $\frac{1}{4} C^Y C^Y = \frac{1}{4}$ Amarillo; $\frac{2}{4} C^Y C^w = \frac{2}{4}$ Crema; $\frac{1}{4} C^w C^w = \frac{1}{4}$ Blanco

b) Cruza de cobayo macho amarillo y hembra crema de la F1

P: $\frac{2}{4} C^Y C^w$ x $\frac{1}{4} C^Y C^Y$

	$\frac{2}{4} C^Y C^w$
$\frac{1}{4} C^Y C^Y$	$\frac{2}{16}$ ($C^Y C^Y$ x $C^Y C^w$)

$\frac{2}{16} (C^Y C^Y \times C^Y C^w) = \frac{2}{16} (\frac{1}{2} C^Y C^Y; \frac{1}{2} C^Y C^w) = \frac{2}{32} C^Y C^Y; \frac{2}{32} C^Y C^w$

R. $\frac{1}{16} C^Y C^Y = \frac{1}{16}$ Amarillo; $\frac{1}{16} C^Y C^w =$ Crema

ALELOS LETALES

2.15. Un par de alelos codominantes gobierna el color de la hoja del cotiledón en el frijol de soya. El genotipo homocigoto $C^G C^G$ produce verde oscuro, el genotipo heterocigoto $C^G C^Y$ produce verde claro y el otro genotipo homocigoto $C^Y C^Y$ produce hojas amarillas tan deficientes en cloroplastos que la plántula no alcanza la madurez. Si se polinizan plantas verde oscuras únicamente con plantas verde claro y la F_1 se cruza al azar para producir la F_2 , ¿qué proporciones genotípicas y fenotípicas se pueden esperar en las plantas F_2 maduras?

Solución

$C^G C^G$ = Verde oscuro

$C^G C^Y$ = Verde claro

$C^Y C^Y$ = Amarillo (muere)

P: $C^G C^G \times C^G C^Y$

F_1 : $\frac{1}{2} C^G C^G$; $\frac{1}{2} C^G C^Y$

Verde oscuro Verde claro

Cruzamiento al azar de la F_1

	$\frac{1}{2} C^G C^G$		$\frac{1}{2} C^G C^Y$
$\frac{1}{2} C^G C^G$	$\frac{1}{4} (C^G C^G \times C^G C^G)$	1	$\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^G)$ 2
$\frac{1}{2} C^G C^Y$	$\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^G)$	3	$\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^Y)$ 4

Resolviendo las cruzas:

Cruza 1: $\frac{1}{4} (C^G C^G \times C^G C^G) = \frac{1}{4} C^G C^G$

Cruza 2: $\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^G) = \frac{1}{4} (\frac{1}{2} C^G C^G; \frac{1}{2} C^G C^Y) = \frac{1}{8} C^G C^G; \frac{1}{8} C^G C^Y$

Cruza 3: $\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^G) = \frac{1}{4} (\frac{1}{2} C^G C^G; \frac{1}{2} C^G C^Y) = \frac{1}{8} C^G C^G; \frac{1}{8} C^G C^Y$

Cruza 4: $\frac{1}{4} (C^G C^Y \times C^G C^Y) = \frac{1}{4} (\frac{1}{4} C^G C^G, \frac{2}{4} C^G C^Y; \frac{1}{4} C^Y C^Y)$
} Muere

El genotipo $C^Y C^Y$ muere, por lo tanto la frecuencia de la craza cambia

Cruza 4: $\frac{1}{4} (\frac{1}{3} C^G C^G, \frac{2}{3} C^G C^Y) = \frac{1}{12} C^G C^G, \frac{2}{12} C^G C^Y$

Resumiendo los cruzamientos:

Cruzamiento	C ^G C ^G	C ^G C ^Y
1	1/4	-
2	1/8	1/8
3	1/8	1/8
4	1/12	1/12
Total	7/12 = 0.6	5/12 = 0.4

- 2.16. En las crías de perros mexicanos sin pelo, (tepezcuintles) la ausencia de pelo la produce un genotipo heterocigoto (*Hh*). Los perros normales son homocigotos recesivos (*hh*). Los cachorros homocigotos para el alelo *H* suelen nacer muertos con anomalías en la boca y ausencia de orejas. Si el promedio de la cantidad de la camada es aproximadamente de seis entre cruzamientos de perros sin pelo, ¿qué promedio pudiera esperarse en el número de descendientes sin pelo y normales que provinieran del apareamiento de perros sin pelo y normales?

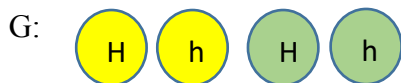
Solución

hh = Normal

Hh = Ausencia de pelo

HH = Muere

P: Hh x Hh



F1: 1/4 HH = 1/4 Muere; 2/4 Hh = 2/4 Sin pelo; 1/4 hh = 1/4 Normal

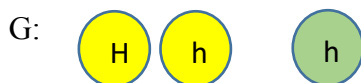
En esta generación los genotipos HH mueren por lo tanto cambia la frecuencia:

$$2/3 Hh (6) = 12/3 Hh = 4 \text{ Sin pelo}$$

$$1/3 hh (6) = 6/3 hh = 2 \text{ Normales}$$

Ahora cruzando:

P: Hh x hh



F1: 1/2 Hh = 1/2 Sin pelo; 1/2 hh = 1/2 Normal

$$1/2 Hh (6) = 6/2 Hh = 3 \text{ Sin pelo}$$

$$1/2 hh (6) = 6/2 hh = 3 \text{ Normales}$$

2.17. En los conejos la anomalía pelger implica una segmentación nuclear anormal de las células blancas. Los pelger son heterocigotos (Pp), los individuos normales son homocigotos (PP), los de genotipo homocigoto recesivo (pp) tienen el esqueleto severamente deformado y normalmente mueren antes de nacer o poco después. Si se cruzan conejos pelger, ¿qué proporciones fenotípicas se esperan en los adultos F2?

Solución

PP = Normal
Pp = Pelger
pp = Letal

P: Pp x Pp

F1: 1/4 PP = Normal; 2/4 Pp = Pelger; 1/4 pp
}
Muere

Cambia la frecuencia a:

1/3 PP = Normal; 2/3 Pp = Pelger

F2: F1 x F1

	1/3 PP		2/3 Pp	
1/3 PP	1/9 (PP x PP)	1	2/9 (PP x Pp)	2
2/3 Pp	2/9 (PP x Pp)	3	4/9 (Pp x Pp)	4

Resolviendo los cruzamientos:

Cruza 1: 1/9 (PP x PP) = 1/9 PP = 1/9 Normal
Cruza 2: 2/9 (PP x Pp) = 2/9 (1/2 PP; 1/2 Pp) = 2/18 PP; 2/18 Pp
Cruza 3: 2/9 (PP x Pp) = 2/9 (1/2 PP; 1/2 Pp) = 2/18 PP; 2/18 Pp
Cruza 4: 4/9 (Pp x Pp) = 4/9 (1/4 PP; 2/4 Pp; 1/4 pp) = 4/9 (1/3 PP; 2/3 Pp) =
}
Muere

El genotipo homocigoto recesivo (pp) muere. La Cruza 4 cambia de frecuencia.

Cruza 4: = 4/27 PP; 8/27 Pp

Resumen de cruzas:

Cruzas	PP	Pp
1	1/9	-
2	2/18	2/18
3	2/18	2/18
4	4/27	8/27
Total	78/162 = 0.48	252/486 = 0.52

PP: 1/9+2/18+2/18+4/27 = (18+18+18+24)/162 = 78/162 = 0.48

Pp: 2/18+2/18+8/27 = (54+54+144)/486 = 252/486 = 0.52

2.18. El color de la piel de los ratones es codificado por una serie alélica múltiple en la cual el alelo A^y , cuando es homocigoto, es mortal al principio del desarrollo embrionario, pero produce color amarillo cuando se encuentra en estado heterocigoto con otros alelos. El color del agutí (color parduzco) es codificado por el alelo A , y el blanco por el recesivo a . La jerarquía de dominancia es la siguiente: $A^y > A > a$. ¿Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan de la generación F1 viable a partir de la combinación de los genotipos portadores de amarillo y agutí?

Solución

$A^y A^y$ = letal (muere)

$A^y A$ = Amarillo

$A a$ = Agutí

$a a$ = Blanco

¿Genotipos y fenotipos en F1?

P: $A^y A \times A^y a$

G: $A^y \quad A \quad A^y \quad a$

F1: $\frac{1}{4} A^y A^y$; $\frac{1}{4} A^y a$; $\frac{1}{4} A^y A$; $\frac{1}{4} Aa$

Muere Amarillo Amarillo Agutí

Pero $\frac{1}{4}$ muere, entonces la proporción esperada cambia

R. $\frac{1}{3} A^y a$; $\frac{1}{3} A^y A$; $\frac{1}{3} Aa = \frac{2}{3}$ Amarillo; $\frac{1}{3}$ Agutí

ALELOS MÚLTIPLES

2.19. En el conejillo de Indias, uno de los genes que afectan al color del pelaje tiene una serie de alelos diferentes. En una determinada cepa de conejillos de Indias, las combinaciones homocigóticas de estos alelos producen los siguientes fenotipos:

$$\begin{array}{ll} C^+ C^+ = \text{negro}, & C^d C^d = \text{crema}, \\ C^k C^k = \text{sepia}, & C^a C^a = \text{albino} \end{array}$$

Asumiendo que estos alelos muestran dominancia completa en el orden, $C^+ > C^k > C^d > C^a$, ¿Cuáles sería los fenotipos y las proporciones que se esperarían entre la descendencia de los siguientes cruzamientos?:

- (a) Negro homocigótico x sepia homocigótico?
- (b) Negro homocigótico x crema homocigótico?
- (c) Negro homocigótico x albino homocigótico?
- (d) Sepia homocigótico x crema ?
- (e) Sepia homocigótica x crema heterocigótica?

Solución

- a) Negro homocigótico x sepia homocigótico

$$C^y C^y \times C^k C^k$$

$$C^y C^k \rightarrow \text{genotipo}$$

$$\text{Todos Negro} \rightarrow \text{fenotipo}$$

- b) Negro homocigótico x crema homocigótico

$$C^y C^y \times C^d C^d$$

$$C^y C^d \rightarrow \text{genotipo}$$

$$\text{Todos Negro} \rightarrow \text{fenotipo}$$

- c) Negro homocigótico x albino homocigótico

$$C^y C^y \times C^a C^a$$

$$C^y C^a \rightarrow \text{genotipo}$$

$$\text{Todos Negro} \rightarrow \text{fenotipo}$$

- d) P. $C^k C^k \times C^d C^a$

$$\text{F1 } \underbrace{\frac{1}{4} C^y C^d, \frac{1}{4} C^y C^a}_{\text{}}; \underbrace{\frac{1}{4} C^k C^d, \frac{1}{4} C^k C^a}_{\text{}} \rightarrow \text{genotipos}$$

$$\frac{2}{4} \text{ Negro}$$

$$\frac{2}{4} \text{ Sepia} \rightarrow \text{fenotipo}$$

2.20. La herencia del color del pelaje en el ganado incluye una serie de alelos múltiples con una jerarquía de dominancia $S > s^h > s^c > s$. El alelo S produce una banda blanca alrededor de la parte media del cuerpo del animal que es denominado faja holandesa; el alelo s^h produce manchado tipo hereford; el color sólido resulta del alelo s^c ; y un manchado tipo Holstein de un alelo s. Machos homocigos con faja holandesa son cruzados con hembras con manchado tipo holstein. Las hembras F1, son cruzadas con un macho con manchado tipo hereford de genotipo $s^h s^c$. Pronostique las frecuencias genotípicas y fenotípicas en la descendencia.

Solución

$$S > s^h > s^c > s$$

S = Faja holandesa

s^h = Hereford

s^c = Sólido

s = Manchado tipo Holstein

$$P: \quad SS \quad \times \quad ss$$

$$F1: \quad \quad Ss = \text{Todos faja holandesa}$$

$$P: \quad Ss \quad \times \quad s^h s^c$$

$$F1: \quad \frac{1}{4} S s^h; \frac{1}{4} S s^c; \frac{1}{4} s^h s^c; \frac{1}{4} s^c s \quad \longrightarrow \quad \text{Genotipos}$$

$$\text{Fenotipos: } \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{2}{4} \text{ Faja holandés} = \frac{1}{2} \text{ Faja holandesa}$$

$$\frac{1}{4} \text{ Hereford}$$

$$\frac{1}{4} \text{ Sólido}$$

Bibliografía

Avers, Ch. J. (1983). *Biología celular*. Ed. Iberoamericana, Trad. Irma de León Rodríguez, Aura Judith Pérez Zapata, Mexico D.F, México.

Gonick, L., & Wheelis, M. (1991). *The cartoon guide to GENETICS*. Harper Collins Publishers. 215 p.
<https://drive.google.com/drive/folders/1kqhGU7I6yuXUoxDNeRzGusfZgWGJdsGC>

Laurentin Táriba, H.E. (2023). *Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management*. Springer, Barquisimeto, Venezuela.
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>

Reyes Matamoros, J.M. (2001). *Diccionario de Biología*. 2ed. Universidad Autónoma de Puebla, México. https://www.academia.edu/20124085/Diccionario_de_biologia

Stanfield, W.D. (1993). *Genética*. Mac Graw Hill, México D.F., México. 574 p.
https://www.academia.edu/36488064/Teoria_y_problemas_de_genetica_Schaum

Strickberger, M.W. (1988). *Genética*. Trad. del Inglés por José Luis Ménsua. OMEGA, Barcelona, España. 869 p.

William, K. (2006) *Conceptos de genética*. Pearson Prentice Hill, Madrid, España.

1.3. Dihíbridos y trihíbridos

Introducción

El estudio de Mendel de las diferencias génicas en los cruces nonohíbridos condujeron, como hemos visto, al descubrimiento del principio de segregación. Mediante este principio fue posible predecir la separación entre dos alelos diferentes de un solo par génico y su subsiguiente comportamiento en cada generación. Aunque este descubrimiento, en sí mismo, era de gran importancia, Mendel no detuvo en este punto sus investigaciones, sino que continuó considerando la segregación de los individuos que diferían en dos pares de genes o de cruces dihíbridos.

















Mendel para demostrar estos cruces utilizó un cruce entre plantas con semillas lisas y amarillas con otra planta con semillas verdes y rugosas. Al obtener la primera generación filial (F1), él encontró que todos eran lisas y amarillas; que cuando las autofecundó para obtener la segunda generación filial (F2), obtuvo 556 semillas, de las cuales obtuvo las siguientes proporciones: 315 amarillas y lisas, 108 verdes y lisas, 101 amarillas y rugosas y 32 verdes y rugosas. Estos números se aproximan a la proporción 9: 3: 3: 1. Dándose cuenta biológicamente que los caracteres se heredan **independientemente**, es decir que una planta sea lisa o rugosa no interfiere con la probabilidad de que sea amarilla o verde. Esto dio lugar a la tercera ley de Mendel o **ley de la independencia**, aspecto que ya discutimos anteriormente.





A continuación, describiremos de manera sucinta y concisa los sistemas más utilizados para resolver problemas en dihíbridos y trihíbridos.





Sistemas para resolver dihíbridos

Tablero gamético (Cuadro de Punnett)

Este tablero consiste en elaborar una tabla donde se pone los gametos de las hembras en las columnas y de los machos en las filas o viceversa, según les facilite a los lectores.

		♂ gametos			
		AB $\frac{1}{4}$	Ab $\frac{1}{4}$	ab $\frac{1}{4}$	aB $\frac{1}{4}$
♀ gametos	AB $\frac{1}{4}$	AABB $\frac{1}{16}$ 	AABb $\frac{1}{16}$ 	AaBb $\frac{1}{16}$ 	AaBB $\frac{1}{16}$ 
	Ab $\frac{1}{4}$	AABb $\frac{1}{16}$ 	AAbb $\frac{1}{16}$ 	Aabb $\frac{1}{16}$ 	AaBb $\frac{1}{16}$ 
	ab $\frac{1}{4}$	AaBb $\frac{1}{16}$ 	Aabb $\frac{1}{16}$ 	aabb $\frac{1}{16}$ 	aaBb $\frac{1}{16}$ 
	aB $\frac{1}{4}$	AaBB $\frac{1}{16}$ 	AaBb $\frac{1}{16}$ 	aaBb $\frac{1}{16}$ 	aaBB $\frac{1}{16}$ 

 :
  :
  :
 

 Lisa, amarilla  Rugosa, amarilla
 Lisa, verde  Rugosa, verde

Tablero genotípico y fenotípico

Tablero genotípico.

F1: BbLl x BbLl
 Negro, corto Negro, corto

Considerando sólo el locus B, Bb x Bb produce $\frac{1}{4}$ BB, $\frac{1}{2}$ Bb; $\frac{1}{4}$ bb. Asimismo, para el locus L. Ll. Ll x Ll produce $\frac{1}{4}$ LL; $\frac{1}{2}$ Ll; $\frac{1}{4}$ ll. Coloquemos estas probabilidades genotípicas en un tablero para combinar las probabilidades independientes por multiplicación.

F2:	$\frac{1}{4}$ LL	$\frac{1}{2}$ Ll	$\frac{1}{4}$ ll
$\frac{1}{4}$ BB	1/16 BBLL	1/8 BB Ll	1/16 BB ll
$\frac{1}{2}$ Bb	1/16 BbLL	1/4 Bb Ll	1/16 Bb ll
$\frac{1}{4}$ bb	1/16 bbLL	1/8 bb Ll	1/16 bb ll

Tablero genotípico.

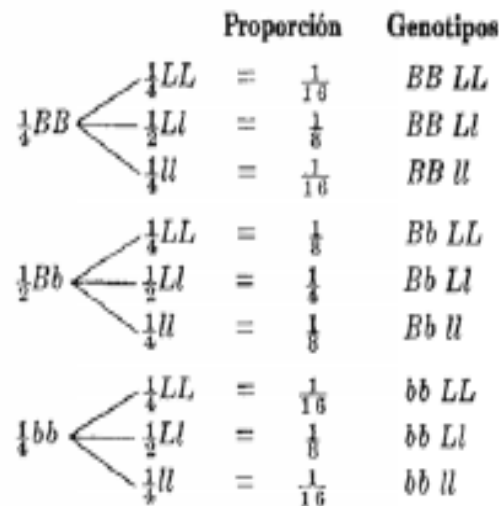
F1: BbLl x BbLl
 Negro, corto Negro, corto

Considerando sólo el locus B, Bb x Bb produce $\frac{3}{4}$ de negro y $\frac{1}{4}$ de blancos. Asimismo, en el locus L. Ll. Ll x Ll produce $\frac{3}{4}$ de pelo corto y $\frac{1}{4}$ de pelo largo. Coloquemos estas probabilidades fenotípicas independientes en un atablero para combinarlas por multiplicación. $\frac{1}{4}$ LL; $\frac{1}{2}$ Ll; $\frac{1}{4}$ ll. Coloquemos estas probabilidades genotípicas en un tablero para combinar las probabilidades independientes por multiplicación.

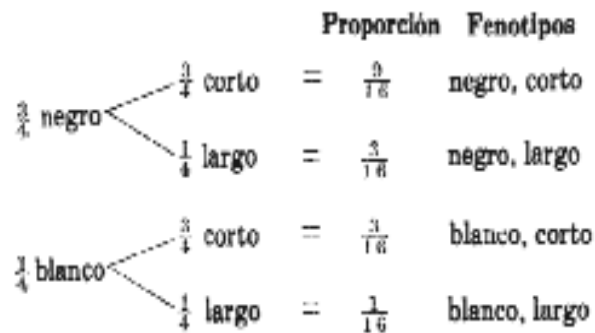
F2:	$\frac{3}{4}$ negro	$\frac{1}{4}$ blanco
$\frac{3}{4}$ corto	9/16 negro, corto	3/16 blanco, corto
$\frac{1}{4}$ largo	3/16 negro, largo	1/16 blanco, largo

Sistema de ramificación

Tricotomía genotípica.



Dicotomía fenotípica.



Índices dihíbridos modificados

La proporción dihíbrida clásica puede ser modificada si uno o ambos loci poseen alelos codominantes o alelos mortales. Son precisamente estos caracteres los que modifican las proporciones fenotípicas en la progenie adulta, tal como observamos en la siguiente tabla.

Relaciones alélicas en padres dihíbridos		Proporción fenotípica esperada en adultos
Primer locus	Segundo locus	
Dominante-recesivo	codominantes	3:6:3:1:2:1
Codominantes	codominantes	1:2:1:2:4:2:1:2:1
Dominante-recesivo	mortal*	3:1:6:2
Codominante	mortal*	1:2:1:2:4:2
mortal*	mortal*	4:2:2:1

Fuente: Stanfield (1984)

Combinaciones mayores

Los métodos para resolver dos cruce de factores pueden fácilmente ayudar a la solución de problemas que implican a su vez tres o más pares de factores autosómicos de distribución independiente. Tenemos entonces que para cualquier número de pares heterocigotos de factores (**n**) en el F1 se aplican las siguientes fórmulas generales.

Número de gametos F1 diferentes: **2ⁿ**

Número de genotipos F2: **3ⁿ**

Número de diferentes combinaciones gaméticas F1: **4ⁿ**

PROBLEMAS RESUELTOS DE DIHIBRIDOS

TRANSMISIÓN INDEPENDIENTE

Problemas en animales e insectos

2.21. Si dos pares de genes A y a y B y b segregan independientemente, siendo A dominante sobre a, y B dominante sobre b ¿Cuál es la probabilidad de obtener?

- a) Un gameto AB de un individuo AaBb
- b) Un gameto AB de un individuo AABb
- c) Un cigoto AABB de un cruce AaBb x AaBb
- d) Un cigoto AABB de un cruce aabb x AABB
- e) Un fenotipo AB de un cruce AaBb x AaBb
- f) Un fenotipo AB de un cruce aabb x AABB
- g) Un fenotipo aB de un cruce AaBb x AaBB

Solución

a) gameto AB de AaBb

$\frac{1}{4}$ AB; $\frac{1}{4}$ AB; $\frac{1}{4}$ aB; $\frac{1}{4}$ ab

R. $\frac{1}{4}$

b) Gameto AB de AABb

$\frac{1}{2}$ AB; $\frac{1}{2}$ Ab

R. $\frac{1}{2}$

c) Aa Bb x Aa Bb

Aa x Aa Bb x Bb

$\frac{1}{4}$ AA x $\frac{1}{4}$ BB = $\frac{1}{16}$ AABB

d) 0

e) Aa Bb x Aa Bb

Aa x Aa Bb x Bb

$\frac{3}{4}$ A- x $\frac{3}{4}$ B- = $\frac{9}{16}$ A- B-

f) 1 o todos

g) Aa Bb x Aa BB

Aa x Aa Bb x BB

$\frac{1}{4}$ aa x Todos B- = $\frac{1}{4}$ aa B-

2.22. En la cruce progenitora *AABBCCDDEE* X *aabbccdee*: **a)** ¿cuántos diferentes gametos pueden formarse en la F₁?, **b)** ¿cuántos diferentes genotipos se esperan en la F₂?, **c)** ¿cuántos cuadros serían necesarios para acomodar la F₂ en un tablero de ajedrez gamético?

Solución

a) *AABBCCDDEE* X *aabbccdee*

G. ABCDE abcde

F1 AaBbCcDdEe

R. $2^n = 2^5 = 32$

b) F2: F1 x F1

AaBbCcDdEe X *AaBbCcDdEe*

G. 32 32

R. $3^n = 3^5 = 243$

c) No. de cuadros

$2^n \times 2^n = 2^5 \times 2^5 = 1024$

2.23. En los perros el color del pelaje oscuro es dominante sobre el albino, y el pelo corto sobre el largo. Si estos efectos están producidos por dos pares de genes que segregan independientemente, escríbase los genotipos más probables para los parentales de cada uno de los siguientes cruces usando los símbolos C y c para el color del pelaje oscuro y albino, y S y s para los alelos determinantes del pelo corto y largo respectivamente.

		Fenotipos de la descendencia			
		Oscuro corto	Oscuro largo	Albino corto	Albino Largo
A	Oscuro corto x oscuro corto	89	31	29	11
B	Oscuro corto x oscuro largo	18	19	0	0
C	Oscuro corto x albino corto	20	0	21	0
D	Albino corto x albino corto	0	0	28	9
E	Oscuro largo x oscuro largo	0	32	0	10
F	Oscuro corto x oscuro corto	46	16	0	0
G	Oscuro corto x oscuro largo	29	31	9	11

A. Oscuro corto x Oscuro corto

Cc Ss x *Cc Ss*

$9/16$ C-S- = $9/16$ (160) = **90 Oscuro cortos**

$3/16$ C-ss = $3/16$ (160) = **30 Oscuro largo**

$3/16$ cc S- = $3/16$ (160) = **30 Albino corto**

$1/16$ cc ss = $1/16$ (160) = **10 Albino largo**

B. Oscuro corto x Oscuro largo

CC Ss x *Cc ss*

G. CS Cs Cs cs

F1: $1/4$ CC Ss; $1/4$ Cc Ss; $1/4$ CCss; $1/4$ Cc ss

$1/4$ CC SC + $1/4$ Cc Ss = $2/4$ C- S- (37) = **18 Oscuro corto**

$$\frac{1}{4} CC ss + \frac{1}{4} Cc ss = \frac{2}{4} C- ss (37) = \mathbf{18 \text{ Oscuro largo}}$$

C. Oscuro corto x albino corto

$$Cc SS \times cc ss$$

G. CS cS cs

F1: $\frac{1}{2} Cc Ss = \frac{1}{2} (41) = \mathbf{20 \text{ Oscuro corto}}$

$$\frac{1}{2} cc Ss = \frac{1}{2} (41) = \mathbf{20 \text{ Albino corto}}$$

D. Albino corto x albino corto

$$cc Ss \times cc ss$$

G. cS cs cs

F1: $\frac{1}{2} cc Ss = \frac{1}{2} (37) = 18 \text{ Albino corto}$

$$\frac{1}{2} cc ss = \frac{1}{2} (37) = 18 \text{ Albino largo}$$

E. Oscuro largo x oscuro largo

$$Cc ss \times Cc ss$$

G. Cs cs Cs cs

F1: $\frac{1}{4} CC ss; \frac{1}{4} Cc ss; \frac{1}{4} CC ss; \frac{1}{4} cc ss$

$$\frac{1}{4} CC ss + \frac{1}{4} Cc ss + \frac{1}{4} CC ss = \frac{3}{4} C- ss = \frac{3}{4} (42) = \mathbf{32 \text{ Oscuro largo}}$$

$$\frac{1}{4} cc ss = \frac{1}{4} (42) = \mathbf{10 \text{ Albino largo}}$$

F. Oscuro corto x oscuro corto

$$CC Ss \times CC Ss$$

G. CS Cs CS Cs

F1: $\frac{1}{4} CC SS; \frac{1}{4} CC Ss; \frac{1}{4} CC Ss; \frac{1}{4} Cc ss$

$$\frac{1}{4} CC SS + \frac{1}{4} Cc Ss + \frac{1}{4} CC Ss = \frac{3}{4} C- SS (62) = \mathbf{46 \text{ Oscuro corto}}$$

$$\frac{1}{4} CC ss = \frac{1}{4} (62) = \mathbf{16 \text{ Oscuro largo}}$$

G. Oscuro corto x oscuro largo

$$Cc Ss \times Cc ss$$

G. CS Cs cS cs Cs cs

F1: $\frac{1}{8} CC Ss; \frac{1}{8} Cc Ss; \frac{1}{8} CC ss; \frac{1}{8} Cc ss; \frac{1}{8} Cc Ss; \frac{1}{8} cc Ss; \frac{1}{8} Cc ss; \frac{1}{8} cc ss$

$$\frac{1}{8} CC Ss + \frac{1}{8} Cc Ss + \frac{1}{8} Cc Ss = \frac{3}{8} C-S- (80) = 30$$

$$\frac{1}{8} CC ss + \frac{1}{8} Cc ss + \frac{1}{8} Cc ss = \frac{3}{8} C- ss (80) = 30$$

$$\frac{1}{8} cc Ss (30) = 10$$

$$\frac{1}{8} cc ss (30) = 10$$

4. $4/256 (Ff pp \times Ff pp) = 4/256 (1/4 FF pp; 2/4 Ff pp; 1/4 ff pp) = 4/1024 FF pp; 8/1024 Ff pp; 4/1024 ff pp = 12/1024 F- pp; 4/1024 ff pp$

Resumiendo los 4 cruzamientos:

Cruza	F- pp = Con pluma cresta simple	ff pp = Sin pluma con cresta simple
1	1/256	-
2	4/512	-
3	4/512	-
4	12/1024	4/1024
Total	1/32	1/256

Ff pp: $2/512 + 2/512 + 8/1024 = (4 + 4 + 1)/1024 = 9/1024 = 0,0087 = 0,87\%$

2.25. En aves de corral, la cresta en la cabeza es producida por un gene dominante *C* y la ausencia de esta a un gene recesivo *c*. El color negro de las plumas *R*- domina sobre el rojo *rr*. Un ave homóciga con plumas negras y sin cresta se cruza con un ave homóciga con plumas rojas y con cresta. ¿Qué proporciones genóticas y fenotípicas se esperan si solo se hace la cruce de prueba a las aves F₂ de plumas negras, con cresta?.

Sugerencia: considere las frecuencias relativas de los diferentes genotipos sólo en esta clase fenotípica.

Datos

C = con cresta

R = negro

cc = sin cresta

rr = rojo

Ave homóciga con plumas negras sin cresta x Ave homóciga con plumas rojas con cresta
Determinar la proporción genotípica y fenotípica de una cruce de prueba de aves F₂ de plumas negras con cresta

Solución

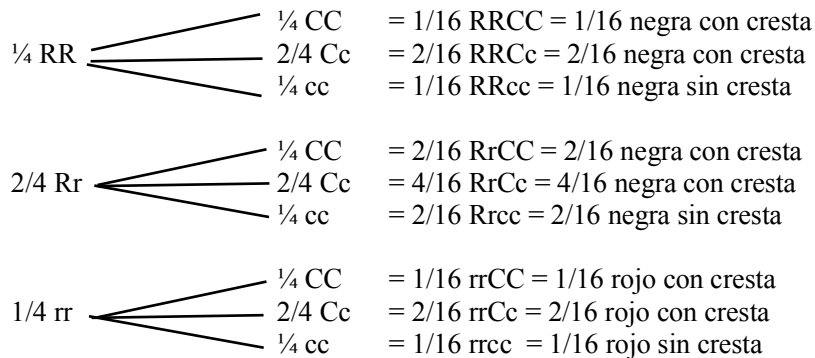
P. RR cc x rr CC

G Rr Cc = todos negros con cresta

F₂: F1 x F1

P. Rr Cr x Rr Cr

F₂: Método de ramificación: cada carácter es independiente.



Cruza de prueba

$\left. \begin{array}{l} 1/16 \text{ RRCC} \\ 2/16 \text{ RRCc} \\ 2/16 \text{ RrCC} \\ 4/16 \text{ RcCc} \end{array} \right\} \text{ X } \text{rrcc}$



R. 9/16 R-C- = 9/16 negro con cresta

2.26. Una oveja hibrida de pelo blanco y rizado homocigótico, se cruza con otro de pelo negro liso. El color blanco rizado es dominante. ¿Cómo serán los genotipos y fenotipos de las ovejas que se cruzan y de su descendencia en la F2?

Datos

B = Blanco R = Rizado

bb = Negro rr = Liso

Hibrido pelo blanco rizado homocigótico x pelo negro liso

Determine los genotipos y fenotipos de la descendencia.

Solución

P. Bb RR x bb rr

G. BR bR br

F1: ½ Bb Rr; ½ bb Rr

F2: F1 x F1

Se debe cruzar todos los individuos aleatoriamente (o al azar). Para esto utilizar un cuadro de genotipos.

F1	½ Bb Rr	½ bb Rr
½ Bb Rr	¼ (Bb Rr x Bb Rr) 1	¼ (Bb Rr x bb Rr) 2
½ bb Rr	¼ (Bb Rr x bb Rr) 3	¼ (bb Rr x bb Rr) 4

1. ¼ (Bb Rr x Bb Rr) = ¼ (9/16 B-R-; 3/16 B- rr; 3/16 bb R-; 1/16 bb rr) = **9/64 B- R-; 3/64 B- rr; 3/64 bb R-; 1/64 bb rr**

2. ¼ (Bb Rr x bb Rr) = ¼ (1/8 Bb RR; 1/8 Bb Rr; 1/8 bb RR; 1/8 bb RR; 1/8 Bb Rr; 1/8 Bb rr; 1/8 bb Rr; 1/8 bb rr) = 1/32 Bb RR; 1/32 Bb Rr; 1/32 bb RR; 1/32 bb RR; 1/32 Bb Rr; 1/32 Bb rr; 1/32 bb Rr; 1/32 bb rr = **3/32 Bb R-; 3/32 bb R-; 1/32 Bb rr; 1/32 bb rr**

3. ¼ (Bb Rr x bb Rr) = ¼ (1/8 Bb RR; 1/8 Bb Rr; 1/8 bb RR; 1/8 bb RR; 1/8 Bb Rr; 1/8 Bb rr; 1/8 bb Rr; 1/8 bb rr) = 1/32 Bb RR; 1/32 Bb Rr; 1/32 bb RR; 1/32 bb RR; 1/32 Bb Rr; 1/32 Bb rr; 1/32 bb Rr; 1/32 bb rr = **3/32 Bb R-; 3/32 bb R-; 1/32 Bb rr; 1/32 bb rr**

4. ¼ (bb Rr x bb Rr) = ¼ (¼ bb RR; ¼ bb Rr; ¼ bb Rr; ¼ bb rr) = 1/16 bb RR; 1/16 bb Rr; 1/16 bb Rr; 1/16 bb rr) = **3/16 bb R-; 1/16 bb rr**

Resumiendo

Cruza	B-R- = blanco rizado	B-rr = blanco liso	bb R- = negro rizado	bb rr = negro liso
1	9/64	3/64	3/64	1/64
2	3/32	1/32	3/32	1/32
3	3/32	1/32	3/32	1/32
4	-	-	3/16	1/16
Total	21/64 = 0.33	7/64 = 0.11	27/64 = 0.42	9/64 = 0.14

2.27. Se cruzan cerdos (*Sus scrofa domestica*) L.) de la raza Hampshire dihíbrido para altas en ganancias de peso, buena conformación y homocigoto para malos cortes de carnes magras con otra de bajo en ganancia de peso, mala conformación y buena para cortes de carnes magras homocigótica. ¿Qué proporción fenotípica y genotípica de los cerdos en la F2 serán heterocigóticos para ganancias de peso, buena conformación y buenos cortes de carnes magras?

[Considere que los alelos dominantes son ganancias de peso (P), buena conformación (C) y buenos cortes de carnes magras (M)].

Datos

P = ganancia de peso

pp = pérdida de peso

C = buena conformación

cc = mala conformación

M = buenos cortes de carne

mm malos cortes de carne

¿Qué proporción fenotípica y genotípica de los cerdos en la F2 serán heterocigóticos para ganancias de peso, buena conformación y buenos cortes de carnes magras?

Solución:

Cruzar raza Hampshire dihíbrido para altas en ganancias de peso, buena conformación y homocigoto para malos cortes de carnes magras con otra de bajo en ganancia de peso, mala conformación y buena para cortes de carnes magras homocigótica.

P. Pp Cc mm x pp cc MM

G.

	Gametos madre		Gametos padre
P	C – m = PCm		pcM
	c – m = Pcm		
P	C – m = pCm		
	c – m = pcm		

Ahora debemos cambiar los gametos de las hembras y los machos, en un cuadro de punnet.

Gametos	PCm	Pcm	pCm	Pcm
PcM	¼ Pp Cc Mm ganancia de peso, buena conformación, buenos cortes de carne	¼ Pp cc Mm ganancia de peso, mala conformación, buenos cortes de carne	¼ pp Cc Mm pérdida de peso, buena conformación, buenos cortes de carne	¼ pp cc Mm pérdida de peso, mala conformación, buenos cortes de carne

Para obtener la F3:

Debemos combinar todos los genotipos contra todos, respetando sus frecuencias. Para esto debemos organizar un cuadro de cruzamientos.

	¼ Pp Cc Mm	¼ Pp cc Mm	¼ pp Cc Mm	¼ pp cc Mm
¼ Pp Cc Mm	1/16 (Pp Cc Mm x Pp Cc Mm) 1	1/16 (Pp Cc Mm x Pp cc Mm) 2	1/16 (Pp cc Mm x pp Cc Mm) 3	1/16 (Pp cc Mm x pp cc Mm) 4
¼ Pp cc Mm	1/16 (Pp cc Mm x Pp Cc Mm) 5	1/16 (Pp cc Mm x Pp cc Mm) 6	1/16 (Pp cc Mm x pp Cc Mm) 7	1/16 (Pp cc Mm x pp cc Mm) 8
¼ pp Cc Mm	1/16 (pp Cc Mm x Pp Cc Mm) 9	1/16 (pp Cc Mm x Pp cc Mm) 10	1/16 (pp Cc Mm x pp Cc Mm) 11	1/16 (pp Cc Mm x pp cc Mm) 12
¼ pp cc Mm	1/16 (pp cc Mm x Pp Cc Mm) 13	1/16 (pp cc Mm x Pp cc Mm) 14	1/16 (pp cc Mm x pp Cc Mm) 15	1/16 (pp cc Mm x pp cc Mm) 16

Revolviendo las cruza:

Realmente no necesitamos resolver todos los cruzamientos, teniendo experiencia podrás darte cuenta que el genotipo que nos pide el problema (Pp Cc Mm), esta en una sola relación de todos los cruzamientos. En este caso solo en la cruz **1 de la tabla**.

2/4 Pp	¼ CC	¼ MM = 2/64 Pp CC MM
		2/4 Mm = 4/64 Pp CC Mm
		¼ mm = 2/64 Pp CC mm
	2/4 Cc	¼ MM = 4/64 Pp Cc MM
		2/4 Mm = 8/64 Pp Cc Mm
		¼ mm = 4/64 Pp Cc mm
	¼ cc	¼ MM = 2/64 Pp cc MM
		2/4 Mm = 4/64 Pp cc Mm
		¼ mm = 2/64 Pp cc mm

Por lo tanto, los individuos que nos interesan tienen las siguientes proporciones:

$$1/16 (8/64 Pp Cc Mm) = 8/1024 Pp Cc Mm = 1/128 Pp Cc Mm = 0.0078 Pp Cc Mm$$

O sea la probabilidad de encontrar un individuo idel es muy bajo.

2.28. En *Drosophilla melanogaster* se sabe que un par de genes afecta al tamaño del ala, y el alelo para el rasgo normal de las alas largas (vg^+) de este par tiene un efecto dominante sobre el alelo para alas cortas vestigiales (vg). Otro par génico que se transmite independientemente afecta al color del cuerpo. El alelo para el color normal del cuerpo (e^+) es dominante sobre el que produce un color ébano (e). Se hizo un cruce entre una mosca con alas normales y cuerpo de color ebony y una mosca con alas vestigiales y color de cuerpo normal. Los individuos normales de la F_1 se cruzaron entre sí y aparecieron 512 individuos en la F_2 . ¿Qué fenotipos se esperarían en la F_2 y en qué número se esperaría encontrarlos?

Datos

vg^+ = normal
 $vgvg$ = vestigial

e^+ = normal
 ee = ebony

Se hizo un cruce entre una mosca con alas normales y cuerpo de color ebony y una mosca con alas vestigiales y color de cuerpo normal. Los individuos normales de la F_1 se cruzaron entre sí y aparecieron 512 individuos en la F_2 . ¿Qué fenotipos se esperarían en la F_2 y en qué número se esperaría encontrarlos?

Solución

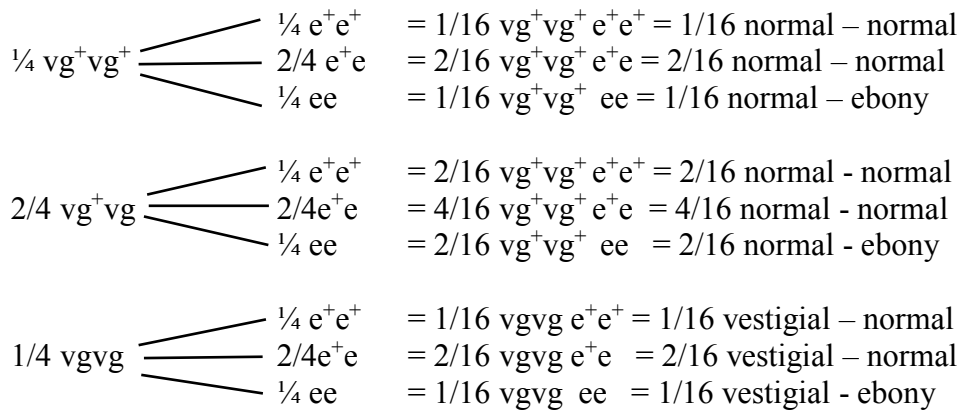
P. $vg^+vg^+ ee \times vgvg e^+e^+$

G $vg^+vg e^+e$ = todos alas normales y color normal

F2: $F_1 \times F_1$

P. $vg^+vg e^+e \times vg^+vg e^+e$

F2: Método de ramificación: cada carácter es independiente.



Resumiendo:

- $\frac{9}{16} vg^+ e^+ (512) = 288$ normal – normal
- $\frac{3}{16} vg^+ ee (512) = 96$ normal – ebony
- $\frac{3}{16} vgvg e^+ (512) = 96$ vestigial normal
- $\frac{1}{16} vgvg ee (512) = 32$ vestigial - ebony

- 2.29.** El color de la piel en el ganado de raza Shorthorn presenta un ejemplo clásico de alelos co-dominantes. El color rojo es codificado por un genotipo $C^R C^R$, el color roano (una mezcla de rojo y blanco) por un genotipo $C^R C^W$, y el color blanco por un genotipo $C^W C^W$. a) Cuando dos integrantes roanos de la raza Shorthorn se aparean entre sí, ¿qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan entre su descendencia? b) Si los individuos rojos de la raza Shorthorn se aparean con animales roanos, y la generación F_1 se aparea entre sí para producir la generación F_2 , ¿qué porcentaje de la generación F_2 será probablemente roana?

Datos:

$C^R C^R = \text{Rojo}$, $C^R C^W = \text{Roano}$, $C^W C^W = \text{Blanco}$

a) P. $C^R C^W \times C^R C^W$

G. C^R C^W C^R C^W

F1.

	C^R	C^W
C^R	$\frac{1}{4} C^R C^R$ Rojo	$\frac{1}{4} C^R C^W$ Roano
C^W	$\frac{1}{4} C^R C^W$ Roano	$\frac{1}{4} C^W C^W$ Blanco

Resumen fenotipos

$\frac{1}{4} C^R C^R = \frac{1}{4} \text{Rojo}$

$\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{2}{4} = \frac{1}{2} C^R C^W = \frac{1}{2} \text{Roano}$

$\frac{1}{4} C^W C^W = \text{Blanco}$

b) P. $C^R C^R \times C^R C^W$

G. C^R C^R C^R C^W

F1. $\frac{1}{2} C^R C^R = \frac{1}{2} \text{Rojo}$; $\frac{1}{2} C^R C^W = \frac{1}{2} \text{Roano}$

F2. F1 x F1

	$\frac{1}{2} C^R C^R$	$\frac{1}{2} C^R C^W$
$\frac{1}{2} C^R C^R$	$\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^R)$ 1	$\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^W)$ 2
$\frac{1}{2} C^R C^W$	$\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^W)$ 3	$\frac{1}{4} (C^R C^W \times C^R C^W)$ 4

Resolviendo las cruces

- $\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^R) = \frac{1}{4} C^R C^R$
- $\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^W) = \frac{1}{4} (\frac{1}{2} C^R C^R; \frac{1}{2} C^R C^W) = \frac{1}{8} C^R C^R; \frac{1}{8} C^R C^W$
- $\frac{1}{4} (C^R C^R \times C^R C^W) = \frac{1}{4} (\frac{1}{2} C^R C^R; \frac{1}{2} C^R C^W) = \frac{1}{8} C^R C^R; \frac{1}{8} C^R C^W$
- $\frac{1}{4} (C^R C^W \times C^R C^W) = \frac{1}{4} (\frac{1}{4} C^R C^R; \frac{2}{4} C^R C^W; \frac{1}{4} C^W C^W) = \frac{1}{16} C^R C^R; \frac{2}{16} C^R C^W; \frac{1}{16} C^W C^W$

Resumen

Cruza	$C^R C^R$ Rojo	$C^R C^W$ Roano	$C^W C^W$ Blanco
1	$\frac{1}{4}$	-	-
2	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	-
3	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	-
4	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$
Total	$\frac{9}{16} = 0.56$	$\frac{6}{16} = 0.38$	$\frac{1}{16} = 0.06$

Problemas agrícolas

2.30. Se cruzan tomates rojos híbridos y de tamaño normal homocigóticos con la variedad amarilla enana. ¿Qué proporción de los tomates rojos que salen en la F2 serán normales heterocigotos? [Los alelos dominantes son color rojo (R) y tamaño normal (N)].

Datos

R = rojo N = normal
rr = amarilla rr = enano

Híbridos y de tamaño normal homocigóticos con la variedad amarilla enana

¿Qué proporción de los tomates rojos que salen en la F2 serán normales heterocigotos?

Solución

P. Rr NN x rr nn

G. RN rN rn

F1: ½ Rr Nn; ½ rr Nn

F2: F1 x F1

Se debe cruzar todos los individuos aleatoriamente (o al azar). Para esto utilizar un cuadro de genotipos.

F1	½ Rr Nn		½ rr Nn
½ Rr Nn	¼ (Rr Nn x Rr Nn)	1	¼ (Rr Nn x rr Nn) 2
½ rr Nn	¼ (rr Nn x Rr Nn)	3	¼ (rr Nn x rr Nn) 4

1. ¼ (Rr Nn x Rr Nn) = ¼ (1/16 RR NN; 2/16 RR Nn; 1/16 RR nn; 2/16 Rr NN; 4/16 Rr Nn; 2/16 Rr nn; 1/16 rr NN; 2/16 rrNn; 1/16rrnn) = 1/64 RR NN; 2/64 RR Nn; 1/64 RR nn; 2/64 Rr NN; 4/64 RrNn; 2/64 Rr nn; 1/64 rr NN; 2/64 rr Nn; 1/64rr nn

2. ¼ (Rr Nn x rr Nn) = ¼ (1/8 Rr NN; 1/8 Rr Nn; 1/8 rr NN; 1/8 rr NN; 1/8 Rr Nn; 1/8 Rr nn; 1/8 rr Nn; 1/8 rr nn) = 1/32 Rr nn; 1/32 Rr Nn; 1/32 rr NN; 1/32 rr NN; 1/32 Rr Nn; 1/32 Rr nn; 1/32 rr Nn; 1/32 rr nn

3. ¼ (Rr Nn x rr Nn) = ¼ (1/8 Rr NN; 1/8 Rr Nn; 1/8 rr NN; 1/8 rr NN; 1/8 Rr Nn; 1/8 Rr nn; 1/8 rr Nn; 1/8 rr nn) = 1/32 Rr nn; 1/32 Rr Nn; 1/32 rr NN; 1/32 rr NN; 1/32 Rr Nn; 1/32 Rr nn; 1/32 rr Nn; 1/32 rr nn

4. ¼ (rr Nn x rr Nn) = ¼ (¼ rr NN; ¼ rr Nn; ¼ rr Nn; ¼ rr nn) = 1/16 rr NN; 1/16 rr Nn; 1/16 rr Nn; 1/16 rr nn)

Respuesta

Rojo normal heterocigoto: 2/64 RR Nn + 4/64 Rr Nn +1/32 Rr Nn +1/32 Rr Nr + 1/32 Rr Nn +1/32 Rr Nr = **7/34**

2.31. Se cruzan ajís (*Capsicum pubescens*) picantes híbridos y de tamaño normal homocigóticos con una variedad dulce enana. ¿Determine la proporción genotípica y fenotípica de la F2? [Los alelos dominantes son picante (P) y tamaño normal (N)].

Datos

P = picante N = normal
 pp = dulce rr = enano

Híbridos y de tamaño normal homocigóticos con la variedad amarilla enana

¿Qué proporción de los tomates rojos que salen en la F2 serán rojos y normales y heterocigotos?

Solución

P. Pr NN x pp nn
 G. PN pN pn
 F1: ½ Pp Nn; ½ pp Nn
 F2: F1 x F1

Se debe cruzar todos los individuos aleatoriamente (o al azar). Para esto utilizar un cuadro de genotipos.

F1	½ Pp Nn	½ pp Nn
½ Pp Nn	¼ (Pp Nn x Pp Nn) 1	¼ (Pp Nn x pp Nn) 2
½ pp Nn	¼ (Pp Nn x pp Nn) 3	¼ (pp Nn x pp Nn) 4

1. ¼ (Pp Nn x Pp Nn) = ¼ (9/16 P-N-; 3/16 P- nn; 3/16 pp N-; 1/16 pp nn) = **9/64 P-N-; 3/64 P-nn; 3/64 pp N-; 1/64 pp nn**

2. ¼ (Pp Nn x pp Nn) = ¼ (1/8 Pp NN; 1/8 Pp Nn; 1/8 pp NN; 1/8 pp NN; 1/8 Pp Nn; 1/8 Pp nn; 1/8 pp Nn; 1/8 pp nn) = 1/32 Pp nn; 1/32 Pp Nn; 1/32 pp NN; 1/32 pp NN; 1/32 Pp Nn; 1/32 Pp nn; 1/32 pp Nn; 1/32 pp nn = **3/32 Pp N-; 3/32 pp N-; 1/32 Pp nn; 1/32 pp nn**

3. ¼ (Pp Nn x pp Nn) = ¼ (1/8 Pp NN; 1/8 Pp Nn; 1/8 pp NN; 1/8 pp NN; 1/8 Pp Nn; 1/8 Pp nn; 1/8 pp Nn; 1/8 pp nn) = 1/32 Pp nn; 1/32 Pp Nn; 1/32 pp NN; 1/32 pp NN; 1/32 Pp Nn; 1/32 Pp nn; 1/32 pp Nn; 1/32 pp nn = **3/32 Pp N-; 3/32 pp N-; 1/32 Pp nn; 1/32 pp nn**

4. ¼ (pp Nn x pp Nn) = ¼ (¼ pp NN; ¼ pp Nn; ¼ pp Nn; ¼ pp nn) = 1/16 pp NN; 1/16 pp Nn; 1/16 pp Nn; 1/16 pp nn) = **3/16 pp N-; 1/16 pp nn**

Resumiendo

Cruza	P-N- = picante normal	P-nn = picante enano	pp N- = dulce normal	pp nn = dulce enano
1	9/64	3/64	3/64	1/64
2	3/32	1/32	3/32	1/32
3	3/32	1/32	3/32	1/32
4	-	-	3/16	1/16
Total	21/64 = 0.33	7/64 = 0.11	27/64 = 0.42	9/64 = 0.14

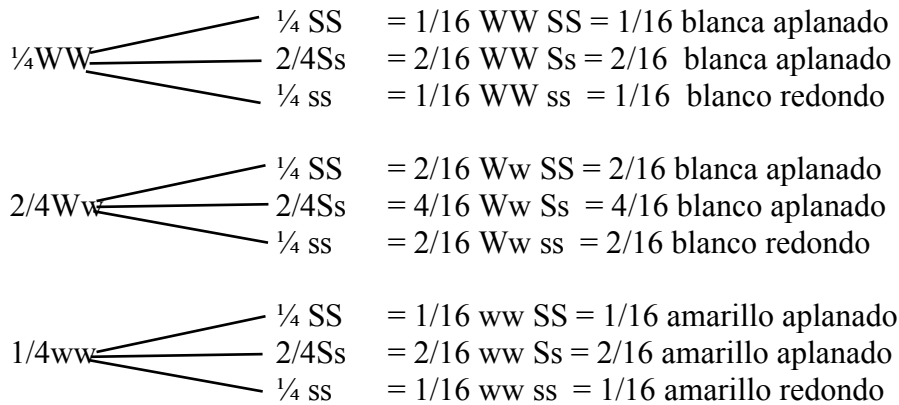
2.32. En la calabacita de verano, el color blanco de la fruta es codificado por un alelo dominante (*W*) y el color amarillo de la fruta por el recesivo (*w*). Un alelo dominante de otro locus (*S*) produce frutos en forma aplanada y su alelo recesivo (*s*) produce frutos en forma esférica. Si una variedad homocigota blanca en forma aplanada de genotipo *WWSS* se injerta con una variedad homocigota esférica amarilla (*wwss*) toda la generación F1 es dihibrida, blanca y en forma aplanada de genotipo *WwSs*. Si esta generación de F1 se cruza al azar, ¿cuál pudiera ser la proporción fenotípica esperada en la generación F2?

Datos

W = fruta blanca ww = fruta amarilla
 S = frutos aplanados ss = frutos redondos
 Si P. *WWSS* x *wwss*

F1: *WwSs* = todos blanca y en forma aplanada

F2: F1 x F1



Resumen de las proporciones esperadas en la F2:

$\frac{9}{16}$ W-S- = $\frac{9}{16}$ blanco aplanada

$\frac{3}{16}$ W- ss = $\frac{3}{16}$ blanco redondo

$\frac{3}{16}$ ww S- = $\frac{3}{16}$ amarillo aplanado

$\frac{1}{16}$ ww ss = $\frac{1}{16}$ amarillo redondo

1.4. Interacción génica y letalidad

Resumen

En el estudio de algunos caracteres se producen desviaciones considerables de las proporciones mendelianas esperadas (3:1 cuando se estudia un carácter y 9:3:3:1 cuando se estudian dos caracteres al mismo tiempo). Existen varias razones para este comportamiento, siendo los cambios en las frecuencias fenotípicas como consecuencia de los cambios en las frecuencias genotípicas lo primero que se estudia. Cuando las frecuencias genotípicas cambian, las causas probables son la herencia ligada al sexo, el ligamiento genético o la herencia extracromosómica. Si el cambio en las proporciones mendelianas esperadas no es consecuencia de cambios en las frecuencias genotípicas, la explicación de esta situación viene dada por las interacciones genéticas, tanto intraalélicas (entre alelos del mismo locus) cuando se estudia un solo carácter como interalélicas (entre alelos de diferentes loci cuando se estudian dos caracteres al mismo tiempo). Las interacciones intraalélicas son la de dominancia-recesividad, la dominancia parcial y la codominancia. Las interacciones interalélicas más conocidas son la complementación, la inhibición, la suplementación, la epistasis dominante y los genes duplicados. Otra causa de la desviación de las proporciones mendelianas esperadas se debe al pleiotropismo, que es el efecto que tiene un solo gen sobre varios caracteres a la vez. La razón biológica de que esto ocurra se basa en que un polipéptido puede tener una función central en varias vías metabólicas de modo que cuando este gen se ve afectado, muchos de los caracteres también se verán afectados.

Palabras clave: Interacción interalélica, intralélica, dominancia-recesividad, dominancia parcial, codominancia.

Introducción

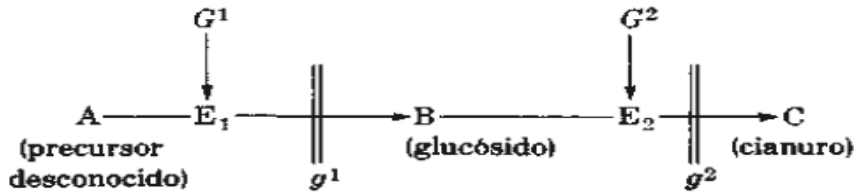
Bateson y Punnett descubrieron que los genes no eran solo unos elementos separados productores de distintos efectos individuales, sino que podían interactuar entre sí para dar fenotipos completamente nuevos.

Interacción bifactorial

El fenotipo es el resultado de los productos genéticos que llegaron a expresarse en un determinado ambiente. El medio ambiente no solo implica factores externos como la temperatura y la cantidad y calidad de luz, sino también factores internos, como las hormonas y enzimas. Los genes especifican la estructura de las proteínas. Todas las enzimas conocidas son proteínas. Las enzimas llevan a cabo las funciones metabólicas produciendo el rompimiento o la unión de varias moléculas. La vía metabólica una enzima en una célula es capaz de transformar una sustancia precursora en un producto final.

Por lo general, se requieren varios genes para determinar o caracterizar las enzimas que intervienen en las vías más biosintéticas más sencillas. Cada metabolito (A, B, C) es producido por la acción catalítica de enzimas diferentes (E1, E2), determinadas por diferentes genes de tipo natural (G^1 , G^2). La interacción genética ocurre en cualquiera de dos o más genes que son específicos para enzimas, las cuales a su vez catalizan los pasos en una vía biosintética común. Si la sustancia C (cianuro en trébol) es esencial para la producción de un fenotipo normal, y los alelos mutantes recesivos (g^1 , g^2) producen

enzimas defectuosas, pudiera resultar un fenotipo imitante anormal a partir de un genotipo homocigoto. Si g^1 es imitante, la transformación de B a C no ocurre y B tiende a acumularse, lo que ocasiona bloqueos metabólicos. Un ejemplo conocido es el que ocurre en el trébol blanco.



Se realizaron pruebas con extractos de hojas para determinar el contenido de cianuro antes y después de agregar glucósido a la enzima E, observándose los siguientes resultados (Tabla 3.1):

Proporción de F_2	Genotipo	Extracto puro de hojas	Extracto de hojas más glucósido	Extracto de hojas más E_2
9	G^1-G^2-	+	+	+
3	$G^1-g^2g^2$	0	0	+
3	$g^1g^1G^2-$	0	+	0
1	$g^1g^1g^2g^2$	0	0	0

Leyenda: + = presencia de cianuro; 0 = ausencia de cianuro.

Tabla 3.1. Vía biosintética del trébol blanco en la producción de cianuro (Stanfield, 1984)

Interacciones epistáticas

La interacción génica puede incluir casos en los que no aparece un nuevo fenotipo sino que el efecto causado por un par de genes interfiera con, o “enmascare” a un efecto producido por otro par de genes. A este tipo de interacción se denomina epistasia y puede considerarse como la contrapartida frente a las relaciones de dominancia entre alelos (Cuando un alelo modifica u oculta el efecto del otro alelo en el mismo par de genes).

Existen seis tipos de proporciones epistáticas comúnmente reconocidas, de los cuales tienen tres fenotipos y las otras tres sólo tienen dos fenotipos (Tabla 3.2).

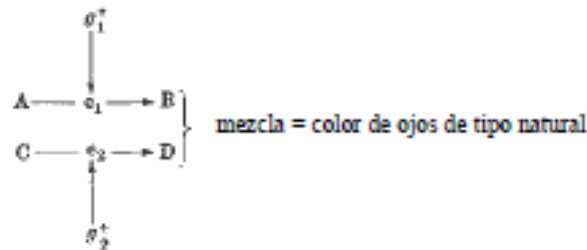
Tabla 3.2. Relaciones epistáticas conocidas

Tipo de interacción	Genotipos			
	A-B-	A-bb	aaB-	aabb
Sin modificación de la segregación 9:3:3:1	9	3	3	1
Epistasia Simple Dominante	12		3	1
Epistasia Simple Recesiva	9	3	4	
Epistasia Doble Dominante	15			1
Epistasia Doble Recesiva	9	7		
Epistasia Doble Dominante-Recesiva	13		3	

Interacciones no epistáticas

También puede haber interacciones génicas sin epístasis si los productos finales de las diferentes vías aportan cada una para el mismo carácter.

Por ejemplo los ojos color rojo-mate característico de las moscas de tipo natural son una mezcla de dos tipos de pigmentos (B y D) producidos cada uno por compuestos no pigmentados (A y C) dada la acción de diferentes enzimas (e_1 y e_2), especificadas por diferentes genes de tipo silvestre o natural (g_1 y g_2).



Los alelos recesivos en estos dos loci (e_1 y e_2) son específicos para las proteínas enzimáticamente inactivas. De esta manera, un genotipo carente de un alelo dominante no podrá producir ningún compuesto pigmentado y los ojos serán blancos (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Ejemplo de interacciones no epistáticas en el color de los ojos de moscas.

Fenotipo	Genotipos	Productos finales
tipo natural	$g_1^+/-, g_2^+/-$	B y D
color B	$g_1^+/-, g_2/g_2$	B y C
color D	$g_1/g_1, g_2^+/-$	D y A
blanco	$g_1/g_1, g_2/g_2$	A y C

En este ejemplo, los genes para el color B y Dm, son ambos dominantes sobre el blanco, pero cuando se presentan juntos, producen un nuevo fenotipo (tipo natural) por interacción. Si los dos genes no son de distribución independiente, no se altera la proporción clásica de 9:3:3:1.

Interacción entre tres o más factores (multifactoriales)

La proporción de los trihíbridos 27: 9: 9: 9: 3: 3: 3: 1, también puede ser modificada, si interactúan dos o tres de los loci. La interacción depende de los genes y el ambiente.

$$F = G + A + GA$$

Donde:

F = Fenotipo,
G = Genotipo
A = ambiente
GA = Interacción genotipo x ambiente

Pleiotropismo

Son las diversas expresiones fenotípicas ocasionadas por la acción de un solo gen. Un caso conocido de este tipo de efecto pleiotrópico es el síndrome conocido como anemia drepanocítica en los seres humanos, que se debe a la presencia de una hemoglobina anormal. Este es el efecto primario de un gen mutante. Los efectos secundarios de hemoglobina anormal incluyen la forma de hoz (falciforme) de los eritrocitos y su tendencia a aglutinarse y obstruir los vasos sanguíneos en varios órganos del cuerpo. Como resultado, el daño cardíaco, renal y cerebral son elementos comunes del síndrome y dado que los corpúsculos defectuosos son rápidamente destruidos en el organismo, esto da por resultados una anemia severa.

Aditividad

Cuando existe dominancia incompleta en dos pares de genes que determinan un solo carácter, una de las relaciones más simples que se puede presentar entre ellos es la que cada alelo haga una contribución medible al carácter (por ejemplo, el alelo $a = 0$, el alelo $A = 3$, el alelo $b = 0$, el alelo $B = 2$). Estas contribuciones se denominan efectos aditivos, porque el fenotipo del carácter está determinado por la adición de los efectos de cada alelo en los dos pares de genes (por ejemplo $Aa Bb = 3 + 0 + 3 + 0 = 5$). Esto fue observado por Mendel al concluir que el color de la flor en arveja (*Pisum sativum*), donde observó que este carácter estaba determinado por dos o tres pares de genes.

Esto en la vida práctica tiene mucha importancia, porque esto implica que caracteres de alto valor económico como el rendimiento en cultivos, el peso corporal en ganado de carne, la cantidad de leche producida, etc.; es decir todos los *caracteres cuantitativos*, son producto de la alícuota contribución de muchos genes (pequeños efectos que hacen un todo). Estas consideraciones serán discutidas en la unidad 5 de la presente obra.

Letalidad

Quizá el efecto más importante que un gene puede tener en un organismo es el de causarle su muerte. Originalmente, cuando se redescubrió el melancolismo, resultaba difícil concebir la presencia de estos genes letales en una población. En 1905 el francés Coenot, presentó los resultados sobre la herencia del color del cuerpo del ratón, *Yellow*, que no parecía ajustarse al modelo de segregación mendeliana esperada. Aunque este carácter era aparentemente un gene con efecto dominante, no pudo obtenerse como sepa pura porque los cruces de *Yellow* x *Yellow* siempre daban lugar al color agutí normal; además de descendencias de color amarillo (*yellow*). Por retrocruzamiento de individuos *yellow* con agutí, Coenot encontró que todos los ratones *yellow* eran heterocigóticos para el gene *Yellow* y que no se podían obtener homocigóticos *Yellow*.

Castle y Little encontraron que los homocigotos *Yellow* si se formaban pero morían en el útero. *Yellow* tenía un efecto fenotípico dominante sobre el color del pelaje, pero al mismo tiempo tenía un efecto recesivo sobre la letalidad, y los homocigotos *Yellow* eran inviables. Robertson, Easton, Green y otros demostraron que la explicación dada era correcta, por disección de las hembras en estos cruces se obtuvieron un 25% de embriones inviables.

PROBLEMAS RESUELTOS DE INTERACCIÓN GÉNICA Y LETALIDAD

INTERACCION GENICA

Probemas en animales e insectos

3.1. En los ratones, para que se desarrolle cualquier pigmento, debe estar presente un alelo dominante *C*. El tipo de pigmento producido depende de otro locus: *B*- produce negro y *bb* café. Los individuos de genotipo epistático *cc* son incapaces de elaborar pigmento y se les llama albinos. Se hace una cruce de prueba con una hembra negra, homóciga y un macho albino. a) Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan en la F_1 y la F_2

Datos

C = Pigmento

cc = Albino (epistático)

B- = Negro

Bb = Café

Cruza de prueba: Hembra negra x Macho albino

Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan en la F_1 y la F_2

Solución

P. *CC BB* x *cc bb*

G. *CB* *cb*

F_1 : *Cc Bb*

F_2 : *Cc Bb* x *Cc Bb*

$\frac{1}{4}$ *CC* $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \text{ BB} = \frac{1}{16} \text{ CC BB} = \frac{1}{16} \text{ negro} \\ \frac{2}{4} \text{ Bb} = \frac{2}{16} \text{ CC Bb} = \frac{2}{16} \text{ negro} \\ \frac{1}{4} \text{ bb} = \frac{1}{16} \text{ CC bb} = \frac{1}{16} \text{ café} \end{array} \right.$

$\frac{2}{4}$ *Cc* $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \text{ BB} = \frac{2}{16} \text{ Cc BB} = \frac{2}{16} \text{ negro} \\ \frac{2}{4} \text{ Bb} = \frac{4}{16} \text{ Cc Bb} = \frac{4}{16} \text{ negro} \\ \frac{1}{4} \text{ bb} = \frac{2}{16} \text{ Cc bb} = \frac{2}{16} \text{ café} \end{array} \right.$

$\frac{1}{4}$ *cc* $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \text{ BB} = \frac{1}{16} \text{ cc BB} = \frac{1}{16} \text{ albino} \\ \frac{2}{4} \text{ Bb} = \frac{2}{16} \text{ cc Bb} = \frac{2}{16} \text{ albino} \\ \frac{1}{4} \text{ bb} = \frac{1}{16} \text{ cc bb} = \frac{1}{16} \text{ albino} \end{array} \right.$

Resumen fenotipos:

Negro: $\frac{1}{16} + \frac{2}{16} + \frac{2}{16} + \frac{4}{16} = \frac{9}{16}$

Café: $\frac{3}{16}$

Albino: $\frac{1}{16} + \frac{2}{16} + \frac{1}{16} = \frac{4}{16} = \frac{1}{4}$

Proporción 9:3:4

Epístasis recesiva

c) Considerando el problema anterior (2.24), ¿Cuál sería la proporción fenotípica y genotípica de la F_3 , si se cruzan al azar los fenotipos albinos?

Solución: Los parentales de la F_2 serán:

$1/16$ cc BB = $1/16$ albino ; $2/16$ cc Bb = $2/16$ albino; $1/16$ cc bb = $1/16$ albino

Realizar cruzamientos de todos contra todos. Para esto podemos utilizar un cuadrado de genotipos.

Cruza	1/16 cc BB	2/16 cc Bb	1/16 cc bb
1/16 cc BB	$1/256$ (cc BB x cc BB) 1	$2/256$ (cc BB x cc Bb) 2	$1/256$ (cc BB x cc bb) 3
2/16 cc Bb	$2/256$ (cc Bb x cc BB) 4	$4/256$ (cc Bb x cc Bb) 5	$2/256$ (cc Bb x cc bb) 6
1/16 cc bb	$1/256$ (cc bb x cc BB) 7	$2/256$ (cc bb x cc Bb) 8	$1/256$ (cc bb x cc bb) 9

Resolviendo los cruzamientos:

- $1/256$ (cc BB x cc BB) = $1/256$ cc BB = $1/256$ albino
- $2/256$ (cc BB x cc Bb) = $2/256$ ($1/2$ ccBB; $1/2$ cc Bb) = $2/512$ cc BB; $2/512$ cc Bb; $4/512$ albinos
- $1/256$ (cc BB x cc bb) = $1/256$ cc Bb = $1/256$ albino
- $2/256$ (cc Bb x cc BB) = $2/256$ ($1/2$ cc BB; $1/2$ ccBb) = $2/512$ ccBB; $2/512$ cc Bb; $4/512$ albino
- $4/256$ (cc Bb x cc Bb) = $4/256$ ($1/4$ cc BB; $2/4$ cc Bb; $1/4$ ccbb) = $4/512$ cc BB; $8/512$ cc Bb; $4/512$ cc bb = $12/512$ albino
- $2/256$ (cc Bb x cc bb) = $2/256$ ($1/2$ cc Bb; $1/2$ cc bb) = $2/512$ cc Bb; $2/512$ cc bb = $4/512$ albino
- $1/256$ (ccbb x cc BB) = $1/256$ cc Bb = $1/256$ albino
- $1/256$ (cc bb x cc bb) = $2/256$ ($1/2$ cc Bb; $1/2$ cc bb) = $2/512$ cc Bb; $2/512$ cc bb = $4/512$ albino

Resumiendo las cruzas:

Albino: $1/256 + 4/512 + 1/256 + 4/256 + 12/512 + 4/512 + 1/256 + 4/512 = 34/512 = 17/256$

- 3.2. En los conejos, el alelo para piel moteada (A) domina sobre el alelo para color uniforme (a); el alelo para el pelo corto (S) domina sobre el alelo para el pelo largo-angora (s). Se cruza un conejo de una sepa inglesa de pura raza, moteado y de pelo corto, con un conejo de pelo largo y color uniforme y luego se retrocruza individuos de la F₁, con la cepa angora de color uniforme. Si este retrocruzamiento genera 26 angoras moteados, 144 angoras de color uniforme, 157 de pelo corto moteado y 23 de pelo corto y color uniforme ¿Cuál el porcentaje de recombinación entre estos dos genes?

Datos

A = moteda aa = uniforme
S = pelo corto ss = pelo largo

Se cruza un conejo de una sepa inglesa de pura raza, moteado y de pelo corto, con un conejo de pelo largo y color uniforme y luego se retrocruza individuos de la F₁, con la cepa angora de color uniforme.

¿Cuál el porcentaje de recombinación entre estos dos genes?

Solución

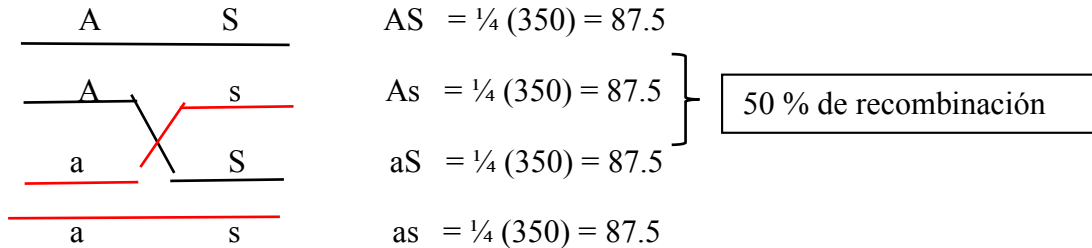
P. AA SS x aa ss
G. AS as

F1: Aa Ss = Todos heterocigotos moteados y de pelo corto

F2: Retrocruza individuos de la F₁, con la cepa angora de color uniforme

P. Aa Ss x aa ss

Para saber el porcentaje de recombinación debemos obtener los gametos de los padres. La madre da la siguiente recombinación:



El padre solo será **as** (es como una cruce de prueba)

R. El porcentaje de recombinación de los genes es de **50%** que se mide en función a los nuevos gametos que se forman , entonces 175 individuos son recombinantes nuevos.

3.3. En el ganado, el efecto del alelo productor del color de la piel (R) presenta dominancia incompleta sobre el color blanco (r) , el heterocigoto es de color roano (Rr). Por otra parte, los efectos de los alelos para ausencia de cuernos muestran dominancia completa: HH y Hh no presenta cuernos y hh presenta cuernos. Asumiendo que estos dos pares de genes segregan independientemente: a) ¿Cuál sería el fenotipo de una F1 derivada de un cruzamiento RRHH x rrhh?, b) ¿Cuáles serían los fenotipos y sus proporciones de una F2 derivada del cruce F1 x F1?, c) ¿Cuáles serían las proporciones fenotípicas en la progenie derivada del cruzamiento de individuos de la F1 con la cepa original blanca y con cuernos?

Datos

- | | |
|-------------|-----------------------|
| R = Rojo | HH y Hh = Sin cuernos |
| Rr = Blanco | hh = Con cuernos |
| rr = Roano | |

Solución

a) P. RR HH x rr hh
 F1 Rr Hh
 Todos roanos sin cuernos

b) F1 x F1
 Rr Hh x Rr Hh

1/4 RR	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; width: 10px; height: 100%; margin-right: 5px;"></div> <div style="display: flex; flex-direction: column; justify-content: space-between; width: 100%;"> 1/4 HH 2/4 Hh 1/4 hh </div> </div>	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="width: 10px; height: 100%; border-left: 1px solid black; margin-right: 5px;"></div> <div style="display: flex; flex-direction: column; justify-content: space-between; width: 100%;"> 1/4 RRHH = 1/16 rojo sin cuernos 2/16 RRhH = 2/16 rojo sin cuernos 1/16 rrHH = 1/16 rojo con cuernos </div> </div>
2/4 Rr	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; width: 10px; height: 100%; margin-right: 5px;"></div> <div style="display: flex; flex-direction: column; justify-content: space-between; width: 100%;"> 1/4 HH 2/4 Hh 1/4 hh </div> </div>	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="width: 10px; height: 100%; border-left: 1px solid black; margin-right: 5px;"></div> <div style="display: flex; flex-direction: column; justify-content: space-between; width: 100%;"> 1/4 BB = 2/16 RrHH = 2/16 rojo sin cuernos 2/4 Bb = 4/16 RhHh = 4/16 rojo sin cuernos 1/4 bb = 2/16 Rrhh = 2/16 rojo con cuernos </div> </div>

$$\begin{array}{l}
 \frac{1}{4} rr \begin{cases} \frac{1}{4} HH & \frac{1}{4} BB & = \frac{1}{16} rrHH = \frac{1}{16} \text{ blanco sin cuernos} \\
 \frac{2}{4} Hh & \frac{2}{4} Bb & = \frac{2}{16} rrHh = \frac{2}{16} \text{ blanco sin cuernos} \\
 \frac{1}{4} hh & \frac{1}{4} bb & = \frac{1}{16} rrhh = \frac{1}{16} \text{ blanco con cuernos} \end{cases}
 \end{array}$$

R. 3/16 rojo sin cuernos, 1/16 rojo con cuernos, 6/16 roano sin cuernos, 2/16 roano con cuernos, 3/16 blanco sin cuernos, 1/16 blanco con cuernos

c) Retrocruza

$$Rr Hr \times r r h h$$

R. 1/4 roano sin cuerno, 1/4 roano con cuerno, 1/4 blanco sin cuerno, 1/4 blanco con cuerno

3.4. Un inhibidor autosómico dominante (*I-*), al igual que un autosómico recesivo (*cc*) impide que se produzca cualquier color en los pollos. Los genotipos *I-C-*, *I-cc* y *iicc* todos producen pollos blancos; sólo el genotipo *iiC-* produce aves coloreadas. Un gene recesivo ligado al sexo *k* produce crecimiento lento de las plumas primarias de las alas. Su alelo dominante *k⁺* determina plumas de crecimiento rápido. Un macho blanco (*IICC*) con plumas de crecimiento lento se aparea con una hembra blanca (*iicc*) con plumas de crecimiento rápido. ¿Cuáles son los fenotipos que se esperan en la *F₁* y en la *F₂*?

Datos

I-, *cc* = Falta de color

I-C-, *I-cc*, *iicc* = color blanco

iiC- = Aves coloreada

k = crecimiento rápido

k⁺ = Crecimiento rápido

Solución

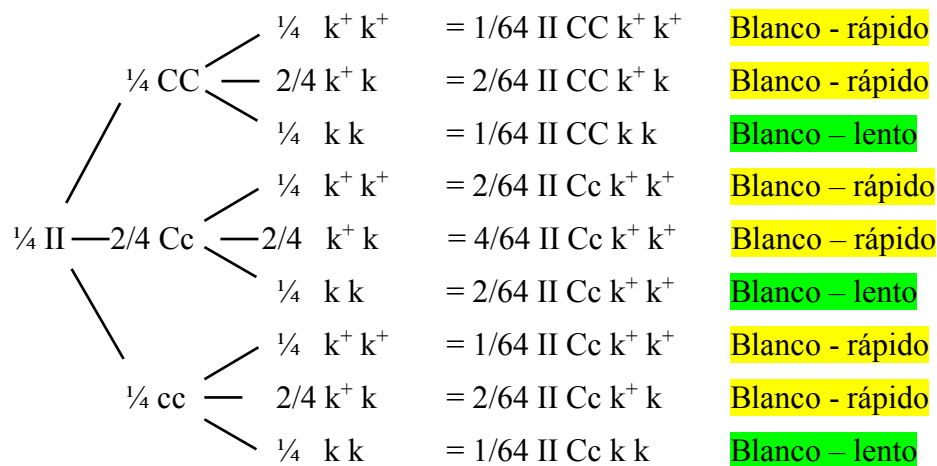
P: $ii\ cc\ k^+k^+ \times II\ CC\ kk$

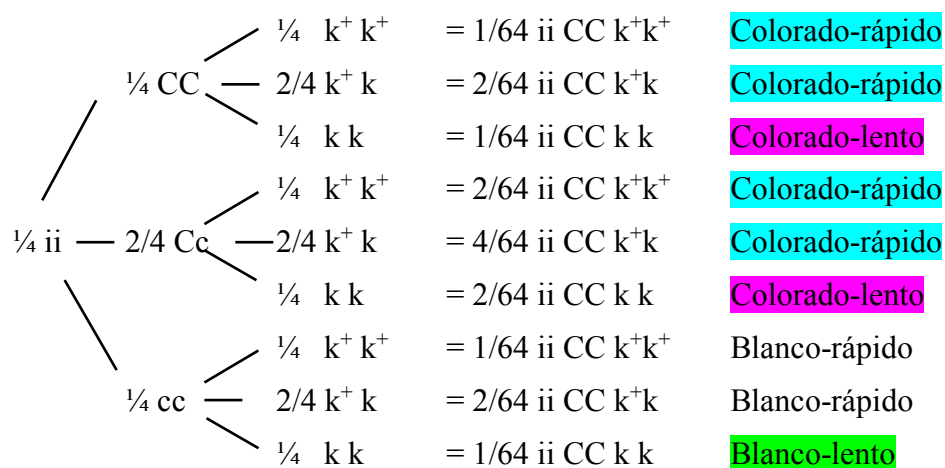
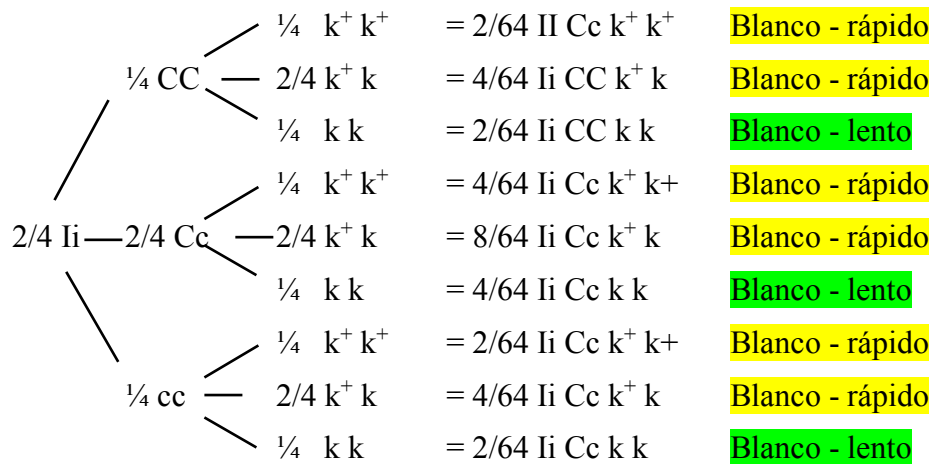
hembra blanca rápido Macho blanco lento

G: $ick^+ \quad ICk$

F1: $Ii\ Cc\ k^+k$

F2: $F1 \times F1$





Resumiendo:

$39/64 I-C- k^+-, iicck^+- = 39/64$ blanco – rápido

$13/64 I-C-kk. I-cckk, iicckk = 13/64$ blanco – lento

$9/64 Ii C- k^+- = 9/64$ coloreado - rápido

$3/64 Ii C- kk = 3/64$ coloreado - lento

GENES CODOMINANTES

3.5. Un locus génico con alelos codominantes gobierna el color de las plumas en los pollos, de tal modo que el genotipo $F^B F^B$ = negro, $F^W F^W$ = blanco manchado, y $F^B F^W$ = azul. Otro locus con alelos codominantes controla la morfología de las plumas, de tal forma que $M^N M^N$ = plumas de forma normal, $M^N M^F$ = plumas ligeramente anormales llamadas “ligeramente rizadas” y $M^F M^F$ = plumas severamente anormales llamadas “extremadamente rizadas”. Si aves con plumaje azul y con plumas ligeramente rizadas se cruzan entre sí, ¿qué proporciones fenotípicas se esperan entre su progenie?

Datos

$F^B F^B$ = negro

$M^N M^N$ = plumas normales

$F^B F^W$ = azul

$M^N M^F$ = plumas “ligeramente rizadas”

$F^W F^W$ = blanco manchado

$M^F M^F$ = extremadamente rizadas

Si aves con plumaje azul y con plumas ligeramente rizadas se cruzan entre sí.

¿qué proporciones fenotípicas se esperan entre su progenie?

Solución

P. $F^B F^W M^N M^F$ x $F^B F^W M^N M^F$

Podemos solucionar mediante ramificación, considerando cada carácter independientemente y luego combinando:

$F^B F^W$ x $F^B F^W$

$M^N M^F$ x $M^N M^F$

$\frac{1}{4} F^B F^B$, $\frac{2}{4} F^B F^W$, $\frac{1}{4} F^W F^W$

$\frac{1}{4} M^N M^N$, $\frac{2}{4} M^N M^F$, $\frac{1}{4} M^F M^F$

$\frac{1}{4} F^B F^B$		$\frac{1}{4} M^N M^N$	= $\frac{1}{16} F^B F^B M^N M^N$ = $\frac{1}{16}$ negro normal
		$\frac{2}{4} M^N M^F$	= $\frac{2}{16} F^B F^B M^N M^F$ = $\frac{2}{16}$ negro lig. rizado
		$\frac{1}{4} M^F M^F$	= $\frac{1}{16} F^B F^B M^F M^F$ = $\frac{1}{16}$ negro ext. rizado

$\frac{2}{4} F^B F^W$		$\frac{1}{4} M^N M^N$	= $\frac{2}{16} F^B F^W M^N M^N$ = $\frac{2}{16}$ azul normal
		$\frac{2}{4} M^N M^F$	= $\frac{4}{16} F^B F^W M^N M^F$ = $\frac{4}{16}$ azul lig. rizado
		$\frac{1}{4} M^F M^F$	= $\frac{2}{16} F^B F^W M^F M^F$ = $\frac{2}{16}$ azul ext. rizado

$\frac{1}{4} F^W F^W$		$\frac{1}{4} M^N M^N$	= $\frac{1}{16} F^W F^W M^N M^N$ = $\frac{1}{16}$ blanco normal
		$\frac{2}{4} M^N M^F$	= $\frac{2}{16} F^W F^W M^N M^F$ = $\frac{2}{16}$ blanco lig. rizado
		$\frac{1}{4} M^F M^F$	= $\frac{1}{16} F^W F^W M^F M^F$ = $\frac{1}{16}$ blanco ext. rizado

GENES LETALES

3.6. El gene que determina el color amarillo del pelaje en el ratón A^Y es dominante sobre el gene de tipo salvaje. El gene que se transmite independientemente y que determina la cola corta T (*Brachyury*) es también dominante con respecto al gene salvaje. Los embriones homocigóticos para cualquiera de estos dos genes dominantes mueren antes del nacimiento. **a)** qué proporciones fenotípicas se esperarían en un cruce entre dos ratones amarillos de cola corta? **b)** Si el tamaño normal de la camada en los ratones es de 8, ¿cuál sería el número medio que se esperaría encontrar en estos cruces?

Datos

A^Y = amarillo A^+ = salvaje
 T = cola corta T^+ = salvaje

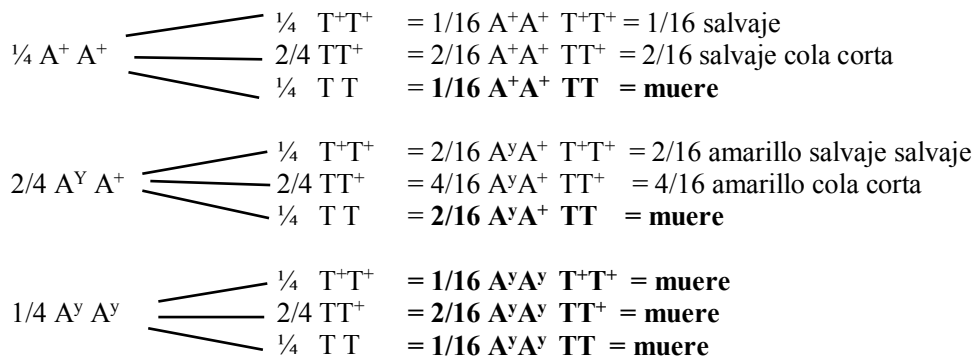
$A^Y A^Y$ o $T T$ = mueren

a) qué proporciones fenotípicas se esperarían en un cruce entre dos ratones amarillos de cola corta?

p. $A^Y A^+ T T^+$ x $A^Y A^+ T T^+$

G. $A^Y T$ $A^Y T^+$ $A^+ T$ $A^+ T^+$ $A^Y T$ $A^Y T^+$ $A^+ T$ $A^+ T^+$

F1: Utilizamos el método de ramificación para lograr la combinación de los 4 gametos de hembras y machos:



R. 9/16 son viable y 7/16 mueren

b) Si el tamaño normal de la camada en los ratones es de 8, ¿cuál sería el número medio que se esperaría encontrar en estos cruces?

Viables: $9/16 (8) = 4.5$ o sea **4**

- 3.7. En la cría de la oveja Romney Marsh un gen no del todo dominante N provoca que el vellón en los homocigotos sea del tipo "lanugo", es decir, que contiene mechones que carecen de la cantidad normal de fibras. La lana normal es producida por el genotipo homocigoto $N'N'$. Los heterocigotos NN' , pueden diferenciarse al nacer por la presencia de fibras largas, onduladas, denominadas "pelos de halo" sobre el cuerpo. Un gen conocido como "gris mate" causa la producción de fetos homocigotos grises ($GIGI$) que mueren antes de las 15 semanas de gestación. El genotipo heterocigoto GIG produce vellones grises y el genotipo homocigoto GG produce descendencia negra, a) ¿Cuáles serían las proporciones fenotípicas esperadas en la progenie viable si los borregos grises con pelos de halo se aparean? b) ¿Qué proporción de la descendencia viable pudiera portar el gen mortal? c) ¿Qué proporción de la progenie viable con pelos en halo pudieran portar el gen normal? d) ¿Qué proporción de todos los cigotos pudiera esperarse que tengan el genotipo $NN'GIGI$?

Datos

NN = lanugo

$GIGI$ = gris mate (mueren)

$N'N'$ = normal

GIG = vellones grises

NN' = pelos halo

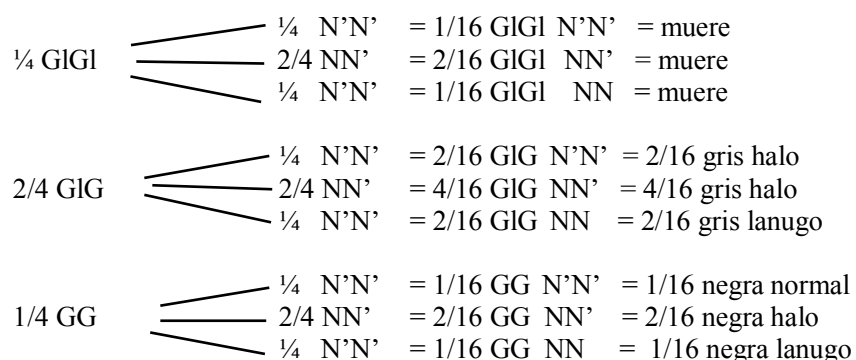
GG = negra

a) ¿Cuáles serían las proporciones fenotípicas esperadas en la progenie viable si los borregos grises con pelos de halo se aparean?

P. $GIG\ NN' \times GIG\ NN'$

G. $GIN, GIN', GN, GN' \quad GIN, GIN', GN, GN'$

F1:



Resumen:

$2/12\ GIG\ N'N' = 1/6\ \text{gris normal (portador)}$

$4/12\ GIG\ NN' = 1/3\ \text{gris halo (portador)}$

$2/12\ GIG\ NN = 1/6\ \text{gris lanugo (portador)}$

b) ¿Qué proporción de la descendencia viable pudiera portar el gen mortal?

$$1/6 + 1/3 + 1/6 = 4/6 = 2/3$$

c) ¿Qué proporción de la progenie viable **con pelos en halo** pudieran portar el gen normal?

4/12 GIG NN' = 1/3 gris halo (portador)

d) ¿Qué proporción de todos los cigotos pudiera esperarse que tengan el genotipo NN'GIGI?

2/16 GIGI NN' = 1/8 (muere)

3.8. En las crías de perros mexicanos sin pelo, (tepezcuintles) la ausencia de pelo la produce un genotipo heterocigoto (*Hh*). Los perros normales son homocigotos recesivos (*hh*). Los cachorros homocigotos para el alelo *H* suelen nacer muertos con anomalías en la boca y ausencia de orejas. Si el promedio de la cantidad de la camada es aproximadamente de seis entre cruzamientos de perros sin pelo, ¿qué promedio pudiera esperarse en el número de descendientes sin pelo y normales que provinieran del apareamiento de perros sin pelo y normales?

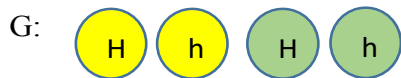
Solución

hh = Normal

Hh = Ausencia de pelo

HH = Muere

P: Hh x Hh



F1: 1/4 HH = 1/4 Muere; 2/4 Hh = 2/4 Sin pelo; 1/4 hh = 1/4 Normal

En esta generación los genotipos HH mueren por lo tanto cambia la frecuencia:

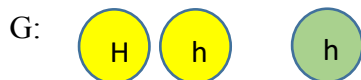
2/3 Hh (6) = 12/3 Hh = 4 Sin pelo

1/3 hh (6) = 6/3 hh = 2 Normales

3.

Ahora cruzando:

P: Hh x hh



F1: 1/2 Hh = 1/2 Sin pelo; 1/2 hh = 1/2 Normal

1/2 Hh (6) = 6/2 Hh = 3 Sin pelo

1/2 hh (6) = 6/3 hh = 3 Normales

3.9. En las aves, la aparición de ciertos patrones de plumaje se limita a los machos que pueden presentar o bien plumaje de gallos (suntuoso) o plumaje de gallina (apagado), dependiendo de sus genotipos. Las hembras, por otra parte, presentan el plumaje de las gallinas con independencia de sus genotipos. Si F representa el gen dominante y f el recesivo, dense el genotipo de cada uno de los siguientes pares parentales:

a) Parentales: macho plumaje de gallo x hembra plumaje de gallina

Descendencia: Machos: $\frac{3}{4}$ plumaje de gallo, $\frac{1}{4}$ plumaje de gallina

Hembras: Todas con plumaje de gallina

Ff x Ff

b) Parentales: macho plumaje de gallina x hembra plumaje de gallina

Descendencia: Machos: todos con plumaje de gallo

Hembras: Todas con plumaje de gallina

FF x ff

c) Parentales: macho plumaje de gallina x hembra plumaje de gallina

Descendencia: Machos: $\frac{1}{2}$ plumaje de gallo, $\frac{1}{2}$ plumaje de gallina

Hembras: Todas con plumaje de gallina

Ff x ff

1.5. La genética del sexo

Resumen

La diferenciación sexual en los animales viene dada por un par de cromosomas, llamados cromosomas sexuales. Estos son los cromosomas que definirán si un individuo es macho o hembra. Estos cromosomas se caracterizan por ser morfológicamente distintos en uno de los sexos, a diferencia del resto de cromosomas que se denominan autosomas. En el reino animal existen distintos tipos de diferenciación sexual, pudiendo darse el caso de que los individuos machos sean los que presenten diferencias en sus cromosomas sexuales (heterogaméticos) y los individuos hembras sean los que tengan ambos cromosomas sexuales morfológicamente iguales (homogaméticos). Existe otro sistema en el que los individuos homogaméticos son machos y los heterogaméticos son hembras. Debido a que en uno de los sexos los cromosomas sexuales son diferentes, no presentan homología en toda su extensión. Los genes que se localizan en la región no homóloga se segregarán dependiendo del cromosoma que pase a los gametos, por lo que estos genes se consideran ligados al sexo. Estos genes tienen un solo alelo en los individuos ya que no existe una región complementaria homóloga en su cromosoma homólogo. Los genes ubicados en la región homóloga de los cromosomas no se segregan como los genes ubicados en los autosomas y por lo tanto se consideran genes parcialmente ligados al sexo.

Palabras clave: Cromosomas sexuales, cromosomas autosómicos, homogaméticos, heterogaméticos, genes ligados al sexo.

Introducción

Estamos acostumbrados a considerar el sexo en términos de hombres y mujeres o de machos y hembras de las especies domésticas; sin embargo, las plantas también tienen sexo; al menos, sabemos que hay partes masculinas y femeninas en una flor. No obstante, no todos los organismos poseen tan sólo los dos sexos convencionales. Algunas de las formas más elementales de vida vegetal y animal pueden tener varios sexos. Por ejemplo, en los protozoarios ciliados, como *Paramecium bursaria*, hay ocho sexos o "tipos de apareamiento", todos morfológicamente idénticos. Un individuo con un tipo determinado de apareamiento es fisiológicamente incapacitado para conjugarse con otro de su mismo tipo, pero puede intercambiar material genético con cualquiera de los otros siete tipos restantes dentro de la misma variedad. En la mayoría de los organismos superiores, el número de sexos queda reducido a dos. Estos sexos pueden residir en diferentes individuos o dentro de un mismo individuo.

A un animal que posee órganos reproductores masculinos y femeninos se le denomina *hermafrodita*. A las plantas con flores que poseen tanto estambres: *estaminíferas* (masculinas) como pistilo: *pistiladas* (femeninas), se les denomina *monoicas*. Más aún; la mayor parte de las plantas con flor tiene partes tanto masculinas como femeninas en la misma flor (flor perfecta). Relativamente son pocas las angiospermas *dioicas*, es decir, que los órganos masculinos y femeninos se presentan en diferentes individuos. Entre los cultivos más comunes de plantas dioicas, están el espárrago, la palma datilera, la morera, el cáñamo y las espinacas.

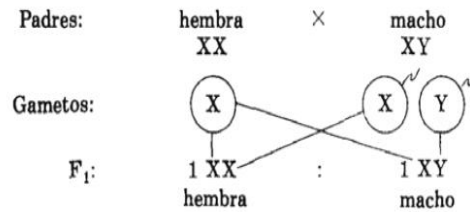
Carece de importancia relativa que se presenten dos o más sexos, o el que estos sexos residan, o no, en el mismo individuo o en individuos diferentes. *La importancia de los sexos en sí es que constituyen un mecanismo que fija la numerosa variabilidad genética que caracteriza a la mayor parte de las poblaciones naturales.*

Mecanismos de determinación del sexo

La mayor parte de los mecanismos para la determinación del sexo se encuentran bajo control genético y pueden ser clasificados en las siguientes.

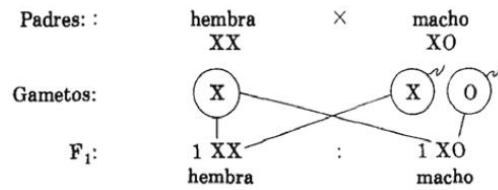
1. Mecanismos de cromosomas sexuales

a) *Machos heterogaméticos*. En los seres humanos, y al parecer en todos los demás mamíferos, la presencia del cromosoma Y puede determinar la tendencia a la masculinidad. Los machos normales son cromosómicamente XY y las hembras XX. Esto produce una proporción sexual 1:1 en cada generación. Puesto que los machos producen dos tipos de gametos, en lo que a los cromosomas sexuales concierne, se dice que el sexo es *heterogamético*. Las hembras, que producen un sólo tipo de gameto, constituyen el sexo *homogamético*. Este método de determinación sexual se conoce como método XY.



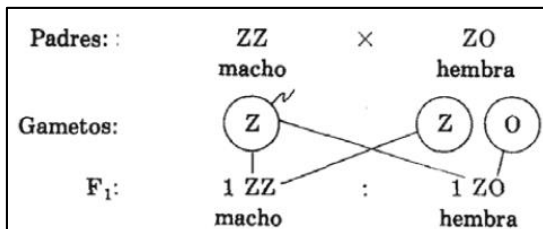
Método XY de determinación del sexo.

En algunos insectos como los Heminópteros y en los Ortópteros (langostas y cucarachas) los machos son heterogaméticos, pero producen esperma X o gameto sin cromosoma sexual. En los machos de estas especies, el cromosoma X no tiene su par homólogo, porque no hay cromosoma Y. Por lo que la condición de un X y de dos XX determina masculinidad y femeneidad respectivamente. Se conoce como **método XO**, donde O indica la carencia de un cromosoma análogo al cromosoma Y.

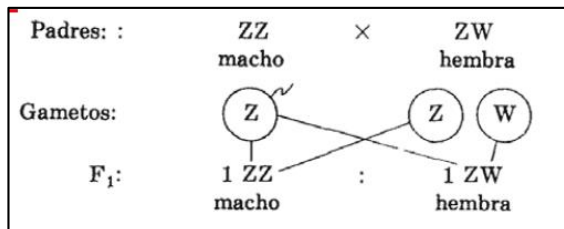


Método XO de determinación sexual.

b) *Hembras herogaméticas*. Incluye a las mariposas, polillas, friganos, gusano de seda y algunas aves y peces. En estas especies un X y XX determinan la femeneidad y masculinidad respectivamente. En algunas especies como la gallina doméstica tienen un cromosoma similar al Y de los humanos. Pero se las denomina como Z y W, las hembras (ZW) es el sexo heterogamético y el macho (ZZ) el sexo homogamético. En otras especies no tienen homólogo (XO).



Método ZO de determinación sexual.



Método ZW de determinación sexual.

2. Equilibrio genético.

La presencia del cromosoma Y en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, aunque esencial para la fertilidad masculina, aparentemente no tiene ninguna relación con la determinación del sexo. En esta especie, el macho tiene los cromosomas X e Y y la hembra de todos cromosomas X. La presencia de cromosoma Y sólo determina fertilidad:

el fenotipo sexual está controlado por el equilibrio entre el número de cromosomas X y el número de juegos de autosomas, lo que se expresa a través de la relación: Fenotipo sexual = X/Y. Cuando esta relación es igual a 1, el individuo es hembra; si el coeficiente es 0.5, es macho; cuando oscila entre 0.5 y 1, el individuo es de intersexo; si el valor es superior a 1 el individuo es una metahembra; y cuando es inferior a 0.5, es metamacho. En estos dos últimos casos, los individuos son estériles.

3. *Haplodiploidia.*

Se sabe que la abeja macho se desarrolla partenogénicamente a partir de huevos no fertilizados (arrenotocia) y, por tanto, son haploides. Las hembras (tanto las obreras como la reina) se originan de huevos fertilizados (diploides). Los cromosomas sexuales no intervienen en este mecanismo de determinación sexual, característico de los insectos del orden *Hymenoptera*, que incluye a las hormigas, abejas, avispas, etc. La cantidad y calidad de los alimentos disponibles para la larva diploide determina si esa hembra resultará una obrera estéril o una reina fértil. De esta manera, el ambiente que predomina, determina la esterilidad o la fertilidad, pero no altera el sexo genéticamente determinado. La proporción sexual de la descendencia está bajo el control de la reina. La mayor parte de los huevos que se depositan en el panal serán fecundados y se convertirán en hembras obreras. Aquellos huevos que la reina elige para no ser fecundados (por medio del esperma retenido en el receptáculo seminal) se convertirán en machos haploides fértiles. Las abejas reina suelen aparearse sólo una vez durante su vida.

4. *Efectos de un gen sencillo*

a) *Factores sexuales complementarios.* Se sabe que cuando menos dos miembros de los insectos del orden *Hymenoptera* producen machos por homocigosis en un locus genético sencillo, así como por haploidía. Esto se confirmó en la avispa parásita *Bracon hebetor* (o *Habrobracon juglandis*) y más recientemente, también en abejas. Se conocen cuando menos 9 alelos sexuales en este locus en la *Bracon* y se representan como *sa, sb, sc, ..., si*.

Todas las hembras son heterocigotas (*sasb, sasc, sdsf*, etc). Si un individuo es homocigoto para cualquiera de estos alelos como *sasa, scsc*, etc, se convierte en un macho diploide (por lo general estéril). Los machos haploides, por supuesto, sólo pueden portar uno de los alelos en este locus, por ejemplo, *sa, sc, sg*, etc.

b) *El gen transformador de la Drosophila.* Un gen recesivo (*tra*) en el cromosoma 3, cuando es homocigo, transforma a una hembra diploide en un macho estéril. Los individuos X/X, *tra/tra*, parecen machos normales en cuanto a morfología externa e interna, excepto que los testículos son más pequeño. El gen no tiene efecto en machos normales.

c) Tipos de apareamiento en microorganismos.

En el alga *Chlamydomonas*, el hongo *Neurospora* y las levaduras, el sexo está bajo el control de un gen. Si el microorganismo haploide tiene el mismo alelo del control de apareamiento, no se une. Para unirse tiene que ser diferentes. En las algas móviles unicelulares como *Chlamydomonas*, es haploide durante la mayor parte de su vida. La fecundación se produce por la unión de dos células fecundantes de cepas diferentes y da origen a un **cigoto** diploide. El cigoto produce una cubierta gruesa que le permite permanecer latente durante condiciones rigurosas. Después de este período de latencia, el cigoto se divide por meiosis, formando cuatro células haploides. Cada célula haploide puede reproducirse asexualmente (por mitosis) para formar más células haploides o, en condiciones ambientales adversas, las células haploides de una línea fecundante particular pueden fusionarse con células de un tipo opuesto, iniciándose así otro ciclo sexual (Figura 3.2.1).

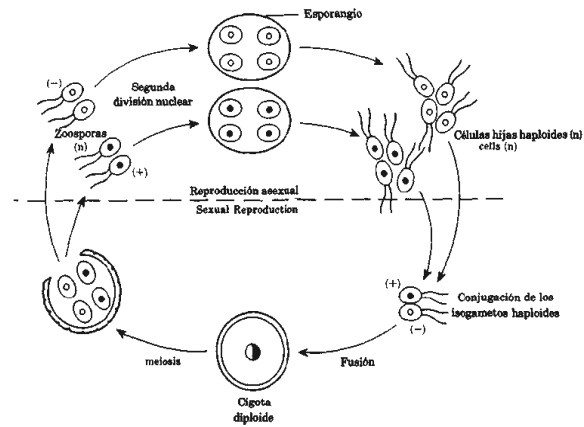


Figura 3.2.1. Ciclo biológico del alga unicelular *Chlamydomonas reinhardi* (Stanfield, 1984)

El ciclo biológico descrito es muy parecido al oomycete *Phytophthora infestans*, un alga verde antes considerado un hongo, que causa pérdidas cuantiosas anualmente en los cultivos de Solanáceas como el tomate, pimiento, berenjena, papa, etc. (Figura 3.2.2.).

P. infestans infecta y se reproduce en la parte aérea de su hospedante. Se caracteriza por ser heterotálico, producir esporangios (estructura donde se encuentran las esporas) y esporas asexuales (zoosporas) a partir de la diferenciación de su micelio vegetativo. Además de presentar dos tipos de apareamiento A1 y A2 en su reproducción sexual.

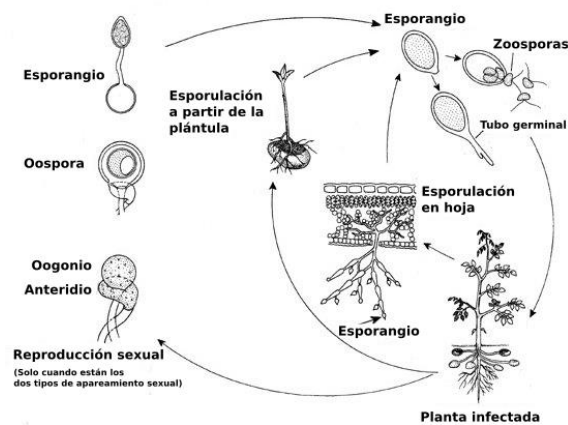


Figura 3.2.2. Ciclo biológico de *P. infestans* (<https://tizonlatino.github.io/p-infestans/>).

Otros microorganismos como las bacterias se reproducen por **fisión binaria** (Figura 3.2.3), es decir, partiéndose en dos. Cada bacteria hija recibe un complemento genético completo (a partir de la autoduplicación del ADN). Bajo condiciones “óptimas” una sola bacteria se puede madurar y dividir en más o menos media hora. Los descendientes de una bacteria forman una **colonia**. Puesto que todas ellas descienden de una sola célula, los miembros de la colonia, tendrán generalmente una composición genética idéntica.

Algunas especies tienen tipos que se aparean, cepas **positivas** o **negativas**, que intercambien material genético por **conjugación**. Esto podría representar los principios de diferenciación de sexos. La conjugación tiene una ventaja evolutiva definitiva para la bacteria. El intercambio de material genético permite la recombinación de características y, por lo tanto, brinda un material nuevo para la evolución.

Otros mecanismos que facilitan esta recombinación entre bacterias pueden ser:

Transformación: cuando las células mueren, su ADN sale al medio y es capturado por otras bacterias que lo incorporan a su propio genoma, como ocurre con *el factor de transformación de los pneumococos de la neumonía*.

Transducción: los bacteriófagos pueden llevar en sus cápsides fragmentos del ADN de la bacteria huésped, que luego incorporarán a otra bacteria

Herencia ligada al sexo

Cualquier gen localizado en el cromosoma X (mamíferos, *Drosophila*, y otros) o en el cromosoma Z análogo (aves y otras especies) se dice está ligado al sexo. Cuando se cruzan hembras de ojos blancos con machos de tipo natural (ojos rojos), toda la descendencia masculina tiene ojos blancos al igual que su precursora femenina y toda la descendencia femenina tendrá los ojos rojos al igual que su precursor masculino.

P.	X^w/X^w	x	X^+/Y
	hembra blanca		macho natural silvestre
G.	X^w		X^+ Y
	X^+/X^w ;		X^w/Y
	hembra		macho
	silvestre		blanco

Este método de líneas cruzadas de herencia es característico de los genes ligados al sexo. Los cromosomas Y no portan ningún alelo homólogo para el color blanco del cromosoma X. Esta condición monoalélica se denomina “hemicigótico”. Si cruzamos la F1 del ejemplo anterior obtendremos una F2 con una proporción fenotípica 1 rojo: 1 blanco tanto en macho como hembras.

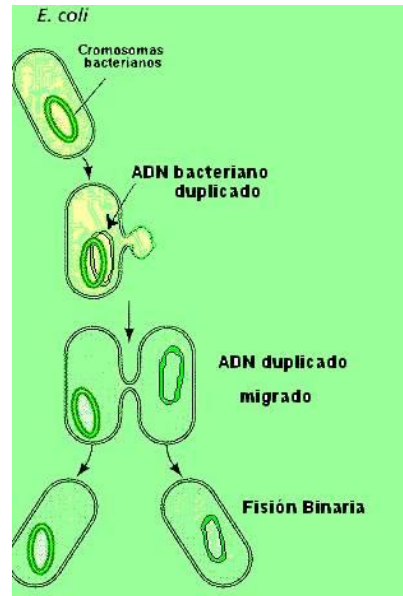


Figura 3.2.3. Ciclo biológico bacterias. (<https://botanica.cnba.uba.ar/Pakete/3er/Ciclo-Vida/bacterias.htm>).

F1: $X^+/X^+ \times X^w/Y$

	X^+	X^+
X^w	X^+/X^w Hembra roja	X^+/X^w Hembra roja
Y	X^+/Y Macho rojo	X^+/Y Macho rojo

La cruce recíproca (inversa) con una mutación ligada al sexo en el macho, causa la desaparición del carácter en la F1 y su reaparición en la F2. Esta herencia saltada también es propia de los genes ligados al sexo.

F1: $X^+/X^w \times X^+/Y$

	X^+	X^w
X^+	X^+/X^+ Hembra roja	X^+/X^w Hembra roja (portadora)
Y	X^+/Y Macho rojo	X^w/Y Macho blanco

En la generación F2 se espera entonces 3 rojos: un blanco, pero solo los machos expresan el carácter mutante. Los machos son 1 rojo: 1 blanco, Todas las hembras son rojas (natural).

Variaciones de la herencia ligada al sexo

Los cromosomas sexuales a menudo son de diferente tamaño, forma y/o cualidades para captar los colorantes, y durante la meiosis forman pares de algunos segmentos homólogos. Los genes homólogos son parcialmente ligados al sexo y se pueden recombinar (crossing over) en ambos sexos. Los genes del segmento no homólogo del cromosoma X están completamente ligados al sexo X. Estos genes se denominan holándricos (Figura 3.2.4).

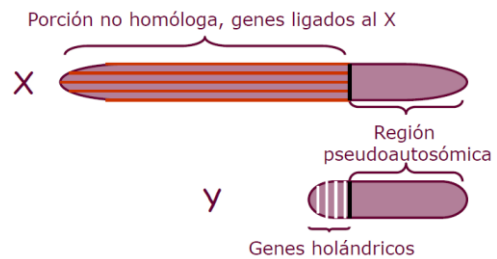


Figura 3.2.4. Cromosomas X e Y mostrando las regiones homólogas y no homólogas (https://cbise.wordpress.com/wp-content/uploads/2017/03/herencia_ligada_alsexo_i se_2017.pdf)

Caracteres influidos por el sexo

Caracteres que aparecen en ambos sexos, pero se expresa más en uno que en otro. Estos genes pueden localizarse en cualquier autosoma o en las partes de los cromosomas sexuales, su expresión depende del contexto hormonal. Por ejemplo, el gen de la calvicie en los seres humanos, que es dominante en los hombres y recesivo en las mujeres.

Genotipos	Fenotipos	
	Hombres	Mujeres
$b'b'$	calvo	calva
$b'b$	calvo	no calva
bb	no calvo	no calva

Caracteres limitados por el sexo

Algunos genes autosómicos sólo pueden manifestarse en uno de los sexos, ya sea debido a las diferencias en el ambiente hormonal interno o a diferencias anatómicas. Por ejemplo, se sabe que los toros poseen muchos genes para la producción de leche, los cuales transmiten a sus crías hembras, pero los toros y crías macho no pueden expresar este

carácter. Entonces cuando la penetrancia de un gen (proporción de individuos que expresan el carácter/numero total de individuos) en un sexo es de “0”, el carácter esta limitado por el sexo. Otro ejemplo son los pollos que tienen un gen recesivo que proporciona el plumaje de gallo; dicho gen sólo es penetrante en el medio ambiente interno del macho.

Genotipos	Fenotipos	
	Machos	Hembras
<i>HH</i>	plumaje de gallina	plumaje de gallina
<i>Hh</i>	plumaje de gallina	plumaje de gallina
<i>hh</i>	plumaje de gallo	plumaje de gallina

Reversibilidad sexual

Se demostró que a veces las pollas de gallinas ponedoras (ZW) sufren de reversibilidad de las características sexuales secundarias, como el desarrollo de plumaje de gallo, espolón y canto; así mismo existe desarrollo de testículos y producción de células espermáticas (caracteres primarios), cuando una enfermedad destruye el tejido ovárico y la deficiencia de hormonas sexuales femeninas (desarrollo de testicular rudimentario). Debe recordarse que los machos por reversibilidad sexual son genéticamente femeninos (ZW).

PROBLEMAS SOBRE GENETICA DEL SEXO

HERENCIA LIGADA AL SEXO

3.9. El gato doméstico puede ser negro o amarillo. Las hembras pueden ser negras, de un patrón llamado carey o amarillas. *a)* si estos colores son gobernados por un locus ligado al sexo, ¿cómo pueden explicarse estos resultados? *b)* usando los símbolos apropiados, determine los fenotipos esperados entre la descendencia de la cruce hembra amarilla x macho negro. *c)* Haga lo mismo para la cruce recíproca del inciso b). *d)* Cierta tipo de apareamiento produce hembras, la mitad de las cuales es carey y la mitad negra; la mitad de los machos es amarilla y la mitad negra. ¿De qué color son los progenitores hembra y macho en dichas cruces? *e)* Otro tipo de apareamiento produce descendencia $\frac{1}{4}$ de la cual son machos amarillos, $\frac{1}{4}$ hembras amarillas, $\frac{1}{4}$ machos negros y $\frac{1}{4}$ hembras carey. ¿De qué color son los progenitores macho y hembra en estas cruces?

Datos

Gato puede ser negro o amarillo

Las hembras son negras, carey o amarillas

Solución

a) si estos colores son gobernados por un locus ligado al sexo, ¿cómo pueden explicarse estos resultados?

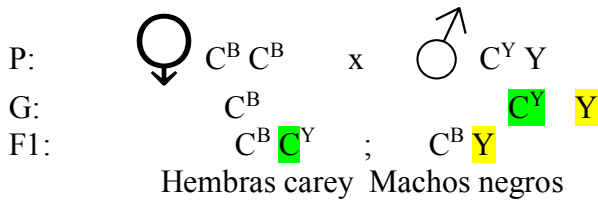
	Hembras	Machos
Negros	$C^B C^B$	$C^B Y$
Carey	$C^B C^Y$	-----
Amarillo	$C^Y C^Y$	$C^Y Y$

R. El locus ligado al sexo es codominante

b) usando los símbolos apropiados, determine los fenotipos esperados entre la descendencia de la cruce hembra amarilla x macho negro.

P: $\text{♀ } C^Y C^Y$ x $\text{♂ } C^B Y$
 G: C^Y ; C^B Y
 F1: $C^Y C^B$; $C^Y Y$
 Hembras carey Machos amarillos

c) Haga lo mismo para la crucea recíproca del inciso b).



d) Cierta tipo de apareamiento produce hembras, la mitad de las cuales es carey y la mitad negra; la mitad de los machos es amarilla y la mitad negra. ¿De qué color son los progenitores hembra y macho en dichas cruzas?

♀: 1/2 Carey; 1/2 Negras

♂: 1/2 Amarillos; 1/2 negras

Solución

P: $C^Y C^B$ x $C^B Y$

F1: Hembras: 1/2 $C^B C^Y$; 1/2 $C^B C^B$ Machos: 1/2 $C^Y Y$; 1/2 $C^B Y$
 Carey Negro Amarillo Negro

e. Otro tipo de apareamiento produce descendencia 1/4 de la cual son machos amarillos, 1/4 hembras amarillas, 1/4 machos negros y 1/4 hembras carey. ¿De qué color son los progenitores macho y hembra en estas cruzas?

Machos: 1/4 amarillos, 1/4 negras

Hembras: 1/4 amarillos; 1/4 carey

Solución

P: $C^Y C^B$ x $C^B Y$

F1: Hembras: 1/4 $C^B C^Y$; 1/2 $C^Y C^Y$ Machos: 1/2 $C^B Y$; 1/2 $C^Y Y$
 Carey Amarillo Negro Amarillo

3.10. Hay un gen dominante B ligado al sexo que codifica franjas blancas en las plumas de los pollos negros adultos como los de la raza Barred Plymouth Rock. Los pollos recién empollados, que tendrán franjas al llegar a su madurez, presentan un lunar blanco en la punta de la cabeza, a) Esquematice la cruce F2 entre un macho con franjas homocigótico (Z^B) y una hembra sin franjas (Z^b/W), b) Esquematice la cruce recíproca a través de la F2 entre un macho sin franjas homocigótico y una hembra con franjas, c) ¿Serán útiles las cruces anteriores para saber la sexualidad de los pollos de la generación F1 durante el empollamiento?

Datos

B = franjas blancas (pollos macho)

a) Esquematice la cruce F2

Solución

P. $Z^B Z^B$ x Z^b/W

G. Z^B Z^b W

F1: $\frac{1}{2} Z^B/Z^b$; $\frac{1}{2} Z^B/W$

Macho con franja blanca	Hembra con franja blanca
-------------------------	--------------------------

F2: $\frac{1}{2} Z^B/Z^b$ x $\frac{1}{2} Z^B/W$

G. Z^B Z^b Z^B W

	Z^B	W
Z^B	$\frac{1}{2} Z^B/Z^B$ Macho con franja blanca	$\frac{1}{2} Z^B/W$ Hembra con franja blanca
Z^b	$\frac{1}{2} Z^B/Z^b$ macho con franja blanca	$\frac{1}{2} Z^b/W$ Hembra sin franja

Machos: $\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$ Todos con franja blanca

Hembras: $\frac{1}{2}$ con franja blanca

$\frac{1}{2}$ sin franja

b) Esquematice la cruce recíproca a través de la F2 entre un macho sin franjas homocigótico y una hembra con franjas

P. Z^b/Z^b x Z^B/W

G. Z^b Z^B W

F1: $\frac{1}{2} Z^B/Z^b$; $\frac{1}{2} Z^b/W$

Macho con franja blanca	Hembra sin franja blanca
-------------------------	--------------------------

F2: $\frac{1}{2} Z^B/Z^b$ x $\frac{1}{2} Z^b/W$

	Z^b	W
Z^B	$\frac{1}{2} Z^B/Z^b$ Macho con franja blanca	$\frac{1}{2} Z^B/W$ Hembra con franja blanca
Z^b	$\frac{1}{2} Z^b/Z^b$ macho sin franja blanca	$\frac{1}{2} Z^b/W$ Hembra sin franja

Macho; $\frac{1}{2}$ macho con franja

$\frac{1}{2}$ macho sin franja

Hembra: $\frac{1}{2}$ Hembra con franja

$\frac{1}{2}$ Hembra sin franja

d) las cruzas realizadas directa y reciproca son útiles para detectar en la F1 los machos en los polluelos


3.11. Suponga que en aves un gene dominante ligado al sexo (B), produce plumas con apariencia de barras blancas en pollos adultos, mientras que su gen alelo (b) produce plumas de apariencia normal. Con base a estos datos esquematice la cruce entre un macho barrado homocigo y una hembra normal. Obtenga la F1 y cruceela por si misma para obtener la F2, luego determine la proporción

Datos

B = Barras blancas

Bb = Plumaje normal

Solución

P:  Z^bW x  $Z^B Z^B$
 G: Z^b W Z^B

F1: $Z^B Z^b$; $Z^B W$

F2: F1 x F1

$Z^B Z^b$ x $Z^B W$

G: Z^B Z^b Z^B W

	Z^B	W
Z^B	$\frac{1}{2} Z^B Z^B$ gallo con barras	$\frac{1}{2} Z^B W$ gallinas con barras
Z^b	$\frac{1}{2} Z^B Z^b$ gallo con barras	$\frac{1}{2} Z^b W$ gallinas sin barra

R. Todos los gallos con barras, $\frac{1}{2}$ gallinas con barras, $\frac{1}{2}$ gallinas sin barras

1.6. Ligamiento de genes y mapeo cromosómico

Resumen

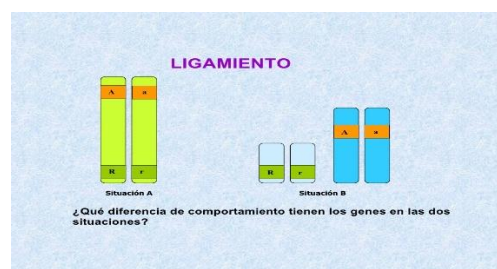
La proximidad de un par de genes ubicados en el mismo cromosoma afecta a su distribución independiente porque la recombinación entre ellos es menos frecuente que entre genes distantes, con el resultado de que los alelos de estos genes tan próximos se transmiten juntos a la descendencia y por lo tanto su segregación se vuelve rara o diferentes. La proximidad de estos genes se llama ligamiento. Cuanto más cerca estén los genes en un cromosoma, más estrechamente ligados están y más obviamente afectan a la distribución independiente propuesta por Mendel. La detección del ligamiento se realiza en generaciones segregantes, ya sea retrocruzamiento o F2, mediante una prueba χ^2 en la que la hipótesis nula es que los genes se distribuyen de forma independiente. Una vez detectada la presencia de un ligamiento, su magnitud puede estimarse calculando la frecuencia de recombinación, que es una medida indirecta de la distancia que separa los genes en estudio. El cálculo de las distancias entre genes se utiliza para la construcción de mapas de ligamiento, que son representaciones gráficas del orden en el que se encuentran los genes en el cromosoma y las distancias entre ellos. Los mapas de ligamiento son de gran importancia en la selección asistida por marcadores, ya que pueden proporcionar información sobre la idoneidad de un marcador específico para fines de selección asistida.

Palabras clave: Ligamiento de genes, mapas de ligamiento, cromosomas, selección asistida, alelos.

Introducción

Teoría cromosómica de la herencia (Sutton en 1903)

1. Los genes están situados en los cromosomas
2. La ordenación de los genes es lineal
3. El fenómeno de la recombinación le corresponde un fenómeno citológico de intercambio de segmentos cromosómicos



Morgan en 1903, postula el concepto de genes ligados. Cuando dos o más genes están en un mismo cromosoma, se dice que están ligados (factor de ligamiento), porque estos tienden a estar juntos y a no sufrir segregaciones en las sucesivas generaciones. Pueden estar juntos unidos en uno de los autosomas o en un cromosoma sexual. Los genes de diferentes cromosomas se distribuyen en los gametos independientemente. Sin embargo, los genes de un mismo cromosoma tienden a estar juntos durante la formación de los gametos (factor de ligamiento). Así, los resultados de las cruces de prueba entre individuos dihíbridos serán diferentes dependiendo de que estén ligados los genes o de que se encuentren en diferentes cromosomas.

Factor de Ligamiento

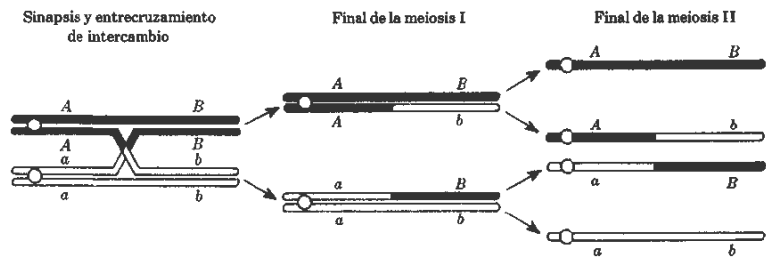
- 2 o más genes están en el mismo par homólogo, tienden a traspasarse juntos a la descendencia.
- Por lo tanto, *se alteran las proporciones fenotípicas esperadas.*

Aumentan los parentales
Disminuyen los recombinantes

Los genes ligados no se distribuyen independientemente, sino que tienden a estar juntos en las mismas combinaciones como lo fueron en sus precursores. Los genes a la izquierda de la línea diagonal (/) se encuentran en un cromosoma y los que están a la derecha se encuentran en el cromosoma homólogo.

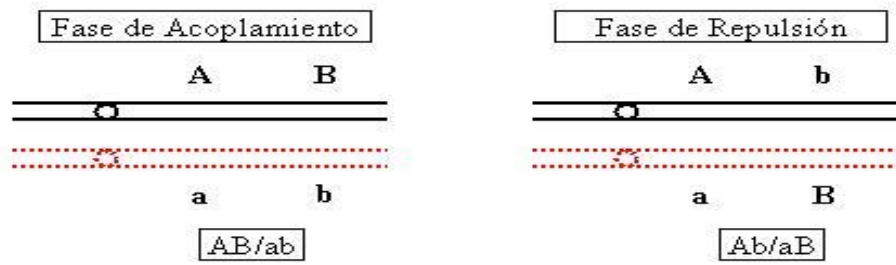
Entrecruzamiento de intercambio (crossing over)

Durante la meiosis, cada cromosoma se organiza, formando dos cromátidas hermanas idénticas: a continuación, los cromosomas homólogos se acoplan (sinapsis) y el entrecruzamiento o cruce de intercambio (crossing over) se presenta entre las cromátidas no hermanas. Hay rompimiento y unión de sólo dos de los cuatro filamentos en cualquier parte del cromosoma. En la figura siguiente, muestra un entrecruzamiento de intercambio en la región entre el locus A y el locus B



Observamos que AB y ab son iguales que los cromosomas originales, lo que indica que las cromátidas no intervienen en el entrecruzamiento y se denominan **parentales**. En cambio, Ab y aB, son producidos por entrecruzamiento de intercambio, que dan lugar a nuevos **recombinantes**.

Los alelos dobles heterocigotos (o dihíbridos) en los dos loci unidos se pueden presentar en cualquiera de las dos posiciones, relativas una respecto de otra. Si los dos alelos dominantes se encuentran en un cromosoma y los otros dos alelos recesivos se encuentran en otro (**AB/ab**), la relación de enlace se denomina **fase de acoplamiento**. Cuando el alelo dominante de un locus y el alelo recesivo de otro ocupan el mismo cromosoma (**Ab/aB**) la relación se denomina **fase de repulsión**. Los gametos parentales y recombinantes serán de diferentes tipos, dependiendo de como estén ligados.



Así por ejemplo en las gallinas, el carácter color de la cresta esta dado por un par alélico dominante FF (cresta coloreada) y recesiva ff (cresta blanca); y otro par alélico dominante para tipo de plumaje II (crespo) y recesiva ii (lisa). Se realizó una cruce entre una gallina homocigótica coloreada-lisa con un gallo homocigótico blanco-encrespado, obteniendo una F1, a la cual se le hace una cruce de prueba para obtener la F2. Observandose 13 coloreados-lisos, 63 coloreados-crespos, 63 blancos-lisos y 18 blancos-crespos. a) ¿Estos genes estarán ligados?, b) ¿Estarán en estado de acoplamiento o en repulsión?

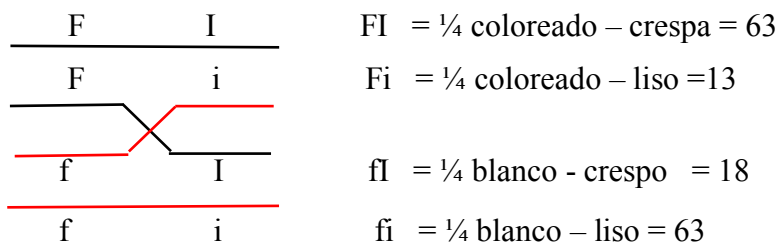
P. FF/ii x ff/II
 Coloreada-lisa blanco-crespo
 F1: Ff/Ii
 coloreado - crespo

Cruza de prueba:

P. Ff/Ii x ff/ii
 coloreado - blanco-liso
 crespo

a) ¿Estos genes estarán ligados?

EN ACOPLAMIENTO



Prueba de independencia – Chi cuadrada

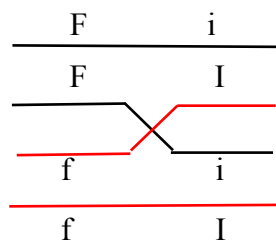
	o_i	e_i	$o_i - e_i$	$(o_i - e_i)^2$	$(o_i - e_i)^2 / e_i$
coloreados-lisos	13	$\frac{1}{4} (157) = 39.25$	-26.25	689.06	17.56
coloreados-crespos	63	$\frac{1}{4} (157) = 39.25$	26.25	689.06	17.56
blancos-lisos	63	$\frac{1}{4} (157) = 39.25$	26.25	689.06	17.56
blancos-crespos	18	$\frac{1}{4} (157) = 39.25$	-26.25	689.06	17.56
Chi-cuadrada					70.24

No están ligados, generan una proporción 1:1:1:1

No están en acoplamiento

b) ¿Estarán en estado de acoplamiento o en repulsión?

EN REPULSION



$$F_i = \frac{1}{4} \text{ coloreado - lisa} = 13$$

$$F_I = \frac{1}{4} \text{ coloreado - crespa} = 63$$

$$f_i = \frac{1}{4} \text{ blanco - lisa} = 63$$

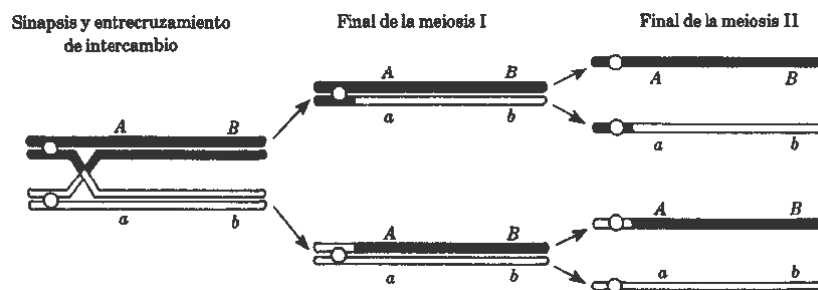
$$f_I = \frac{1}{4} \text{ blanco - crespa} = 18$$

Los genes están en repulsión

Frecuencia de quiasmas (cruzamiento en forma de X)

Un par de cromosomas que hacen sinapsis (bivalentes) está compuesto por cuatro cromátidas (tetrada). Cada tetrada presenta cuando menos un quiasma en alguna zona de su longitud. En general cuanto más largo sea el cromosoma, mayor será el número de quiasmas. Para cada especie esto es particular.

El entrecruzamiento de intercambio fuera de la región A-B no puede recombinar.



Cuando se forma un quiasma entre dos loci genéticos, solo la mitad de los productos meióticos será del tipo de entrecruzamiento de intercambio. Por tanto, la frecuencia de quiasma es dos veces la frecuencia de productos del tipo de entrecruzamiento de intercambio.

$\% \text{ de quiasma} = 2 (\% \text{ de entrecruzamiento de intercambio}) \text{ o}$

% de entrecruzamiento de intercambio = $\frac{1}{2}$ (quiasma)
--

Si un quiasma se forma entre los loci de los genes A y B en 30% de las tétradas de un individuo de genotipo AB/ab, entonces 15% de los gametos serán recombinantes (Ab o aB) y 85% serán parentales (AB o ab).

Supongamos que la progenie de una cruce de prueba Ab/aB se encuentra en una proporción de 40% Ab/ab, 40% aB/ab, 40% AB/ab y 10% ab/ab. Los genotipos AB/ab y ab/ab son producto de gametos de entrecruzamiento. Por lo tanto 20% de todos los gametos fueron de entrecruzamiento de intercambio, esto indica que hubo un quiasma de 40% en las tétradas.

Debemos estar conscientes de que en la naturaleza de manera general se presentan entrecruzamientos de intercambios múltiples, debido a la gran cantidad de genes que interactúan a lo largo de cada uno de los cromosomas. Estos entrecruzamientos pueden dar origen a gametos recombinantes simples, dobles, etc.; dependiendo del número de genes que se recombinan y no están ligados.

Limites de la recombinación

En dos locis apartados a gran distancia en el cromosoma la probabilidad de quiasma es de 100%, entonces 50% de los gametos serán parentales (sin entrecruzamiento) y 50% serán de tipo recombinante. La recombinación entre dos genes ligados no debe exceder del 50%, aun cuando hubiera entrecruzamiento multiple.

Mapeo genético

Los sitios donde residen los genes en el cromosoma (loci) son colocados en orden lineal de la misma manera que las cuentas de un collar. Debemos considera dos aspectos en el mapeo genético: 1) Disposición lineal de los genes, 2) determinación de la distancia relativa entre los genes. La unidad de distancia en el mapa (centimorgan) equivale a 1% del entrecruzamiento de intercambio.

Si el genotipo Ab/aB produce 8% de cada uno de los gametos de cruzamientos de intercambio AB y ab, entonces la distancia entre A y B se estima en 16 unidades de mapeo.

Si la distancia en el mapa entre el locus B y C es de 12 unidades, entonces 12% de los gametos de genotipo Bc bC deben ser del tipo de cruzamiento de intercambio: es decir 6% Bc y 6% bC.

Cada quiasma produce 50% de productos de entrecruzamiento de intercambio, que equivale a 50 unidades de mapeo. La longitud total del mapa se puede calcular con la siguiente fórmula:

$$\text{Longitud total} = \text{media de quiasma} \times 50$$

La posibilidad de construir mapas de ligamiento genético (Figura 1.6.1.) en especies vegetales o animales es una de las contribuciones de mayor impacto de las técnicas de marcadores moleculares en las ciencias biológicas. Los marcadores moleculares utilizados pueden corresponder a regiones intergénicas no codificantes o a segmentos génicos, en cuyo caso son denominados *funcionales* y constituyen marcadores ideales a los efectos de selección de genotipos. Un mapa genético establece de manera probabilística el arreglo lineal de un grupo marcadores (o genes) sobre el genoma de una especie (Figura 1.6.1.). Si bien el concepto data de principios de siglo XX, a partir de los trabajos de Morgan y Bridges con mutantes de *Drosophila*, recién a partir del

advenimiento de los marcadores moleculares fue técnicamente posible construir mapas genéticos saturados en la mayoría de las especies vegetales de interés agronómico.

Selección asistida por marcadores moleculares (MAS)

Usando este tipo de mapas es posible identificar la posición y el efecto de genes sobre caracteres de importancia mediante asociaciones estadísticas entre los valores fenotípicos y las variantes alélicas de los marcadores. La disponibilidad de mapas genéticos permite también la selección indirecta de genotipos deseables, comúnmente denominada MAS (del inglés *Marker Assisted Selection*), mediante el seguimiento de marcadores localizados en regiones genómicas determinadas. La utilización de marcadores comunes permite comparar la estructura del genoma de diferentes especies (*comparative mapping*) e identificar rearrreglos cromosómicos a pequeña y gran escala (micro y macro *sintenia*) para estudios de filogenia y evolución molecular. Por otro lado, el desarrollo de mapas genéticos altamente saturados permite el clonado posicional de genes.

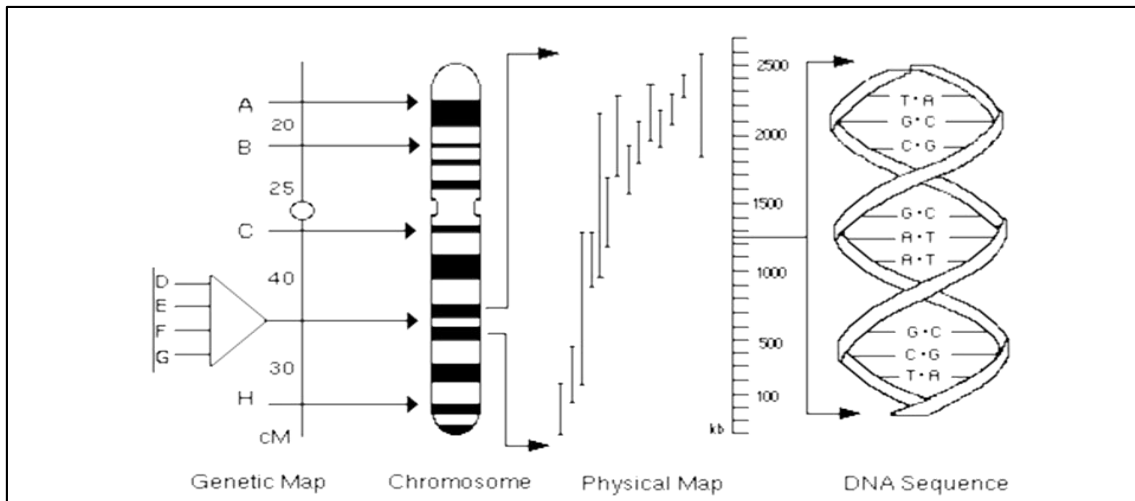


Figura 1.6.1. Mapas físicos y genéticos. Es la representación real del alineamiento de los genes en un cromosoma (<https://slideplayer.es/slide/5433005/>).

En la etapa cigótica de la profase I de la meiosis se produce el apareamiento de cromosomas homólogos, en el que se produce un intercambio de ADN entre los dos cromosomas en el proceso de recombinación. El producto final de la meiosis serán los gametos (n) que al aparearse con un gameto de otro individuo darán origen a un nuevo individuo con número cromosómico $2n$, con la mitad del ADN del progenitor 1 y la mitad del ADN del progenitor 2. Cuanto más distante esté un determinado segmento de ADN de otro en el cromosoma, más probable es que después del cigoteno, permanezcan en cromosomas homólogos diferentes; en caso contrario, cuanto más cerca estén, mayor es la probabilidad de que, después de la recombinación, ambos permanezcan en el mismo cromosoma. Cuando esto último ocurre, se indica que los genes están ligados. Mediante la electroforesis es posible obtener un conjunto de bandas que representan segmentos de ADN o sus productos finales (proteínas e isoenzimas).

Sabiendo que el dogma central de la biología molecular establece que el ADN determina en última instancia el fenotipo de un individuo, es posible entonces relacionar la presencia de una determinada banda y establecer que debido a que ambos son segmentos de ADN (tanto el que se observa en la electroforesis – representado ya sea por el ADN o alguno de sus productos - como el que codifica para la proteína que habilita el carácter) que están ligados, es decir, en cada individuo donde aparece la banda (en un zimograma) hay una alta probabilidad de que el carácter también esté presente en el individuo.

A modo de ejemplo, supongamos que hay una población de frijoles que se está evaluando para determinar su resistencia al virus del mosaico del sur (Figura 1.6.2). Tradicionalmente, para evaluar la resistencia de la planta al virus, se aísla el virus de una planta enferma y se inocula en las hojas de la población de interés. Algunos días después de la inoculación, se observan las hojas inoculadas; aquellas en las que se localiza un pequeño punto necrótico (reacción de hipersensibilidad) son resistentes, mientras que aquellas en las que no está presente la reacción de hipersensibilidad son susceptibles (esto no es una regla, se debe conocer el sistema planta-patógeno para identificar fenotipos resistentes y susceptibles). Si de esos mismos individuos se toma una muestra de la planta, y se realiza una electroforesis de los productos de técnicas como proteínas totales, o proteínas solubles, o isoenzimas, o ADN, y estadísticamente se establece que la mayoría de las veces cuando aparecía una determinada banda, la planta era resistente, mientras que cuando no aparecía, era susceptible (polimorfismo), se ha identificado un marcador molecular de resistencia al virus del mosaico del sur del frijol.

Los beneficios de los marcadores moleculares son apreciables porque en el caso del ejemplo, si la técnica utilizada fue a base de ADN, no es necesario esperar a la germinación de la planta, crecimiento de la planta, y luego inocularla y posteriormente evaluarla.

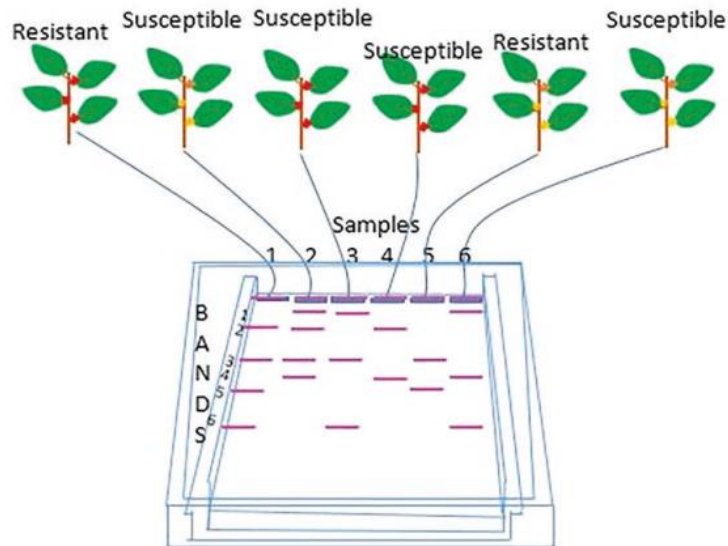


Figura 1.6.2. Selección asistida por marcadores moleculares (Laurentin Táriba, 2023).

Tomar una muestra de la semilla podría ahorrar una cantidad apreciable de tiempo ya que se podría someter una muestra de la semilla a una electroforesis y determinar si la planta será resistente o susceptible dependiendo de la presencia o ausencia de la banda del zimograma. Si esta información se utiliza para seleccionar individuos resistentes, se trata de una selección asistida por marcadores moleculares, que es quizás una de las técnicas más refinadas que se están utilizando en el mejoramiento de plantas. De manera similar, en producción animal, si se puede establecer una correlación entre algún marcador molecular y alguna característica fenotípica importante (por ejemplo, ternura de la carne derivada de algunos cortes en el ganado, siendo la ternura la cualidad de la carne para ser cortada y masticada con mayor o menor facilidad), la selección asistida por marcadores permitirá seleccionar como reproductores aquellos animales que tengan la calidad de ternura adecuada sin necesidad de pruebas genealógicas complicadas, ni necesidad de sacrificar al animal manteniendo dosis de su semen, la selección se haría únicamente con una prueba de ADN (si el marcador molecular es ADN), o en general, estudiando la presencia o no de una banda que representa el marcador molecular, y esto se puede lograr simplemente extrayendo sangre o algún otro tejido del animal. Los marcadores moleculares son menos sensibles al ambiente que los marcadores morfológicos, y los marcadores de ADN son totalmente independientes del ambiente. Quizás la mayor ventaja de la selección asistida por marcadores moleculares en plantas se puede ver en cultivos perennes como los árboles frutales ya que la selección de una característica de interés no requeriría el tiempo necesario para que la planta la exprese, sino que con tejido de semilla o plántula se podría establecer qué plantas presentarán o no ese rasgo, y en animales se reporta como una gran ventaja la cantidad de tiempo que se puede ahorrar para seleccionar progenitores que aporten mayor valor al rebaño con respecto a algunos rasgos.

PROBLEMAS DE LIGAMIENTO

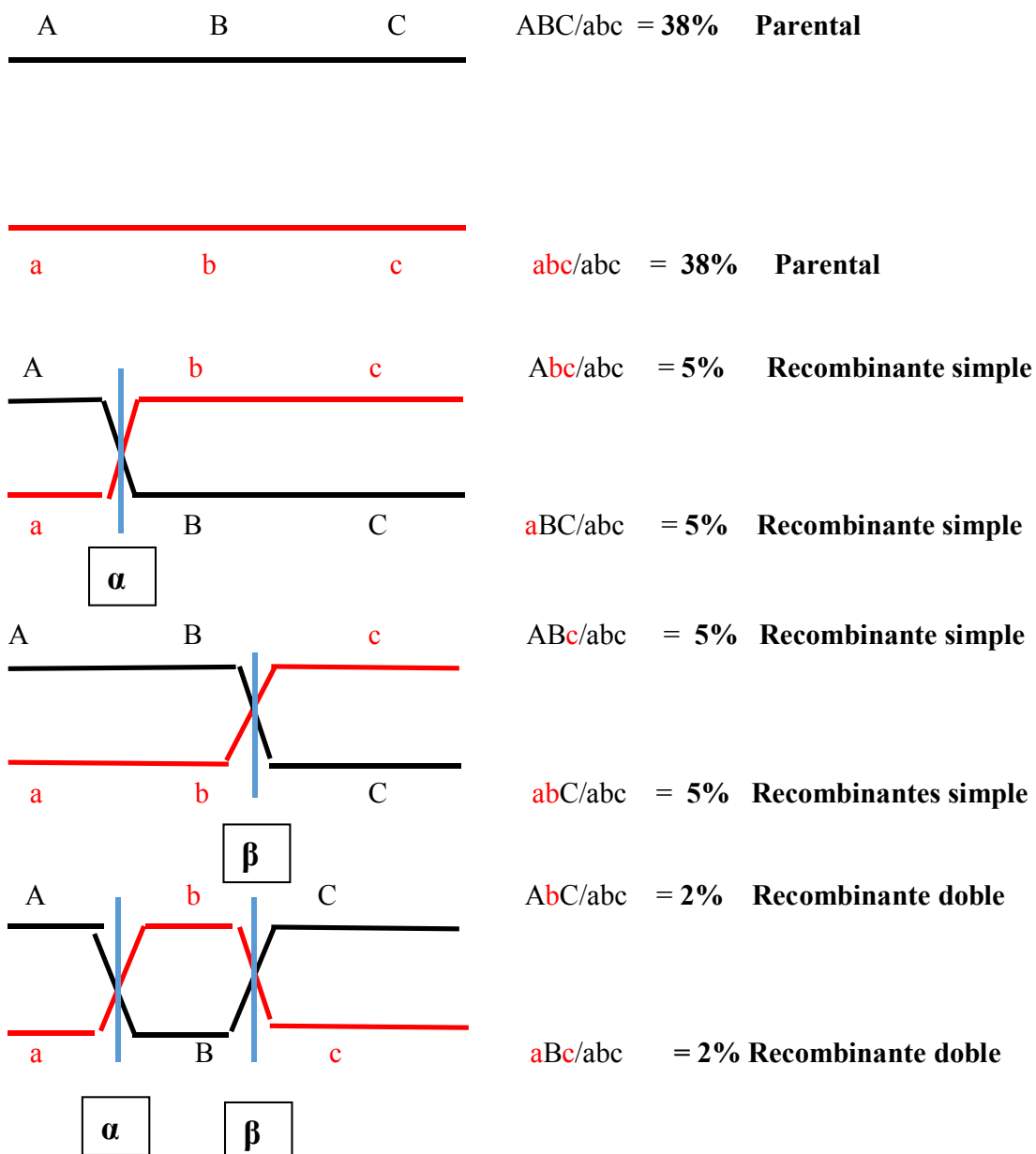
3.10. Teniendo los parentales ABC/ABC x abc/abc, y sabiendo que los genes A y B están separadas por 20 unidades de mapeo, y B y C están separadas a 4 unidades de mapeo, tendremos que toda la generación F1 será heterocigótica en la fase de acoplamiento (ABC/abc). Por lo tanto se espera que el 4% de los gametos F1 sean del tipo de entrecruzamiento de intercambio doble (2% AbC y 2% aBc), el porcentaje de entrecruzamiento simple (5% Abc, 5% aBC, 5% abC, 5% ABc) y que el resto (76%) sean de tipo parental, 38% ABC y 38% abc. Deduzca la F2 y sus proporciones?

Solución

ABC/ABC x abc/abc

F1: ABC/abc

F2: ABC/abc x ABC/abc



Bibliografía

- Avers, Ch. J. (1983). *Biología celular*. Ed. Iberoamericana, Trad. Irma de León Rodríguez, Aura Judith Pérez Zapata, Mexico D.F, México.
- Gonick, L., & Wheelis, M. (1991). *The cartoon guide to GENETICS*. Harper Collins Publishers. 215 p.
<https://drive.google.com/drive/folders/1kqhGU7I6yuXUoxDNeRzGusfZgWGJdsGC>
- Klug, W., Cummings, R.M., Charlotte, A., Spencer, Ch. (2006). *Concepto de genética*. Pearson Educación S.A., Madrid, España.
https://www.academia.edu/42111641/Conceptos_de_Genetica_Klug_Cummings
- Laurentin Táriba, H.E. (2023). *Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management*. Springer, Barquisimeto, Venezuela.
<https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>
- Levitus, G., Echenique, V., Rubinstein, C., Hopp, E., & Mroginski, L. (2010). *Biología y Mejoramiento Vegetal II*, INTA, ArgenBio, Buenos Aires, Argentina.
https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/109951/CONICET_Digital_Nro.a_dfb233f-0eb9-4d01-a3da-a182402315c1_B.pdf?sequence=5
- Reyes Matamoros, J.M. (2001). *Diccionario de Biología*. 2ed. Universidad Autónoma de Puebla, México. https://www.academia.edu/20124085/Diccionario_de_biologia
- Stanfield, W.D. (1993). *Genética*. Mac Graw Hill, México D.F., México. 574 p.
https://www.academia.edu/36488064/Teoria_y_problemas_de_genetica_Schaum
- Strickberger, M.W. (1988). *Genética*. Trad. del Inglés por José Luis Ménsua. OMEGA, Barcelona, España. 869 p.
- William, K. (2006) *Conceptos de genética*. Pearson Prentice Hill, Madrid, España.

Unidad temática II

Bases bioquímicas y moleculares de la herencia

Resumen

Argumenta la importancia de las bases bioquímicas y moleculares de los ácidos nucleicos en la herencia. Se analiza el dogma principal de la biología molecular, para entender como son los procesos de replicación, transcripción y traducción del ADN y el ARN y se hace un análisis de los organismos que no cumplen este dogma. Se enfatiza en el conocimiento del gen molecularmente y los productos que sintetiza; así como sus similitudes y diferencias entre los organismos procariotes y eucariotes. Esta unidad es recordatoria, porque los estudiantes vienen con fundamentos sólidos de biología, bioquímica y biología molecular.

Palabras clave: Acido desoxirribonucleico, acido ribonucleico, gen, replicación, transcripción, traducción.

2.1. Los ácidos nucleicos

Descubrimiento de los ácidos nucleicos

Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty hicieron una serie de experimentos usando cepas de la bacteria neumococo, la cual causa neumonía. Los neumococos crecen en el cuerpo huésped, pero, como otros tipos de bacterias, también pueden crecer en superficies sólidas o líquidas.

Los neumococos son bacterias que cuando no tienen cápsula, crecen en el laboratorio, formando colonias con superficie rugosa; si tienen esa envoltura su apariencia se torna lisa. La diferencia pudiera parecer menudencia estética, pero no. Según datos emanados del laboratorio de Avery, precisamente la cápsula es causante de la virulencia (Figura 2.1.1).

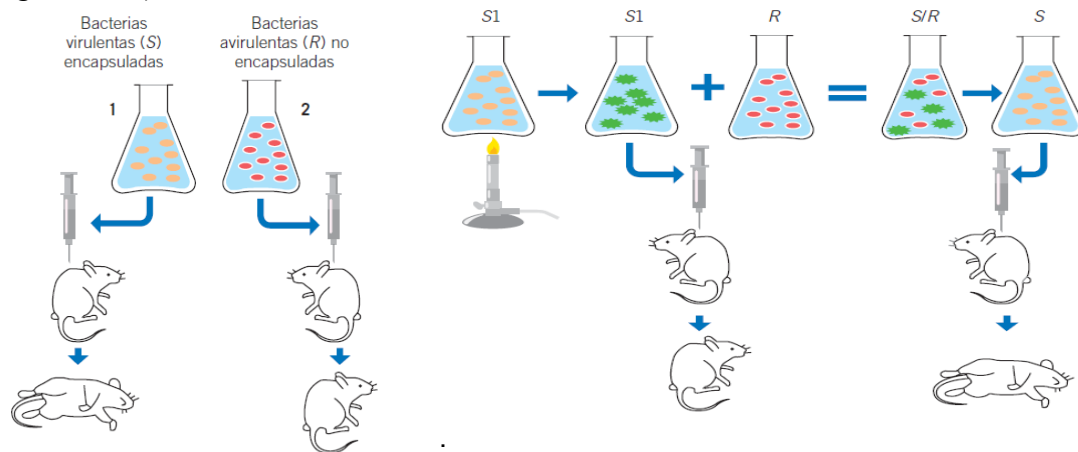


Figura 2.1.1. Experimento de Avery y sus colaboradores, Experimento del principio transformante (Salazar Montes *et al.*, 2013).

Griffith descubrió que, al inyectar a ratones con pequeñas dosis de neumococos no virulentos junto con grandes cantidades de neumococos patógenos, pero «muertos» por calentamiento, los animales no solo mueren de neumonía, sino que muestran en su sangre bacterias encapsuladas vivas. Es decir, en estas condiciones experimentales el neumococo no virulento adquiere la información para sintetizar la cápsula (se transforma, diría Griffith) en el cuerpo del ratón y, con ella, la capacidad de producir enfermedad.

Griffith concluyó que había algún “principio” que transformó las cepas rugosas (R) en lisas (S) con una cubierta de azúcares.

Cuando Avery leyó los resultados de Griffith se interesó en identificar este “principio transformador”, Avery y su equipo comenzaron a experimentar usando un tubo de ensayo en vez de un ratón. Usaron detergente para descomponer las células lisas muertas por calor creando una lisis a partir de ellas. Entonces usaron esta lisis para los ensayos de transformación. Los tubos funcionaron bien y mostraron que la lisis de S muerta por calor podía cambiar (R) Rugosa a (S) Lisa. El principio transformador estaba en algún lugar de la lisis.

Probaron cada uno de los componentes de la lisis para la actividad transformadora. Primero incubaron la lisis de cepa lisa muerta por calor con una enzima, SIII, que consume completamente la cubierta de azúcar. La lisis de cepa lisa sin cubierta seguía siendo útil para transformar. Esto les reveló que las cepas R no creaban una nueva capa a partir de las partes de la cubierta de cepa lisa. Luego incubaron la lisis de cepa lisa sin cubierta con enzimas que digieren proteínas (tripsina y quimotripsina) y después probaron la habilidad de esta lisis para transformar. Esta lisis sin proteínas seguía transformando, así que el principio transformador no era proteína.

Cuando querían probar y purificar la lisis, precipitaron los ácidos nucleicos – ADN y ARN - con alcohol. Fueron los primeros en aislar los ácidos nucleicos de un neumococo. Cuando vieron que el “principio” transformador no estaba en la cubierta de azúcar, ni en la proteína sospecharon que tal vez estaría en uno de los ácidos nucleicos.

Disolvieron la mezcla con alcohol en agua, primero destruyeron el ARN con la enzima RNasa, probaron la capacidad transformadora de esta solución, la solución todavía tenía capacidad para transformar, de tal manera que el ARN no podía ser el “principio” transformador. Cuando habían dejado virtualmente ADN puro, como una prueba final, incubaron la solución con la enzima digestora de ADN, Dnasa. Probaron la capacidad transformadora de esta solución, la cual fue incapaz de transformar. Avery y su equipo concluyeron que el ADN era el principio transformador y publicaron sus resultados en 1944.

En 1952 Alfred Hershey y Martha Chase realizaron experimentos para confirmar si es que el ADN es la base del material genético (y no las proteínas). Si bien la existencia del ADN había sido conocida por los biólogos desde 1869, en aquella época se había supuesto que eran las proteínas las que portaban la información que determina la herencia.

Hershey y Chase llevaron a cabo experimentos con el fago T2, un virus cuya estructura había sido recientemente investigada mediante microscopio electrónico (Figura 2.1.2). El fago consiste únicamente en una cubierta proteica o cápside que contiene su material genético, e infecta a una bacteria cuando se adhiere a su membrana externa, inyecta dicho material y le deja acoplado la cápside. Como consecuencia, el sistema genético de la bacteria reproduce el virus.

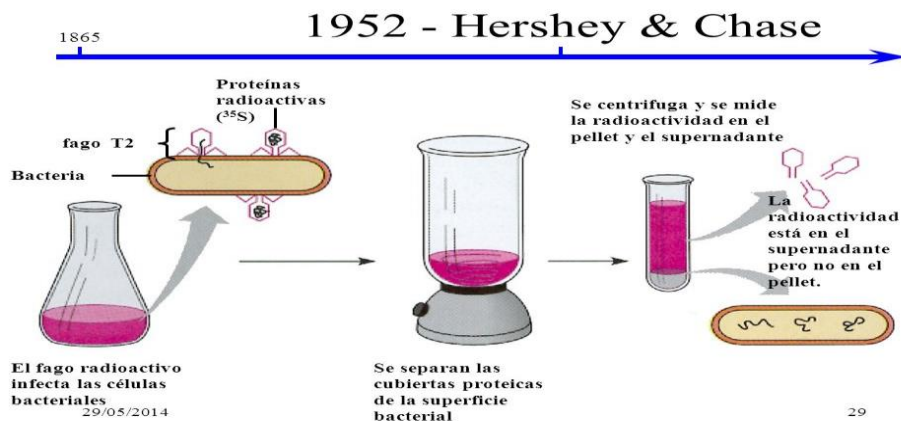


Figura 2.1.2. Experimento de Hershey y Chase con el bacteriofago T2 (<https://hershey-chase.weebly.com/the-experiment.html>).

En un primer experimento, marcaron el ADN de los fagos con el isótopo radiactivo fósforo-32 (P-32) (Figura 2.1.2.). El ADN contiene fósforo, a diferencia de los 20 aminoácidos que forman las proteínas. Dejaron que los fagos del cultivo infectaran a las bacterias *Escherichia coli* y posteriormente retiraron las cubiertas proteicas de las células infectadas mediante una licuadora y una centrífuga. Hallaron que el indicador radiactivo era visible sólo en las células bacterianas, y no en las cubiertas proteicas.

En un segundo experimento, marcaron los fagos con el isótopo radiactivo azufre-35 (S-35). Los aminoácidos cisteína y metionina contienen azufre, a diferencia del ADN. Tras la separación, se halló que el indicador estaba presente en las cubiertas proteicas, pero no en las bacterias infectadas, con lo que se confirmó que es el material genético (ADN) lo que infecta a las bacterias (Figura 2.1.2).

Composición de de los ácidos nucleicos

Para el estudio de los seres vivos se debe comenzar con el conocimiento de los componentes moleculares que los estructuran: las biomoléculas o moléculas de la vida. Este tipo de moléculas se rige por las mismas leyes físicas y químicas que rigen a la materia inerte; sin embargo, su grado de complejidad y organización es propio de la materia viva.

Las biomoléculas se componen principalmente de átomos de carbono (C), hidrógeno (H), oxígeno (O) y nitrógeno (N). Así, dentro de los seres vivos, C, H, O y N, solos o en combinación con otros elementos, forman compuestos de bajo peso molecular (biomoléculas) como los monosacáridos, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos, que constituyen los sillares monoméricos de macromoléculas (biopolímeros) como los polisacáridos, los lípidos, las proteínas y los ácidos nucleicos, respectivamente.

Cada tipo de biomolécula y biopolímero cumple con un grupo de funciones específicas. Así, en esta sección se describen las características moleculares (composición y estructura) de los ácidos nucleicos, los cuales fueron seleccionados para almacenar y codificarla información genética (genotipo), de manera que pueda ser traducida para determinar las características morfológicas y funcionales de cada individuo (fenotipo).

Como hemos visto en la unidad 1, la célula es la unidad básica, estructural y funcional de toda la materia viva, aunque en esto existen excepciones como los virus y los viroides (Figura 2.1.3). Esta célula contiene organelos u orgánulos que cumplen diferentes funciones, pero uno de los más importantes es el núcleo, el cual contiene la información genética (ADN) en la forma de cromatina (eucromatina – menos compactada y heterocromatina – más compactada). El ADN de la cromatina está envuelto alrededor de un complejo de histonas como "cuentas de un rosario" o

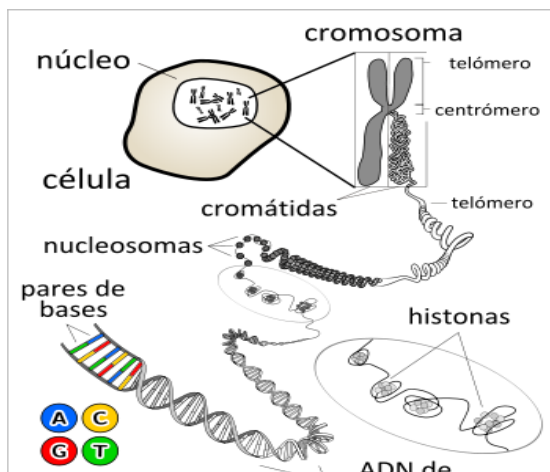


Figura 2.1.3. Organización del ADN en la célula (https://es.wikipedia.org/wiki/%C3%81cido_desoxirribonucleico).

núcleosomas, que está en los cromosomas y se organiza en una estructura de doble hélice.

Dentro del cromosoma está el gen, que es un pedazo de ADN; este gen tiene la capacidad de producir un tipo de aminoácidos (aa) y las proteínas son grupos de 200 o más aa que cumple alguna función en los seres vivos (eucariontes u procariontes).

Todos los seres vivos (procariontes y eucariontes) cuentan con dos tipos de ácidos nucleicos, el **ácido desoxiribonucleico (DNA)** y el **ácido ribonucleico (RNA)**, formados por **nucleótidos** específicos. Cada nucleótido tiene una base nitrogenada, un azúcar de 5 carbonos (pentosa) y un fosfato (Figura 2.1.4).

Las **bases nitrogenadas** son moléculas heterocíclicas, cuyos anillos moleculares están estructurados por carbono y nitrógeno. Derivan de la **purina** (estructura cíclica de nueve puntas, hexágono-pentágono fusionados) y **pirimidina** (estructura cíclica de seis puntas, hexagonal) (Figura 4.1.5).

La **adenina** (A) y la **guanina** (G) son bases púricas comunes en el ADN y ARN. La **citocina** (C) también está presente en ambos tipos de ácidos nucleicos; la **timina** (T) en el ADN y el **uracilo** (U) en el RNA son bases pirimidínicas (Figura 2.1.5).

Las **pentosas** son monosacáridos de cinco carbonos que adquieren estructuras heterocíclicas tipo furano (β -**furanos**). Los desoxiribonucleótidos del ADN contienen **2-desoxi-D-ribosa**, en tanto que los ribonucleótidos del ARN contienen **D-ribosa** (Figura 2.1.6). Tanto los anillos heterocíclicos de las bases nitrogenadas como los de las pentosas se enumeran según la convención internacional para purina, pirimidina y furano; sin embargo, para hacer la distinción, los números de la pentosa se designan como primos (1'-5') (Figura 2.1.7).

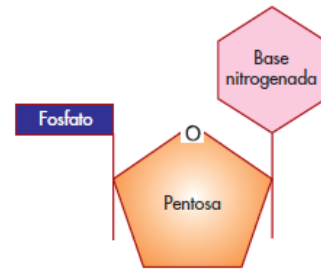


Figura 2.1.4. Composición y estructura de un nucleótido (Beas *et al.*, 2009)

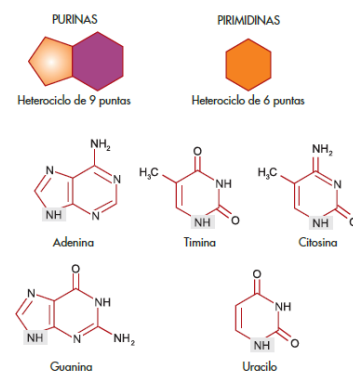


Figura 2.1.5. Estructura de las bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos (Beas *et al.*, 2009)

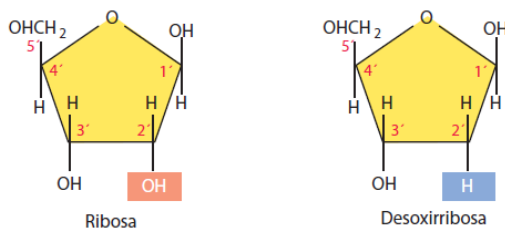


Figura 2.1.6. Comparación estructural de la ribosa y la 2-desoxirribosa. (Salazar Montes *et al.*, 2013).

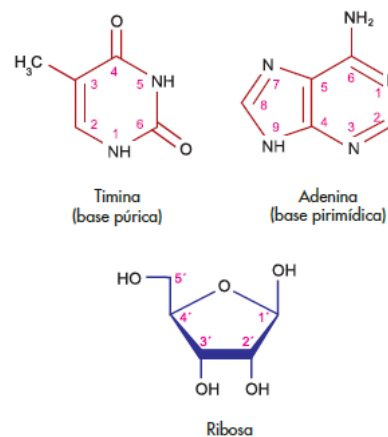


Figura 2.1.7. Orden numérico de los átomos de las bases nitrogenadas y las ribosas (Beas *et al.*, 2009).

Cada base nitrogenada se une covalentemente a la pentosa para formar un **nucleósido** (molécula compuesta por un azúcar y una base como la adenosina, guanosina, timidina, citidina y uridina, respectivamente), a través de una unión N-β-glucosil (N-9 de las purinas y N-1 de las pirimidinas) al carbono 1' de la pentosa. Este tipo de unión se forma al quitar un grupo hidroxilo de la pentosa y un hidrógeno de la base, con la consecuente formación de una molécula de agua y un enlace O-glucosídico (Figura 2.1.8).

El **fosfato** se esterifica al carbono 5' de la pentosa y permanece como un radical que puede interactuar con otros grupos fosfato, dando lugar a nucleótidos monofosfatados, difosfatados y trifosfatados (Figura 4.1.9), pero también puede unirse a otro nucleótido para dar origen a las cadenas de ácidos nucleicos, a través del enlace 3'-5'-fosfodiéster (Figura 2.1.9).

Tipos de ácidos nucleicos

Acido desoxirribonucleico (ADN)

Después de conocer el trabajo de Avery, publicado en 1944, Erwin Chargaff se interesó en el estudio de los ácidos nucleicos, y mediante técnicas cromatográficas analizó el ADN de varios tipos celulares, estableciendo que la cantidad de adeninas era similar a la de timinas ($[A] = [T]$), y la de guaninas a la de citosinas ($[G] = [C]$), proponiendo que en el ADN existe la misma cantidad de bases púricas y pirimidicas ($[purinas] = [pirimidinas]$). Estas observaciones se dieron a conocer en 1951 y originaron lo que algunos autores refieren como “**leyes de equivalencia de las bases nitrogenadas**”. Chargaff también observó que la composición de bases nitrogenadas en el DNA variaba entre especies, pero se mantenía constante en una misma especie, independientemente de la edad o del estado nutricional.

Por otro lado, Rosalind Franklin y Maurice Wilkins, a través de la cristalografía de rayos X, describieron a principios del decenio de 1950 que el ADN generaba una imagen helicoidal de doble hélice, con una estructura extendida, ordenada y constante, que poseía un diámetro de 20 Å (2 nm) y donde las bases nitrogenadas se encontraban apiladas en planos cuya separación era de 3.4 Å (0.34 nm). Así, al analizar las evidencias químicas y físicas sobre la composición y estructura del ADN, James Watson y Francis Crick propusieron, en 1953, el modelo de la “**doble hélice**” (www.nature.com/nature/dna50/watsoncrick.pdf), según el cual el ADN está formado por

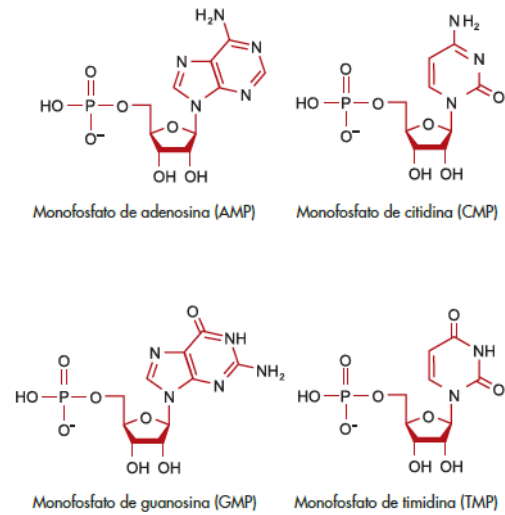


Figura 2.1.8. Estructura y composición de los ribonucleótidos. La ribosa y las moléculas aparecen monofosfatadas (Beas *et al.*, 2009).

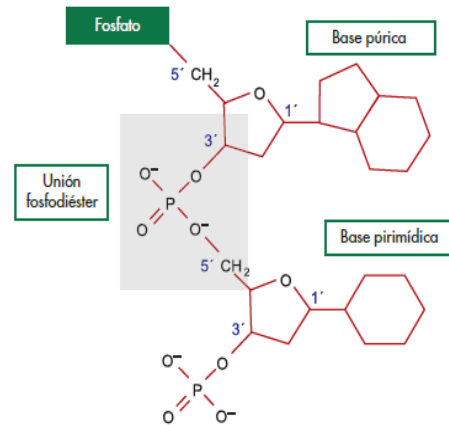


Figura 2.1.9. Complementariedad entre las bases nitrogenadas que conforman el ADN, a través de puentes de hidrógeno, los cuales se señalan dentro de la zona sombreada (Beas *et al.*, 2009).

dos cadenas helicoidales, que giran alrededor del mismo eje en sentido dextrógiro, y con sus átomos orientados en sentido inverso, es decir, las cadenas son antiparalelas (Figura 2.1.10). Sin embargo, fueron Matthew Meselson y Franklin Stahl en 1958, quienes demostraron a través de un experimento que la replicación de ADN era **semiconservadora**. Una replicación semiconservadora es aquella en que la cadena de dos filamentos en la hélice del ADN se replica, de forma tal que cada una de las dos cadenas de ADN formadas consiste en un filamento proveniente de la hélice original y un filamento nuevo sintetizado.

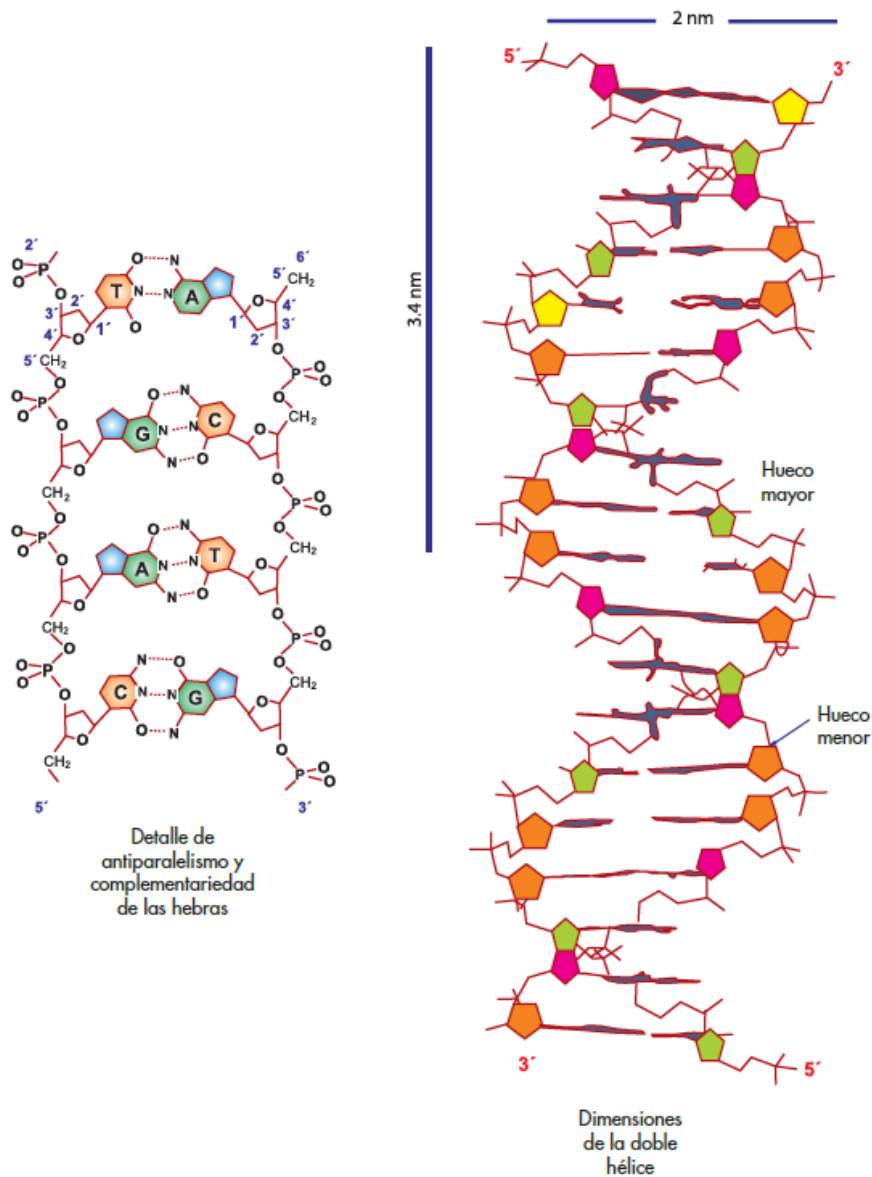


Figura 2.1.10. Conformación de doble hélice del DNA, según el modelo de Watson y Crick. En la parte izquierda, se muestra la estructura planar, en tanto que en la derecha se representa la doble hélice (Beas *et al.*, 2009).

Hoy en día se conoce que la interacción A - T es a través de dos puentes de hidrógeno, pero la interacción G-C es más fuerte, porque puede tener hasta tres puentes de hidrógeno (Figura 2.1.11). Visionariamente, Watson y Crick propusieron que la **complementariedad entre bases** podría ser el mecanismo de copiado y duplicación del material genético.

Formas alternativas de la doble hélice

Watson y Crick, mencionaron que la hidratación de los cristales de ADN y el contenido de sales en los mismos modifica significativamente la laxitud de la doble hélice, originando las formas A-E del DNA, todas ellas en configuración de doble hélice dextrógira.

Los procesos de deshidratación cercanos a 30% originan la forma A del ADN (A-ADN), en tanto que la forma B del ADN (B-ADN) se presenta a través de un proceso de deshidratación menor a 10% y utilizando sodio como contracción para favorecer la cristalización. Las formas C-E del ADN se dan por cristalización en presencia de metales o poliaminas, con niveles intermedios de deshidratación, entre las formas A y B. Las características estructurales descritas en el modelo de la doble hélice se acercan a las del B-ADN, por lo que con base en esta configuración se hacen las comparaciones de las demás formas (Figura 2.1.12).

En la actualidad se conoce que cualquier secuencia alternante de purinas y pirimidinas puede dar origen al Z-DNA y que esta forma se favorece por metilación de las bases nitrogenadas, lo cual establece un mecanismo de regulación dentro de las células para la adquisición de la forma Z (Figura 2.1.12).

El ADN circular es característica de los plasmidos de procariontes, de virus y organelos intracelulares de eucariontes, como las mitocondrias y los cloroplastos. De manera sencilla, es sólo una doble hélice de ADN que tiene sus extremos cerrados, pero, desde su descubrimiento en 1963, se observó que a diferencia del modelo de la doble hélice, en el ADN circular predomina la configuración levógira; que su desnaturalización es más complicada que la de moléculas lineales. En este sentido, modelos recientes proponen un DNA circular con las hebras en configuración casi planar (Figura 2.1.13).

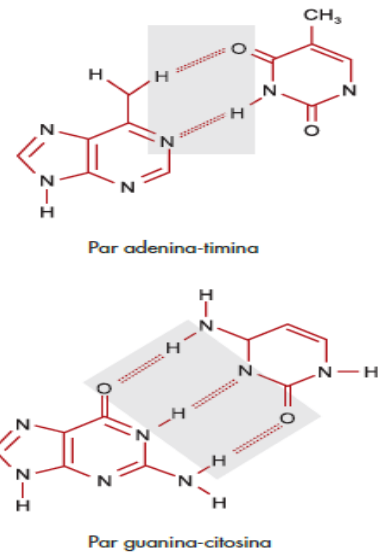


Figura 2.1.11. Complementariedad entre las bases nitrogenadas que conforman el DNA, a través de puentes de hidrógeno (zona sombreada) (Beas *et al.*, 2009).

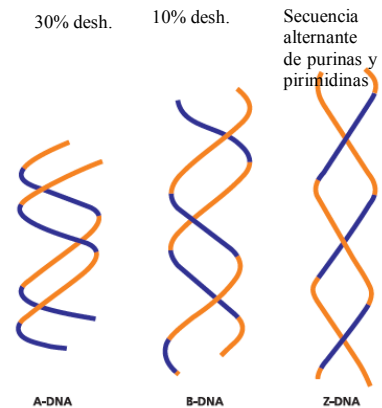


Figura 2.1.12. Configuraciones de ADN (Beas *et al.*, 2009).

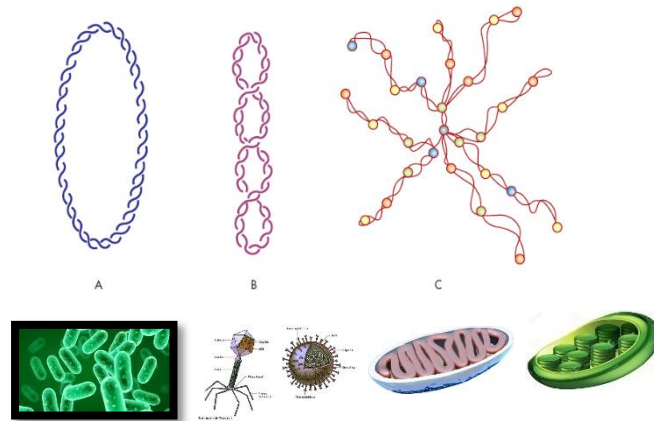


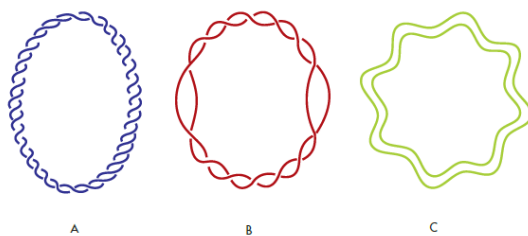
Figura 2.1.13. A: DNA circular en conformación doble hélice dextrógira. B: DNA circular con la porción superior en conformación doble hélice dextrógira y la parte inferior en conformación doble hélice levógira. C: DNA circular con porciones alternadas de conformaciones doble hélice dextrógira y levógira (Beas *et al.*, 2009).

Compactación del ADN

Según el modelo de la doble hélice, un genoma representado por un poco más de 3 000 millones de pares de bases, como el humano, tendría un poco más de 1 m de longitud, siendo mucho más largo que la célula que los contiene (10 y 100 μm). Sin embargo, las células desarrollaron mecanismos para compactar el ADN (acortar su longitud).

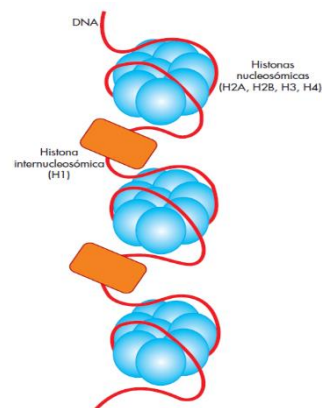
Existe dos mecanismos conocidos para compactar el material genético dentro de las células: el primero consiste en superenrollar la doble hélice; es decir, a través de nuevos giros inducir el repliegue de la molécula para disminuir su longitud (**compactación plectonémica**) (Figura 1.1.14); el segundo consiste en enredar la molécula de ADN sobre estructuras proteínicas (**compactación toroidal**) (Figura 2.1.15).

En general, se puede considerar que en **organismos procariontes** predomina la **compactación plectonémica**, y en **eucariontes** la **compactación toroidal**, aunque ambas formas pueden presentarse parcialmente en ambos tipos de organismos.



Plectonémica

Figura 2.1.14. A: molécula de DNA circular relajada. B: molécula de DNA circular compactada por superenrollamiento. C: nucleoide bacteriano compactado por superenrollamiento y con su estructura estabilizada a través de proteínas (Beas *et al.*, 2009).



Toroidal

Figura 2.1.15. Conformación de los nucleosomas (Beas *et al.*, 2009).

Como se mencionó, el superenrollamiento del DNA es regulado por un grupo de enzimas **topoisomerasas**, que son de dos tipos. Las de tipo I cortan sólo una de las dos

hebras del ADN, lo que permite el relajamiento progresivo de hélices superenrolladas, después de lo cual vuelven a ligar la hebra. Este es un proceso que no se requiere energía.

Las de tipo II cortan ambas hebras; las mantienen estabilizadas y son capaces de inducir giros con intencionalidad al lado derecho (diestra) o al lado izquierdo (siniestra), son enzimas que requieren energía (hidrólisis de ATP). Una variante de las topoisomerasas II lo constituyen las *girasas*, propias de procariontes y, que además de torcer la doble hebra, pueden cambiar de posición las hebras sencillas, permitiendo la separación o el engarzamiento de los ADN circulares durante la replicación.

Existe dos tipos generales de proteínas que intervienen en la compactación del ADN eucariótico las de tipo histona y no histona. Las histonas son un grupo de proteínas globulares básicas con peso molecular medianamente bajo (de 11 a 24 kilodaltones, kD). Tienen un alto contenido de aminoácidos básicos cargados positivamente, como la histidina, la arginina (Arg) y la lisina (Lys).

De manera característica, las diferencias en el contenido de Arg y Lys, así como en su peso molecular, generan diferencias en la distancia que recorren en una electroforesis, parámetros que permitieron establecer la existencia de cinco histonas diferentes [H1 (24 kD), H2A (14 kD), H2B (14 kD), H3 (15 kD) y H4 (11 kD)]. Dos moléculas de cada una de las proteínas H2-H4 forman un octámero, alrededor del cual cerca de 140 pb de la doble hélice del ADN da dos vueltas, formando un complejo conocido como *nucleosoma* (Figura 4.16), el cual se repite a todo lo largo de la molécula generando una imagen de rosario de cuentas (Figura 2.1.16), donde los nucleosomas o cuentas están separados entre sí por segmentos de ADN de casi 60 pb. El diámetro aproximado de la fibra de nucleosomas es cinco veces mayor que el diámetro de la doble hélice, esto es, 10 nm. Entre nucleosoma y nucleosoma, en el segmento de 60 pb, se intercala una molécula de H1; a lo largo de la *fibra de nucleosomas*, las H1 interactúan obligando a la fibra a girar, formando una espiral de nucleosomas conocida como *fibra solenoide* de unos 30 nm de diámetro, la cual se pliega sobre sí misma, formando primero una *espiral del solenoide* y luego un grupo de *bucles de la espiral de solenoide* (300 nm de diámetro) que se estructuran sobre proteínas fibrilares no histona que determinan la forma de los cromosomas (Figura 2.1.15). Además, en esta fase interviene la topoisomerasa II, la cual determina la formación de los bucles y el montaje de los mismos sobre la estructura fibrilar del esqueleto cromosómico.

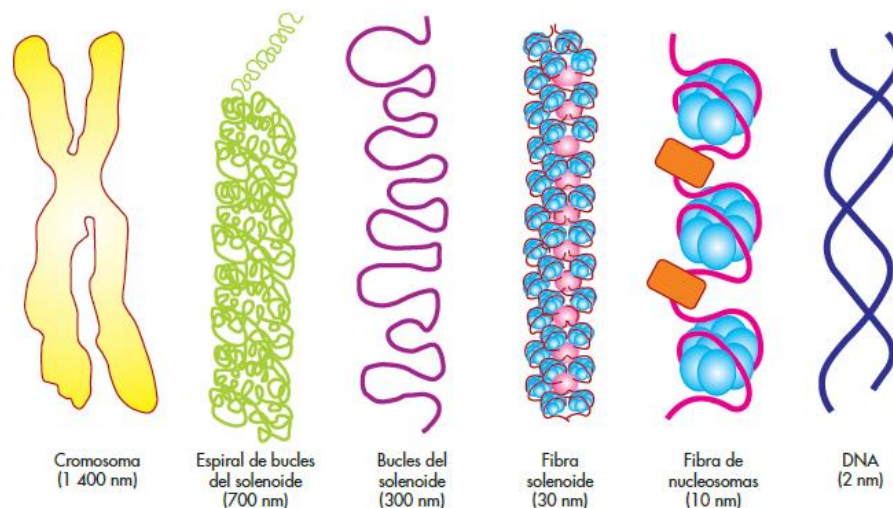


Figura 2.1.16. Compactación del DNA lineal (Beas *et al.*, 2009).

Durante la interfase, la mayor parte del ADN sólo se encuentra parcialmente compactada como fibra de nucleosomas y en algunas porciones como fibra solenoide, por lo que como parte de los mecanismos de expresión génica se incluye la descompactación del ADN, los cuales pueden ser inducidos *in vitro* por cambios de temperatura o pH, e *in vivo* por modificaciones bioquímicas de las histonas (acetilación, fosforilación y metilación) o del mismo ADN (interacción competitiva con otras proteínas).

Acido ribonucleico (ARN)

Después de la identificación del ADN como la molécula donde se almacena la información genética y de conocer las propiedades que determinaban su estructura, se hizo evidente la necesidad de identificar los mecanismos a través de los cuales la información contenida en el DNA se expresa en moléculas funcionales que determinan el fenotipo celular. En principio, se acuñó el término **gen** como secuencia de nucleótidos de ADN que determinaba la secuencia de aminoácidos de una proteína. En la actualidad el **concepto de gen** se aplica a las secuencias de nucleótidos de ADN que determinan la secuencia de moléculas funcionales, incluidas las moléculas de ARN y las proteínas. En este sentido, Francis Crick, a principios de 1960, propuso que entre el ADN y las proteínas debería haber alguna molécula adaptadora, el ARN, con base en el principio de complementariedad de bases.

En cuanto a su estructura las características que diferencian al ARN del ADN son:

1. El ARN suele ser **monocatenario** (una sola cadena).
2. Contiene **uracilo** en lugar de timina.
3. La **pentosa** que constituye a sus nucleótidos es la **ribosa**, en lugar de la 2-desoxirribosa del ADN (la presencia del grupo hidroxilo en el C₂' de la ribosa provoca que el ARN sea una molécula químicamente inestable).
4. Tiene una molécula **OH** (oxidrilo). El ADN tiene H.
5. Se encuentra en el núcleo y el citoplasma.

Así, se originó una secuencia de hechos relacionados con la expresión de la información genética, que incluía la duplicación del ADN (**replicación**), la síntesis de ARN a partir de ADN (**transcripción**) y la síntesis de proteínas a partir de ARN (**traducción**) (Figura 2.1.17). Estos procesos se conocieron durante varios años como el “**dogma central**” de la biología molecular (Figura 2.1.18).

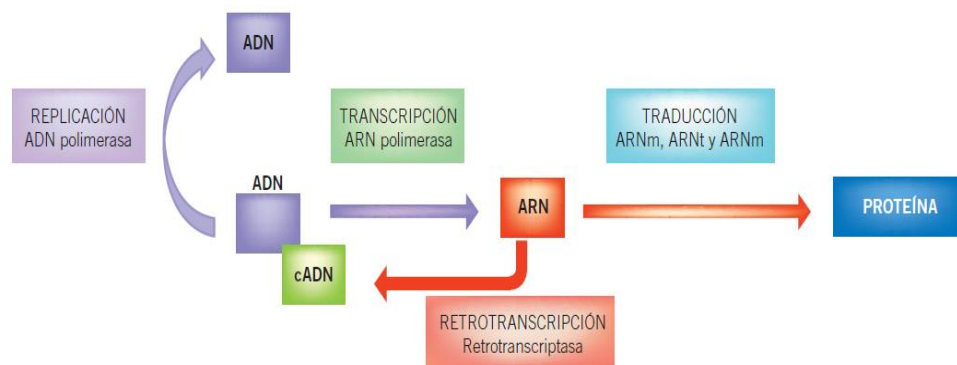


Figura 2.1.17. Flujo de la información genética (Salazar Montes et al., 2013).

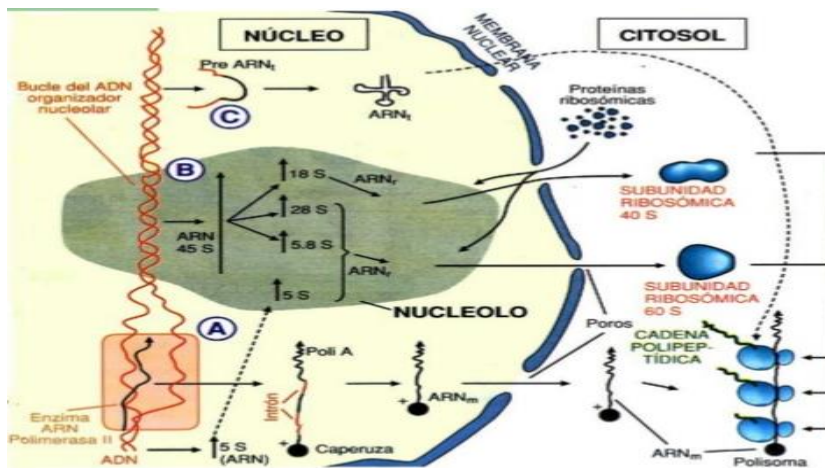


Figura 2.1.18. Proceso transcripción y traducción

(<https://view.genially.com/60ef63e1ac1bbd0d4b6db42b/interactive-content-transcripcion-traduccion>).

Esta direccionalidad puede invertirse, como ocurre en la **retrotranscripción**, proceso a través del cual se sintetiza ADN tomando como molde una molécula de RNA. Ejemplos de esta excepción son algunos **virus** como: los CoVs (coronavirus); COVID19 (nuevo virus); HE (hemagglutinin-esterase); HKU (coronavirus identificado por la Universidad de Hong Kong); HCoV (coronavirus humano); IBV (virus infección de la bronquitis); MHV (murine hepatitis virus); TGEV (transmissible gastroenteritis virus), SARS, MERS, virus del VIH, etc. (<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/jmv.25681>), los **ribozimas** (enzimas de ARN con capacidad catalítica) y los **priones** que es un agente infeccioso formado por una proteína, que afecta **aa** idénticos y produce encefalopatías espongiiformes en el ganado vacuno.

Tipos de ARN

Los tres tipos principales de ARN, que se encuentran tanto en organismos eucariontes como procariontes, se definen según su participación en la síntesis de proteínas como: **ARN mensajero** (ARN_m), **ARN de transferencia** (ARN_t) y **ARN ribosómico** (ARN_r). Además, en eucariontes existen los ARN nucleares pequeños (ARN_np), nucleolares (ARN_nop) y citoplásmicos (ARN_ncp). En virus, algunos genomas están conformados por ARN de una o dos hebras, en tanto que algunos ARN con porciones en conformación de doble hebra, al ser catalizados por la endonucleasa conocida como **Dicer**, originan un ARN de doble hebra pequeño, que es interferente (ARN_i) e interfiere en la expresión de algunos genes. A continuación se describen los tres ARNs principales (Figura 2.1.19).

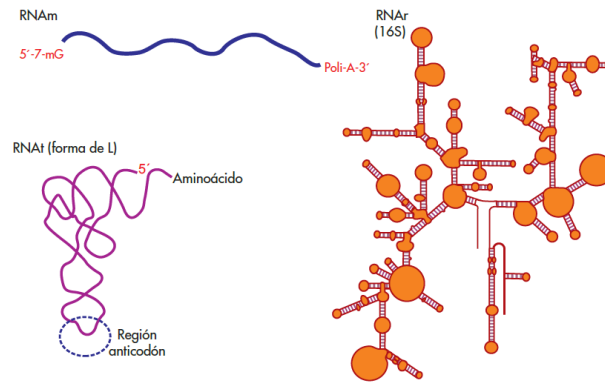


Figura 2.1.19. Comparación estructural de los RNA mensajero, de transferencia y ribosómico. (Beas *et al.*, 2009).

ARN mensajero (ARNm)

Este ARN es el encargado de determinar la secuencia de aminoácidos que compondrán la proteína, a través de un código donde cada tres nucleótidos (codón) de ARNm codifica para un aminoácido en la proteína (Figura 2.1.20). Según esto, cada RNAm tiene una composición particular de nucleótidos, la cual estará en correspondencia con la proteína que codifican. La conformación de los RNAm en todos los casos es lineal de hebra sencilla, con dirección 5'-3'.

Los ARNm de **procariontes** son **policistrónicos**, es decir, **codifican** para la secuencia de aminoácidos de **más de una proteína**; se transcriben y traducen de manera simultánea, por lo que estructuralmente, en el extremo 5', tienen un nucleótido trifosfatado y en el extremo 3' el último nucleótido codificante. Entre la secuencia de codones que determina una proteína y la siguiente hay una secuencia de polipurinas (secuencia de Shine-Dalgarno), flanqueada por los codones de paro y de inicio (Figura 2.1.20). Algunos ARNm procarióticos poseen secuencias intercistrónicas variables, pero la mayoría carece de ellas. La traducción simultánea de estos RNAm hace que la vida media de éstos sea de hasta alrededor de **5 min**, tiempo relativamente largo, considerando que por su longitud estos ARNm tenderían a degradarse rápido.

En **eucariontes**, los RNAm son **monocistrónicos**, pues codifican para **una sola proteína**, se sintetizan en el interior del núcleo celular y son transportados a través del complejo de poro nuclear hacia el citoplasma donde son traducidos. Inmediatamente después de su transcripción, los RNAm son más largos que cuando son traducidos en el citoplasma; esto se debe a que luego de su síntesis pueden eliminarse de manera alternativa algunas porciones (**intrones**), en tanto que las porciones que permanecen (**exones**) se ajustan también de modo alternativo, pudiendo originar, a partir de un mismo pre-RNAm, varios RNAm maduros, en un proceso que puede ser regulado por diferentes señales celulares y donde se requiere la intervención de varios RNAnp.

		Segunda base				
		U	C	A	G	
P r i m e r a	U	Phe UUU	Ser UCU	Tyr UAU	Cys UGU	U T e r c e r a
		Phe UUC	Ser UCC	Tyr UAC	Cys UGC	
		Leu UUA	Ser UCA	Stop UAA	Stop UGA	
		Leu UUG	Ser UCG	Stop UAG	Trp UGG	
b a s e	C	Leu CUU	Pro CCU	His CAU	Arg CGU	U C A A G
		Leu CUC	Pro CCC	His CAC	Arg CGC	
		Leu CUA	Pro CCA	Gln CAA	Arg CGA	
		Leu CUG	Pro CCG	Gln CAG	Arg CGG	
A	Ile AUU	Thr ACU	Asn AAU	Ser AGU	U C A A G	
	Ile AUC	Thr ACC	Asn AAC	Ser AGC		
	Ile AUA	Thr ACA	Lys AAA	Arg AGA		
	Met AUG	Thr ACG	Lys AAG	Arg AGG		
G	Val GUU	Ala GCU	Asp GAU	Gly GGU	U C A A G	
	Val GUC	Ala GCC	Asp GAC	Gly GGC		
	Val GUA	Ala GCA	Glu GAA	Gly GGA		
	Val GUG	Ala GCG	Glu GAG	Gly GGG		

Figura 2.1.20. Código genético (<https://www.innovabiologia.com/biodiversidad/diversidad-animal/el-codigo-genetico/>).

Además de la eliminación alternativa de intrones, el extremo 5' se modifica, agregándole una **caperuza de 7-metilguanosa** (cap de 7-mG), en tanto que al extremo 3' se le adiciona una **cadena de poliadeninas** (cola poli A) de longitud variable con hasta 200 residuos (Figuras 2.1.19). La presencia de cap de 7 mG es determinante para la interacción de los RNAm con los ribosomas (direcciona), sobre todo durante la formación del complejo de inicio con la subunidad menor, en tanto que la **cola poli A** le proporciona **estabilidad prolongando la vida media de los RNAm**, la cual puede llegar a ser de horas.

ARN de transferencia (ARNt)

Las moléculas de ARNt tienen entre 75 y 90 nucleótidos, y su peso molecular es de unos 2.5 kDa. Se conocen unos 32 ARNt distintos y se encuentran en todas las células. Éstos intervienen en la síntesis de proteínas, ya que van unidos al brazo donde se ubica la secuencia del anticodón que reconoce los codones del ARNm (Figura 2.1.20).

El ARNt es la molécula traductora de la síntesis de proteínas, es el encargado de reconocer el código que se encuentra en el ARNm y según eso proporcionar el aminoácido correspondiente. Desde el punto de vista estructural, con menos de 100 nucleótidos, los ARNt son la variante más pequeña de este ácido nucleico.

En un estado de relajación molecular completa, poseen una conformación de hoja de trébol (Figura 2.1.21), originada por porciones de tallo y bucles, con tres brazos que dan vuelta y un tallo donde se ubican ambos extremos, 5' y 3'. El extremo 3' es la posición donde se une covalentemente el aminoácido que será transferido a la proteína durante su síntesis. Cuando el aminoácido se agrega, la molécula se conoce como **aminoacil-ARNt**, y por tanto, la enzima encargada de catalizar esta reacción se conoce como **aminoacilsintetasa** de ARNt. El bucle opuesto al tallo de los extremos 5' y 3' contiene la **región anticodón**, la cual reconoce e interactúa con cada codón del RNAm a través de la complementariedad de bases.

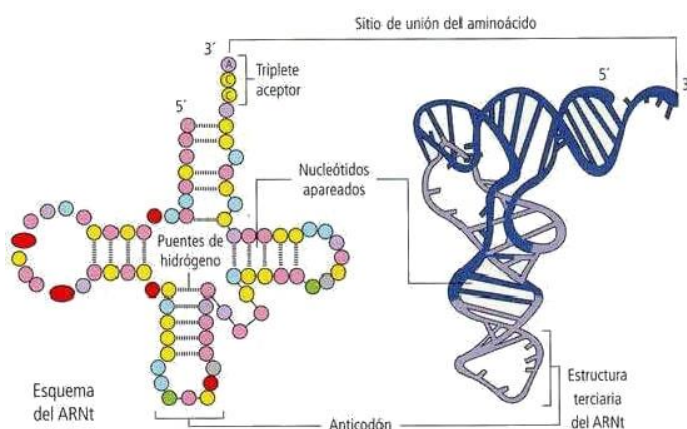


Figura 2.1.21. ARNt (<https://www.blogdebiologia.com/arn-de-transferencia.html>).

Los dos brazos restantes participan en las interacciones de los RNAt con el ribosoma o con la sintetasa. La hoja de trébol se repliega dando origen a una estructura terciaria en forma de “L”, en cuyo brazo corto se encuentra la región aceptora del aminoácido y en el brazo largo la región anticodón (Figura 2.1.21).

Los dos brazos restantes participan en las interacciones de los RNAt con el ribosoma o con la sintetasa. La hoja de trébol se repliega dando origen a una estructura terciaria en forma de “L”, en cuyo brazo corto se encuentra la región aceptora del aminoácido y en el brazo largo la región anticodón (Figura 2.1.21).

ARN ribosómico (ARNr)

El ARNr forma parte de los ribosomas, estructuras intracelulares en que se realiza la síntesis de proteínas (Figura 2.1.22). Sus estructuras secundaria y terciaria presentan

un plegamiento complejo que le permite asociarse tanto a las proteínas de los ribosomas como a otros ARNr y participar en el proceso de síntesis proteica.

Tanto los ARNr como las subunidades ribosómicas de procariontes son más pequeños que los de eucariontes. Así, en procariontes se han descrito tres ARNr cuya velocidad de sedimentación en un campo centrífugo es de 23S, 16S y 5S (S corresponde a las unidades Svedberg), en tanto que en eucariontes se presentan los ARNr 28S, 18S, 5.8S y 5S (Figura 2.1.22).

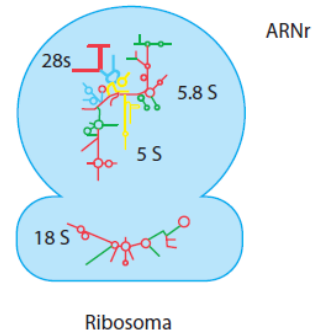


Figura 2.1.22. Esquema de un ribosoma donde se observa el ARNr (Salazar Montes *et al.*, 2013).

Excepto el ARNr 5S de eucariontes, los demás se transcriben en un pre-ARNr de aproximadamente 13 kb, el cual se procesa para dar origen a los demás ARNr, que se autoensamblan con las proteínas ribosómicas para formar las subunidades, en el nucléolo (núcleo), de donde son transportadas hacia el citoplasma, permaneciendo independientes hasta el momento en que participan en la síntesis de proteínas. En el nucléolo confluyen además los ARN nucleolares pequeños, esenciales para el pre-RNAr. Al igual que para los ARNm y ARNt, los transcritos primarios de ARNr también poseen regiones intrónicas que se eliminan.

Los ribosomas (ARNr) son el sitio específico que permitirá la interacción de los diferentes participantes en la síntesis de proteínas: el ARNm con el código que determina la secuencia de aminoácidos de la proteína; los ARNt que leen el mensaje, lo traducen y transportan al aminoácido correspondiente, y diversos factores proteínicos que estabilizan el proceso (Figura 2.1.23). Además, son los ribosomas los encargados de formar el enlace peptídico entre los diferentes aminoácidos que conformarán la proteína.

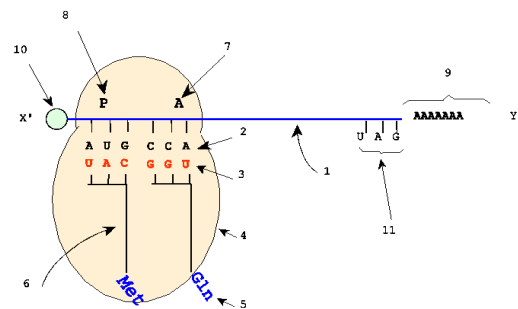


Figura 2.1.23. 1) ARNm; 2) codón o tripleta, 3) anticodón; 4) ribosoma; 5) aminoácido (Gln), segundo aminoácido de la proteína sintetizada; 6) ARNt de la metionina; 7) región aminoacil del ribosoma; 8) región peptidil del ribosoma; 9) cola de poli A; 10) cabeza, caperuza o líder de metil GTP; 11) codón de finalización (stop). X') Extremo 5' del ARNm; Y') extremo 3' del ARNm (intenet).

2.1.1. Replicación

Lo más notables del ADN es su capacidad de replicarse (forma copias de sí mismo), que se lleva a cabo en la fase (S) del ciclo celular. Esta etapa es un paso obligado para realizar la división celular. Por ello, se determina que la información genética se transfiere de una célula a otra mediante el proceso de replicación del ADN.

El objetivo de la replicación es conservar la información genética. La estructura de doble hélice del ADN puede dar lugar a otras moléculas idénticas, sin perder su conformación.

En principio, las dos hebras deberán separarse y, después, mediante la acción de una enzima, añadir desoxirribonucleótidos y, según la complementariedad de bases, construir ADN a partir de las dos hebras molde iniciales.

La síntesis de las cadenas de ADN durante la replicación es en dirección $5' \rightarrow 3'$ tanto en eucariotes como en procariones. Solo el carbono de la posición $3'$ de la pentosa posee un radical hidroxilo (OH) libre, con el que puede formar un nuevo enlace fosfodiéster con otro desoxirribonucleótido y formar así la hebra creciente de ADN; por esta razón, la cadena de ADN sólo puede crecer en dirección $3'$, proceso que se llama **polimerización**, que es la unión de un dNTP (desoxirribonucleótido) complementario a la hebra molde según la Ley de Chargaff. La replicación del ADN es: **semiconservadora, bidireccional y antiparalela**.

Bidireccional

La replicación del ADN en eucariotes es bidireccional, y ocurre a partir del **sitio de origen** (ORI, llamados ARS en eucariotes), se sintetizan las dos cadenas en ambos sentidos, con dos puntos de crecimiento que forman lo que se conoce como *horquillas de replicación* (Figura 2.1.24). En organismos eucariotes, debido al gran tamaño del ADN, existen múltiples orígenes de replicación (sitios ORI), o *multifocal* (Figura 2.1.25). Los sitios ORI son secuencias específicas ricas en A y T y controlan la replicación de una unidad de ADN llamada *replicón*. La presencia de bases A : T facilita la separación de las hebras y la formación de la burbuja de replicación. En las bacterias y virus existe un origen único de replicación por molécula de ADN; este sitio ORI permite la replicación de todo el ADN circular, (*monofocal*).

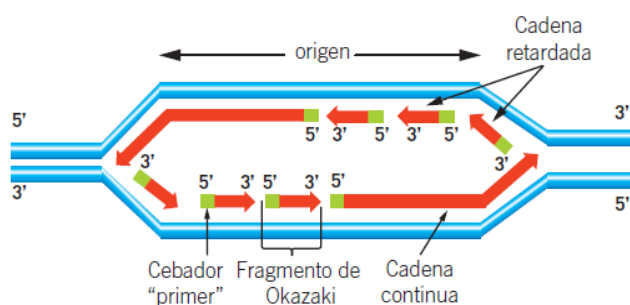


Figura 2.1.24. Replicación bidireccional del ADN. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

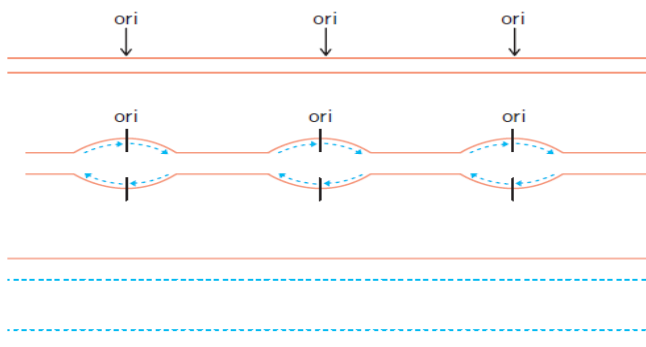


Figura 2.1.25. Replicación multifactorial del ADN (Salazar Montes *et al.*, 2013).

Discontinua

La replicación siempre es en sentido 5' → 3', y el extremo 3'-OH libre es el punto a partir del cual se produce la elongación del ADN. Esto plantea un problema: las cadenas tienen que crecer de forma simultánea a pesar de que son antiparalelas, es decir, cada cadena tiene el extremo 5' enfrentado con el extremo 3' de la otra cadena. Por ello, una de las cadenas debería sintetizarse en dirección 3' → 5'. Esta incógnita la resolvieron los científicos japoneses Reiji Okazaki y Tsuneko Okazaki en la década de 1960, al descubrir que una de las nuevas cadenas del ADN se sintetizaba en forma de fragmentos cortos (*fragmentos de Okazaki*). Su longitud está entre 1000 y 2000 nucleótidos en las bacterias y entre 100 y 400 nucleótidos en eucariotes. La cadena que se sintetiza en el sentido que avanza la horquilla de replicación se denomina *hebra adelantada*, *líder* o *conductora* (*leading strand*), y se sintetiza de forma continua por la **ADN polimerasa**, mientras que la que se sintetiza en sentido contrario al avance de la horquilla se denomina *hebra rezagada* o *retrasada* (*lagging strand*), cuya síntesis se realiza de forma **discontinua** o en fragmentos, y para disponer de una cierta longitud de ADN molde para continuar hay que esperar a que la horquilla de replicación avance (Tabla 2.1.1).

Tabla 2.1.1. Diferencias en la replicación entre procariotes y eucariotes. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

Lugar	Procariotes	Eucariotes
	Citoplasma	Núcleo y mitocondria
Número de orígenes de replicación	1	Núcleo 10 ³ a 10 ⁴ Mitocondria 2
Tiempo de replicación del genoma (h)	~0.67	8
Proteínas implicadas	~30	Cientos
ADN polimerasas	3	5
Inicio	Origen único	Origen múltiple
Otros materiales	Cebador, dNTPs	Cebador, dNTPs
Formato	Semiconservadora	Semiconservadora
Tasa de replicación	1 000 nucleótidos/s	100 nucleótidos/s

La maquinaria de la replicación del ADN es muy compleja y está formada por un grupo de proteínas que actúan en conjunto con una secuencia de ADN específica ya establecida. A continuación se describen las principales enzimas que intervienen en el proceso de replicación, mayor información podrá encontrar en la literatura científica proporcionada en la bibliografía.

Helicasa. Enzima que corta (separa) las dos hebras del ADN, rompiendo los puentes de hidrógeno que une las bases nitrogenadas de las dos cadenas del ADN. Causa superenrollamientos positivos a los lados de la burbuja de replicación.

Proteínas de unión a cadena sencilla (SSB, *singlestrand ADN binding proteins en procariotes y RPA en eucariotes*). Impiden la formación de los puentes de hidrógeno entre las dos cadenas separadas por la helicasa y permiten que se copien.

Topoisomerasas. Son enzimas isomerasas que actúan sobre la topología del ADN, pueden cortar o formar enlaces fosfodiéster ya sea en una de las hebras (*topoisomerasa I*) o en las dos (*topoisomerasa II*) que forman el ADN. Esto permite al ADN liberar la tensión contorsional, y se deshace el superenrollamiento, que si persiste pararía la replicación. Esto permite el acceso a la cadena de ADN a todas las enzimas involucradas en la replicación.

Primasa. Es una enzima que sintetiza pequeños fragmentos de **ARN** de entre 8 y 10 nucleótidos de longitud, conocidos como *cebadores* o *primers*, complementarios a un

fragmento del ADN. La unión de los cebadores al ADN proporciona un extremo 3' necesario para que la **ADN polimerasa** (enzima que sintetiza ADN y que no puede añadir nucleótidos si no existe un extremo 3' libre) lleve a cabo su acción. Los cebadores, al ser ARN, después son degradados por las nucleasas **Rnasa H1** y sustituidos por ADN por acción de otra ADN polimerasa.

Ligasa. Enzima que cataliza la formación del enlace fosfodiéster entre nucleótidos contiguos.

ADN polimerasa. Son capaces de sintetizar nuevas cadenas de ADN a partir de una hebra patrón o molde y las unidades estructurales correspondientes (desoxirribonucleótidos). Una característica clave de esta enzima es que añade los nucleótidos en la dirección 5' → 3' siempre y cuando haya un extremo 3' disponible. Por esto la lectura de la cadena molde de ADN será de 3' → 5'.

En eucariotes hay por lo menos cinco ADN polimerasas involucradas en la replicación del ADN, cada una con una actividad específica: α , β , γ , δ y ϵ . La polimerasa α (ADNpol α), o primasa, inicia la síntesis del ADN mediante la formación de un cebador ARN. Las polimerasas δ y ϵ (ADNpol δ y ADNpol ϵ) son responsables de la mayor elongación de ambas hebras del ADN. La polimerasa β (ADNpol β) no interviene en la replicación y está involucrada en la reparación de errores o daños en el ADN. Las polimerasas α , β , δ y ϵ están involucradas en la replicación del ADN nuclear. La polimerasa γ (ADN pol γ) lleva a cabo la replicación del **ADN mitocondrial**.

Existen otras polimerasas, como las polimerasas ζ (theta), η (eta) y ι (iota), cuya función no es muy conocida, pero se cree que están involucradas sobre todo en mecanismos de reparación y recombinación.

De las 5 polimerasas, sólo tres tienen la actividad de exonucleasa-3' (pol δ , γ y ϵ), y son capaces de corregir los errores en la hebra que se está sintetizando, eliminan el nucleótido equivocado y añaden el correcto. Ningún ADN polimerasa en eucariotes tiene actividad exonucleasa-5'. En procariotes la ADN pol I presenta este tipo de actividad. En la replicación de los procariotes, sólo tres enzimas participan en la síntesis del ADN (Tabla 2.1.2). La polimerasa I es la única que tiene actividad de exonucleasa de 5' a 3'.

Tabla 2.1.2. Características de la polimerasa de procariotes. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

	ADN Pol I	ADN Pol II	ADN Pol III
Peso molecular (Daltons)	109 000	90 000	900 000
Constitución			
Polimerasas/célula	400	Desconocido	10 a 20
Actividad/función			
Polimerasa 5' a 3'/elongación	SI	SI	SI
Exonucleasa/5' a 3'/correctora	SI	SI	SI
Exonucleasa 5' a 3'/reparación	SI	NO	NO

Inicio

Las zonas en el ADN donde se producen las burbujas de replicación no son aleatorias, se conoce que existen secuencias de unos 300 pb que indican los lugares precisos donde comienza la replicación. Estos sitios son ricos en A y T (Caja TATA) y son reconocidos por una serie de proteínas llamadas, *proteínas de reconocimiento del sitio de origen o secuencias de consenso*. En eucariotes, los orígenes de replicación se llaman secuencias de replicación autónoma (SRA). Cada burbuja de replicación posee dos horquillas de replicación, una de las cuales se desplaza hacia la derecha y otra hacia

la izquierda. El proceso de replicación necesita, en primera instancia, que las dos cadenas del ADN se separen. Para esto, la **helicasa** se unirá a la cadena de ADN e hidrolizará los puentes de hidrógeno. La apertura de la doble hélice hace que las cadenas simples adquieran inestabilidad, que se compensa por la unión de proteínas estabilizadoras **RPA**. La ADN polimerasa no puede iniciar la síntesis a partir de los desoxirribonucleótidos libres; por lo tanto, necesita que la ADN **primasa** sintetice un ARN **cebador**, a partir del cual la ADN polimerasa incorporará los nucleótidos en forma complementaria a las bases de la cadena patrón (Figura 2.1.26).

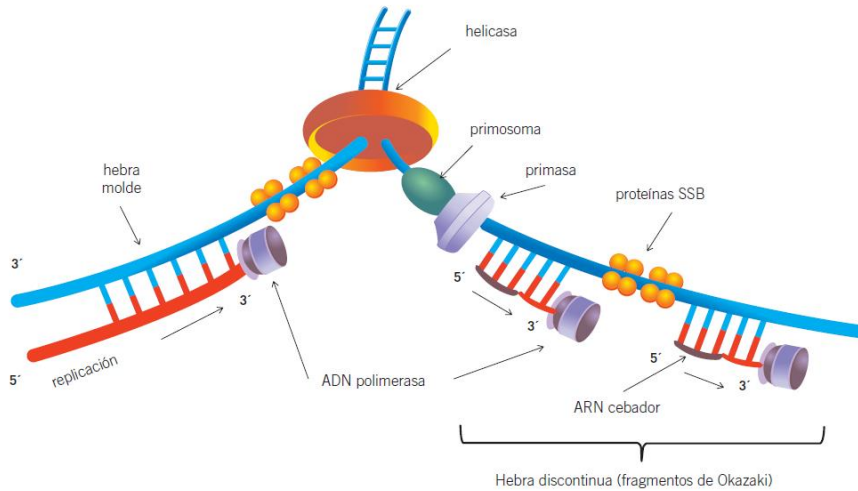


Figura 2.1.26. Inicio de la replicación del ADN. Se observan las cadenas continua y discontinua; ambas se replican en dirección de 5' a 3'. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

Elongación

La ADN polimerasa añade nucleótidos uno por uno complementarios a la cadena molde, a medida que avanza la horquilla, ayudada por **PCNA**. La función del PCNA es mantener la ADN polimerasa en contacto con la cadena molde, con la finalidad de que la lea y sintetice la cadena complementaria. Una vez se inicie la replicación, la horquilla avanza, aumentando la tensión por delante de la cadena. Para evitar que esta tensión impida el avance de la horquilla, las topoisomerasas (I y II) cortarán los enlaces fosfodiéster de la doble hélice y volverán a unirla, lo que permitirá que se desenrolle una vuelta si actúa la topoisomerasa I y dos si lo hace la topoisomerasa II. La síntesis es diferente en cada una de las hebras de la horquilla de replicación; en la cadena líder, la síntesis se realizará en forma continua, y por el contrario, en la cadena retardada, la síntesis se realizará en forma discontinua. Una de las consecuencias de la síntesis discontinua es que para la síntesis de cada fragmento de Okazaki se requiere de un cebador intercalado entre estos fragmentos,

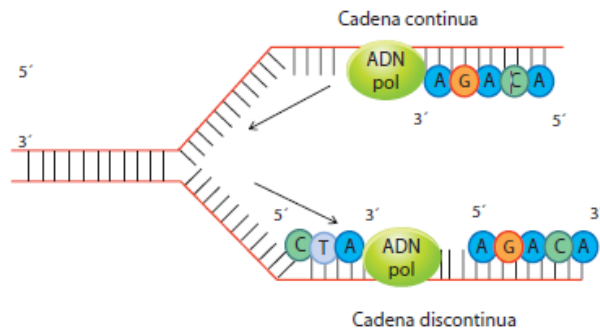


Figura 2.1.27. Elongación de la replicación del ADN. La cadena continua va en sentido de la horquilla, y la discontinua, al lado contrario y siempre sintetizando en dirección 5' a 3'. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

mientras que en el caso de la cadena continua es necesaria la presencia de un solo cebador. El proceso de elongación es similar en eucariotes que en procariotes (Figura 2.1.27).

Terminación

El final de la replicación se produce cuando la ADN polimerasa δ llega al extremo del fragmento de ADN. Se produce entonces el desacoplamiento de toda la replisoma y la finalización de la replicación. Uno de los pasos cruciales en el proceso de terminación es completar la síntesis de la cadena retardada y unir los fragmentos de Okazaki. El proceso de *maduración*, requiere la eliminación de los cebadores, la elongación del fragmento de ADN adyacente para rellenar el espacio que quedó por la eliminación del cebador y la unión de los extremos resultantes para formar una cadena continua. Para que esta maduración suceda, existe un sistema de nucleasas encargado de eliminar el cebador de ARN. En consecuencia, la ADNpol δ , o ADNpol ϵ , elonga el extremo 3' del fragmento adyacente y rellena el lugar que antes ocupaba el cebador hasta alcanzar el extremo 5' del fragmento contiguo. Por último, la ADN ligasa I sella la mella resultante uniendo el 3'-P del primer fragmento con el 5'-P del segundo.

2.1.2. Trascricpción

Una de las funciones de la doble cadena del ADN, mencionada en el dogma central de la Biología Molecular, es expresar la información contenida en el material genético. El primer paso de la expresión génica es la **transcripción**, que ocurre en el núcleo y que consiste en la síntesis de una cadena de ARN complementaria y antiparalela, a la secuencia de nucleótidos de una de las cadenas de ADN denominada *cadena molde*, que normalmente se inicia en la cadena 3'- 5' y, por lo tanto, tiene la secuencia de nucleótidos idéntica a la cadena opuesta del ADN llamada cadena codificadora, donde la **timina** se sustituye por **uracilo** en la molécula de ARN (Figura 2.1.28). La transcripción es el paso previo y necesario para la generación de proteínas funcionales que definen el metabolismo y la identidad de las células. Las secuencias de

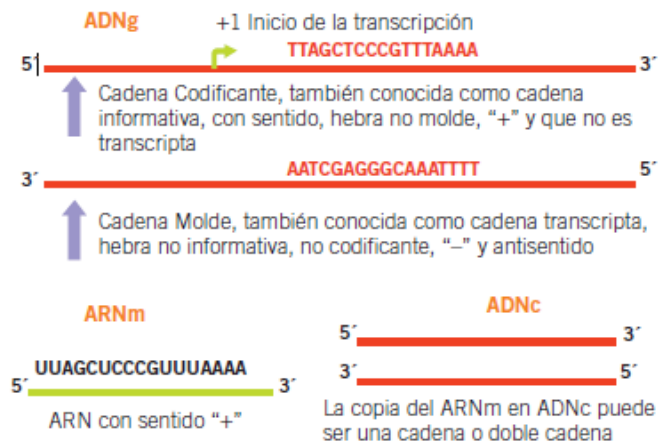


Figura 2.1.28. Transcripción: proceso de síntesis de ARN a partir de ADN. La molécula de ARN formada es complementaria y antiparalela a la molécula de ADN 5' → 3' a la que se le llama molde, y de secuencia idéntica a la cadena de ADN 5' → 3', denominada codificante Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

ADN que se copian en cada proceso de transcripción se denominan *genes*. Desde el punto de vista molecular, el *gen es una secuencia lineal de nucleótidos en la molécula de ADN*, que contiene la información necesaria para la síntesis de un ARN funcional, que puede ser ARNm, ARNt o ARNr. Los genes se sitúan a lo largo de cada cromosoma en una posición determinada llamada *locus (singular) o loci (plural)*. Se estima que el en la especie humana existe unos 23 000 genes; aunque, eso no es aun exacto.

La región codificadora del gen también contiene regiones que no serán traducidas, denominadas *intrones*, y que son retirados por medio del proceso corte y empalme del ARNm primario o heterogéneo nuclear (ARNhn). Las regiones que codifican para el producto génico se conocen como *exones*. Un solo gen puede sintetizar diferentes proteínas mediante el arreglo de los exones. El transcrito primario o ARNhn es el producto inmediato de la transcripción y consiste en un ARN que contiene las secuencias intrónicas y exónicas, cuyos extremos 5' y 3' no han sufrido ninguna modificación. El producto final, ARN mensajero maduro (ARNm), ARN ribosomal (ARNr) y ARN transferencia (ARNt), se produce cuando sucede una serie de modificaciones en el transcrito primario: modificaciones postranscripcionales. En procariotes, el ARN recién sintetizado no sufre modificaciones postranscripcionales y se utiliza para la traducción de forma inmediata sin sufrir ningún proceso. En eucariotas, al ARNm maduro se le une una caperuza de 7 metil guanosina al extremo 5' y unos 200 pb de adenina (poliadenina o polyA) en el extremo 3'. La caperuza le sirve al ARNm para protegerla y dirigirla al citoplasma y las polyA le sirven para protección y que las nucleasas del citoplasma no la destruyan.

Inicialmente la ARN polimerasa reconoce conjuntamente el cofactor σ se une a a unas secuencias de consenso ricas en A y T (caja TATA) que está a -30 pb corriente arriba, luego copia las bases nitrogenadas de la secuencia codificadora, iniciando en la metionina (AUG) a + 1 corriente abajo, luego se copian los intrones y exones, generando una molecula de ARNhn inmaduro, esta sufre modificaciones

postranscripcionales de corte y empalme (*splicing*) y solo se unen los exones, generando un ARNm maduro, al cual se le adiciona al extremo 5' una caperuza de 7 metil guanosina, que le dirige al citoplasma y protege contra las nucleasas; luego se le une una cola de unas 200 pb de poliadeninas al extremo 3' (Poli-A), que la protegen de las nucleasas del citoplasma (Figura 2.1.29).

El proceso de transcripción también tiene una fase de inicio, una fase de elongación y una fase de terminación.

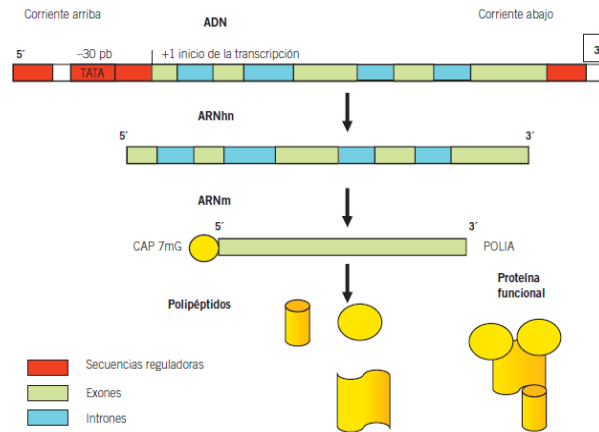


Figura 2.1.29. Procesamiento del ARN. A través de la transcripción de un gen se produce un ARNhn, que se procesa para dar lugar a un ARNm. Este ARNm sale del núcleo y en el citoplasma se traduce para dar lugar a proteínas que, a través de diversos procesos de maduración, darán lugar a proteínas funcionales. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

2.1.3. Traducción

La traducción es la síntesis de una proteína de acuerdo con la información genética llevada por el ARNm. Esta información se denomina *genes*, misma que debe “decodificarse”, de forma exacta y rápida. Es uno de los procesos más complejos que se realizan dentro de la célula; en él participan numerosos factores traducciónales de manera coordinada y consume gran cantidad de energía (como el 80%, en forma de adenosin trifosfato [ATP] y 20% de guanosin trifosfato [GTP]) que la célula produce.

La cadena molde para la traducción es el ARNm, que se codifica por el código genético con una secuencia de 64 codones diferentes. El modo de lectura del ARNm inicia en el extremo 5' y finaliza en el extremo 3', lo que hace que crezca una cadena peptídica partiendo de un extremo N-terminal para finalizar en un extremo C-terminal. A esta reacción se la conoce como *polimerización*, que es la adición secuencial de aminoácidos (según la información genética), uno tras otro, mediante la formación de enlaces peptídicos.

Un gen contiene la información necesaria para transcribirse en un ARNm, que a su vez puede expresarse como una proteína. El ADN está formado por cuatro bases nitrogenadas (A, C, G, T), que se codifican en grupos de tres nucleótidos, dando un triplete, o codón, que representara un aminoácido o señal específica que la célula interpreta durante el proceso de traducción. La combinación de estas cuatro bases nitrogenadas genera 64 diferentes combinaciones posibles de tres nucleótidos (4³), 61 de los cuales codifican para aminoácidos y tres marcan la terminación de la traducción, lo que permite asignar de manera adecuada un código de tres bases (o varios) para la formación de cada uno de los 20 aminoácidos presentes en las proteínas y así descifrar el mensaje genético contenido en el ADN (Figura 2.1.30).

		Segundo nucleótido				
		U	C	A	G	
Primer nucleótido Extremo 5'	U	UUU } Fenilalanina UUC } UUA } Leucina UUG }	UCU } UCC } Serina UCA } UCG }	UAU } Tirosina UAC } UAA } Paro UAG }	UGU } Cisteína UGC } UGA } Paro UGG } Triptófano	U C A G
	C	CUU } CUC } Leucina CUA } CUG }	CCU } CCC } Prolina CCA } CCG }	CAU } Histidina CAC } CAA } Glutamina CAG }	CGU } CGC } Arginina CGA } CGG }	U C A G
	A	AUU } AUC } Isoleucina AUA } AUG } Metionina	ACU } ACC } Treonina ACA } ACG }	AAU } Asparagina AAC } AAA } Lisina AAG }	AGU } Serina AGC } AGA } Arginina AGG }	U C A G
	G	GUU } Valina GUC } GUA } GUG }	GCU } GCC } Alanina GCA } GCG }	GAU } Aspartato GAC } GAA } Glutamato GAG }	GGU } GGC } Glicina GGA } GGG }	U C A G
						Tercer nucleótido Extremo 3'

Figura 2.1.30. Código genético. Representado por tripletes de nucleótidos que son utilizados para descifrar a cada uno de los 20 aminoácidos que se encuentran en las proteínas eucariotas. La columna del lado izquierdo indica el primer nucleótido de cada triplete, la fila de la parte superior representa el segundo nucleótido y la columna del lado derecho indica el tercer nucleótido de cada triplete. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

La traducción ocurre en el citoplasma de la célula, con la formación del **complejo traduccional**, formado por tres tipos de ARN, mensajero (ARNm), de transferencia (ARNt) y ribosomal (ARNr). El **ARNm** es una molécula de ácido nucleico de cadena sencilla que contiene la información genética almacenada en el ADN y su secuencia es complementaria a una de las cadenas del ADN, a la que se la llama cadena molde.

Las moléculas de **ARNt** son de pequeño tamaño con estructura de bucles y son encargados de transportar al aminoácido hasta el ARNr, donde serán unidos, uno tras otro, mediante enlaces peptídicos. La enzima aminoacil-ARNt-sintetasa es la encargada de esta unión, con gasto de ATP. Los ARNt contienen en su secuencia al **anticodón**, un triplete de bases que se encuentra en el asa central del ARNt.

El **ARNr** es el más abundante en las células y forma parte de los **ribosomas**, que son las estructuras citoplasmáticas responsables de la biosíntesis proteica. Forma parte de los ribosomas, que están formados por dos subunidades llamadas subunidad menor y subunidad mayor (Figura 2.1.30). El ribosoma cuenta con tres sitios llamados A, P y E (Figura 2.1.30). Los dos primeros sitios se encuentran en ambas subunidades del ARNr y participan directamente en la decodificación del ARNm. El sitio P (centro P o peptidilo) es donde se localiza al *peptidil-ARNt* y, donde ocurre la elongación de la cadena peptídica, mientras que en el sitio A (centro A o aminoacilo) es el lugar por el cual el aminoacil-ARNt (correspondiente a la lectura del codón) entra al complejo traduccional, para después transferir este aminoácido al peptidil-ARNt y generar el enlace peptídico. El centro catalítico donde se genera este enlace se localiza en la subunidad mayor. En cambio, el sitio E (centro Eliminación o salida) es el lugar por donde saldrá del complejo ribosomal el ARNt sin aminoácido, una vez que lo dejó en la cadena polipeptídica en formación (Figura 2.1.31).

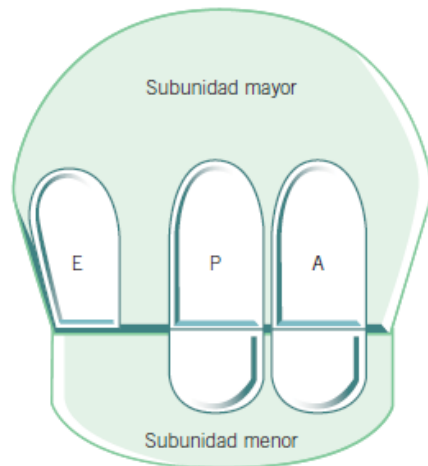


Figura 2.1.30. Estructura del ribosoma. Complejo molecular formado por dos subunidades (mayor y menor). Encargado de sintetizar proteínas a partir de la información del ARNm. Fuente: Salazar Montes *et al.* (2013).

La **interacción codón/anticodón** permite al ARNm, dirigir el orden de incorporación de los aminoácidos dentro de la cadena polipeptídica. Estas interacciones ocurren dentro de la subunidad menor.

La biosíntesis de las proteínas se divide en las siguientes fases o estadios:

- Fase de activación de los aminoácidos.
- Fase de traducción, que comprende:
 - Inicio de la síntesis proteica.
 - Elongación de la cadena polipeptídica.
 - Terminación de la síntesis de proteínas.

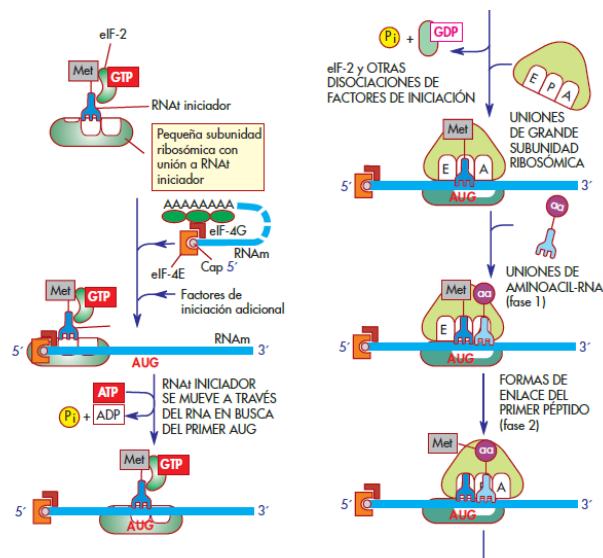


Figura 2.1.31. Representación de la fase de iniciación de la síntesis de proteínas en eucariotes. Fuente: Beas *et al.* (2009).

Bibliografía

- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., et al. (2010). DNA y cromosomas. *in* Alberts B. (ed.). *Introducción a la Biología Celular*, 3ª ed. Médica Panamericana, Madrid, España. p. 171-193.
- Avers, Ch. J. (1983). *Biología celular*. Ed. Iberoamericana, Trad. Irma de León Rodríguez, Aura Judith Pérez Zapata, Mexico D.F, México.
- Beas Zárata, C., Ortuño Sahagún, D., & Armendáriz Borunda, J.S. (Eds.) (2009). *Biología molecular: Fundamentos y aplicaciones*. Mcgraw-Hill Interamericana, México D.F., México. 194 p. <https://www.slideshare.net/albertomedina43/biologia-molecular-fundamentos-y-aplicaciones>.
- Chandar, N., & Viselli, S. (2011). Organización del genoma eucariótico y expresión génica *in* Harvey R (ed.), *Biología celular y molecular*, 1ª ed. Lippincott Williams and Wilkins, Barcelona, España. p. 58-126.
- Gardner, E.J., & Simmons, M.J., y Snustad, D.P. (2002). *Principios de Genética*. 7ª ed. Willey Liss. p.130-156.
- Harvey, R., & Ferrier, D. (2011). Almacenamiento y expresión de la información genética *in* Harvey R (ed.), *Biología celular y molecular*, 5ª ed. Lippincott Williams and Wilkins, Barcelona, España. p 395-465.
- Karp, G. (2011). *Biología celular y molecular: conceptos y experimentos*, 6ª ed. México: McGraw-Hill. p. 379-497.
- Kutter, C., & Svoboda, P. (2008) miRNA, SiRNA, piRNA. *RNA. Biology* 5:181-188.
- Laurentin Táriba, H.E. (2023). *Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management*. Springer, Barquisimeto, Venezuela. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>
- Lewin, B. (2007) *Genes IX*, 9ª ed. Sudbury. Jones and Bartlett Publishers. p. 428-456.
- Lodish, H., Berk, A., Matsudaira, P., Kaiser, C., Krieger, M., Scott, M., et al. (2006). Mecanismos genéticos moleculares básicos *in* Lodish H (ed.), *Biología celular y molecular*, 5ª ed. Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina. p. 101-123.
- Luque, J., & Herráez, A. (2001). *Texto ilustrado de Biología Molecular e Ingeniería Genética: conceptos, técnicas y aplicaciones en ciencias de la salud*, 1ª ed. Harcourt, Madrid, España. p. 10-88.
- Salazar Montes AM, Sandoval Rodríguez AS, Armendáriz Borunda JS (Eds) (2013) *Biología molecular: Fundamentos y aplicaciones en las ciencias de la salud*. Mcgraw-Hill Interamericana, México D.F., México. 305 p.. https://www.academia.edu/38954208/Biolog%C3%ADa_Molecular_-_Adriana_Mar%C3%ADa_Salazar_Montes_Ira
- Stanfield, W.D. (1993). *Genética*. Mac Graw Hill, México D.F., México. 574 p. https://www.academia.edu/36488064/Teoria_y_problemas_de_genetica_Schaum
- Strickberger, M.W. (1988). *Genética*. Trad. del Inglés por José Luis Ménsua. OMEGA, Barcelona, España. 869 p.
- Watson, J.D., Baker T.A., y Bell, S.P., et al. (2005). *Biología molecular del gen*, 5ª ed. Médica Panamericana. México D.F, México. p. 23-45.

Unidad temática III

Mutaciones, Poliploidia, Genética cuantitativa y de poblaciones

Resumen

Analiza los diferentes cambios que ocurren a nivel génico y de los cromosomas, las implicaciones en los euploides, aneuploides y poliploides, así como en las poblaciones desde un punto de vista cuantitativo. Así mismo, se argumenta la importancia de la genética cuantitativa y de poblaciones, considerando el uso de las isoenzimas en el análisis genético aplicado a poblaciones naturales. Se analiza las aplicaciones de la genética cuantitativa y de poblaciones en los programas de mejoramiento genético.

Palabras claves: Cromosomas, genes monogénicos, genes poligénicos, herencia, ganancia genética

3.1. Mutaciones

Introducción

Todos los organismos existentes, están sujetos a sufrir cambios en su ADN debido al metabolismo propio o por efecto del medio ambiente, lo que los hace presentar variabilidad genética dentro de una misma especie. Esta variabilidad se debe en gran parte a los procesos evolutivos a través del tiempo que involucran mutaciones estables. Estas mutaciones pueden ser heredables si suceden en células germinales o desaparecer cuando el individuo muere, si se presentan en células somáticas. Hugo de Vries, botánico alemán redescubridor de las leyes de Mendel, describió por primera vez la presencia de mutaciones en 1901 (del latín mutare = cambiar) y lo describió en su obra “The Mutation Theory”. Posteriormente, Herman Joseph Muller pudo relacionar la exposición a los rayos X con el aumento de la tasa de mutaciones.

Mutación

Aun cuando los procesos de replicación del material genético son muy precisos, no son perfectos, por lo que pueden producirse errores que generan cambios. Una mutación es una variación espontánea o inducida del genoma, un cambio permanente y heredable en la secuencia del ADN, en nucleótidos, o bien en la disposición del ADN en el genoma. Estos cambios o mutaciones se deben a alteraciones de la información genética. Las consecuencias dependen entonces del nivel de afectación: desde cambios en la secuencia nucleotídica, en los genes o los productos génicos, hasta en los tipos celulares involucrados.

Todos los seres vivos cuentan con sistemas de verificación y reparación de los procesos celulares. En el caso de la replicación del ADN existen sistemas de reparación específicos y bien coordinados, pero en ocasiones las lesiones del ADN que escapan a esta verificación serán las causantes de ocasionar mutaciones; por lo tanto, la efectividad de la lesión dependerá tanto de la tasa de división celular, como de la eficiencia de los mecanismos de reparación contra el aumento en las lesiones al ADN. Cuando ambos factores están incrementados, el resultado será una mayor generación de mutaciones o mutagénesis. Un gen tiene un rango de mutación normal, que se expresa como el número de mutaciones nuevas por *locus* por generación; este rango es de aproximadamente 1×10^{-6} mutaciones por *locus* por generación. Las mutaciones ocurren con mucha frecuencia, constituyen la base de muchas enfermedades genéticas y hereditarias, e incluso del cáncer y de lo que se conoce como *variación normal*.

Clasificación de las mutaciones

Las mutaciones pueden clasificarse desde diferentes enfoques. Pueden ocurrir tanto en los genes como en los cromosomas, en un tejido somático o en un tejido germinal, lo que define una mutación somática y germinal, respectivamente.

Las mutaciones pueden ser ser clasificadas: 1. Por su localización, 2. Por su origen y 3. Por el nivel del material hereditario (Figura 3.1.1.).

1. Mutaciones por localización

Mutación somática

Es aquella que ocurre en cualquier célula del cuerpo, excepto en las células germinales, por lo que no se transmiten a la descendencia, sólo a las células que se originen a partir de ésta, y desaparece al morir el individuo. Si la mutación se produce en un tejido cuyas células están en división, existe la posibilidad de que surja un clon mutante que descontrole la célula de tal forma que se pueda desencadenar una neoplasia. En cambio, si la mutación ocurre en una célula que no volverá a dividirse, entonces su efecto será mínimo o nulo.

Las mutaciones que se producen en los casos de cáncer ocurren en aquellos genes denominados *protooncogenes* y genes supresores de tumores, que regulan la división celular. Si estos genes mutan se induce un estado de división incontrolada que da lugar a un grupo de células denominadas *tumor*.

Mutación germinal

Es aquella que ocurre en la línea germinal, las células sexuales (óvulo y espermatozoide, u polen y saco embrionario en las plantas). Este tipo de mutaciones se transmiten a la siguiente generación si una célula mutada participa en la fecundación. Las mutaciones germinales no dañan al individuo en sí mismo; esto es, un individuo con un fenotipo normal y sin antecedentes familiares de alteraciones fenotípicas puede ser portador de células germinales mutadas no detectadas, que sólo se detectarán si se incorporan a un cigoto, de tal forma que al ser heredadas podrían desencadenar una enfermedad.

2. Mutaciones por origen

Mutaciones espontáneas

Son errores durante la replicación del ADN, causadas por radiaciones cósmicas, sustancias radioactivas, análogos de bases, etc.

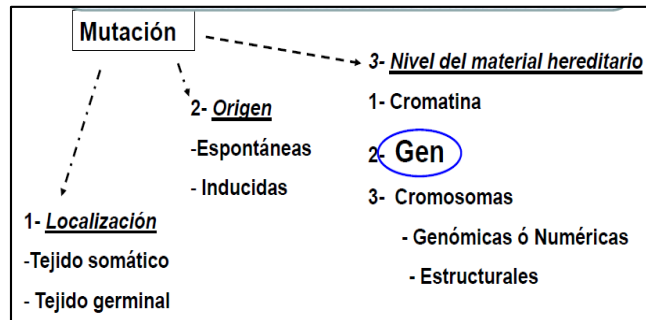


Figura 3.1.1. Tipos de mutaciones.

Mutaciones inducidas

Estás son causadas por factores físicos y químicos que inciden en las células del organismo.

3. Mutaciones a nivel de material hereditario

Mutación puntual o génica

Ocurre en un par de bases o en un número reducido de bases adyacentes y puede deberse a modificaciones químicas del ADN que cambian una base nitrogenada por otra diferente (Figura 3.1.2.). La frecuencia con la que se ha descrito que suceden estas mutaciones es en el orden de 1×10^{-10} /par de bases/división celular y 1×10^{-6} /locus/generación. De acuerdo con las bases sustituidas, las mutaciones puntuales pueden clasificarse en dos grupos: transición (cambio de un nucleótido por otro de la misma clase; es decir, purina por purina o pirimidina por pirimidina), y transversión (cambio de un nucleótido por otro de diferente clase; es decir, purina por pirimidina o pirimidina por purina) (Figura 3.1.3.).

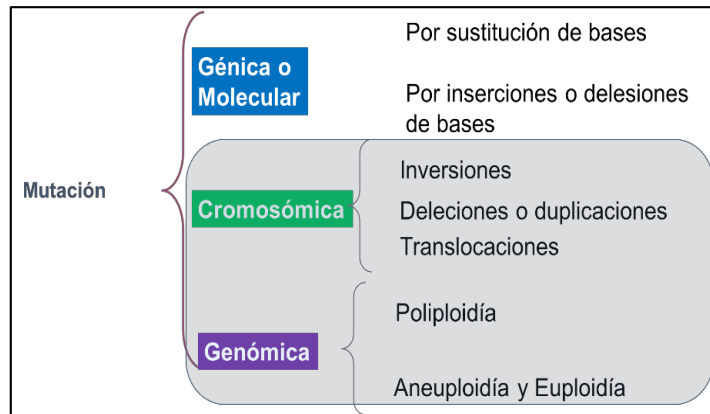


Figura 3.1.2. Tipos de mutaciones según el mecanismo causal.

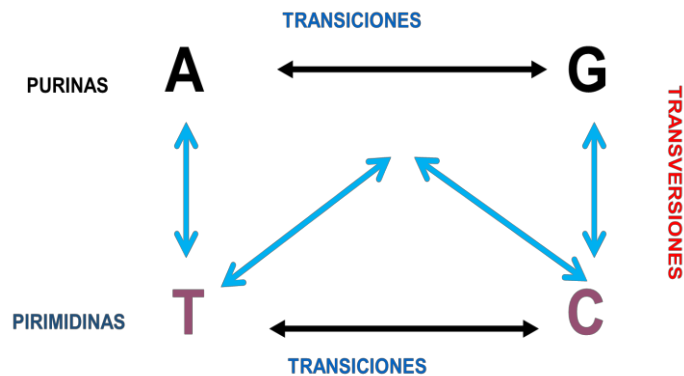


Figura 3.1.3. Mutación por sustitución de bases.

También pueden deberse a alteraciones durante el mecanismo de replicación del ADN, lo que provoca la incorporación de una base errónea en una cadena sencilla de ADN. Una de replicación del ADN, lo que provoca la incorporación de una base errónea en una cadena sencilla de ADN. Una mutación puntual puede regresar a su secuencia original mediante una mutación compensatoria, por medio de un fenómeno denominado *reversión*; es decir, la aparición de una segunda mutación que restaura parcial o totalmente el fenotipo normal. Las mutaciones puntuales no se detectan con el microscopio, ya que el aspecto es igual en un cromosoma portador de una mutación puntual que otro que porta el alelo normal. Este tipo de mutaciones se detecta a nivel

molecular, mediante secuenciación directa del fragmento de ADN alterado, que permite detectar cambios en un solo nucleótido. Las mutaciones puntuales pueden ser: Mutaciones por sustitución de bases, mutaciones por pérdida de nucleótidos o deleción, mutaciones por inserción de nucleótidos, mutaciones por traslocación de pares de nucleótidos complementarios, mutaciones neutras, mutación silenciosa, mutación sin sentido, mutación de desplazamiento de marco de lectura, mutación de sentido equivocado (Figura 3.1.4.)

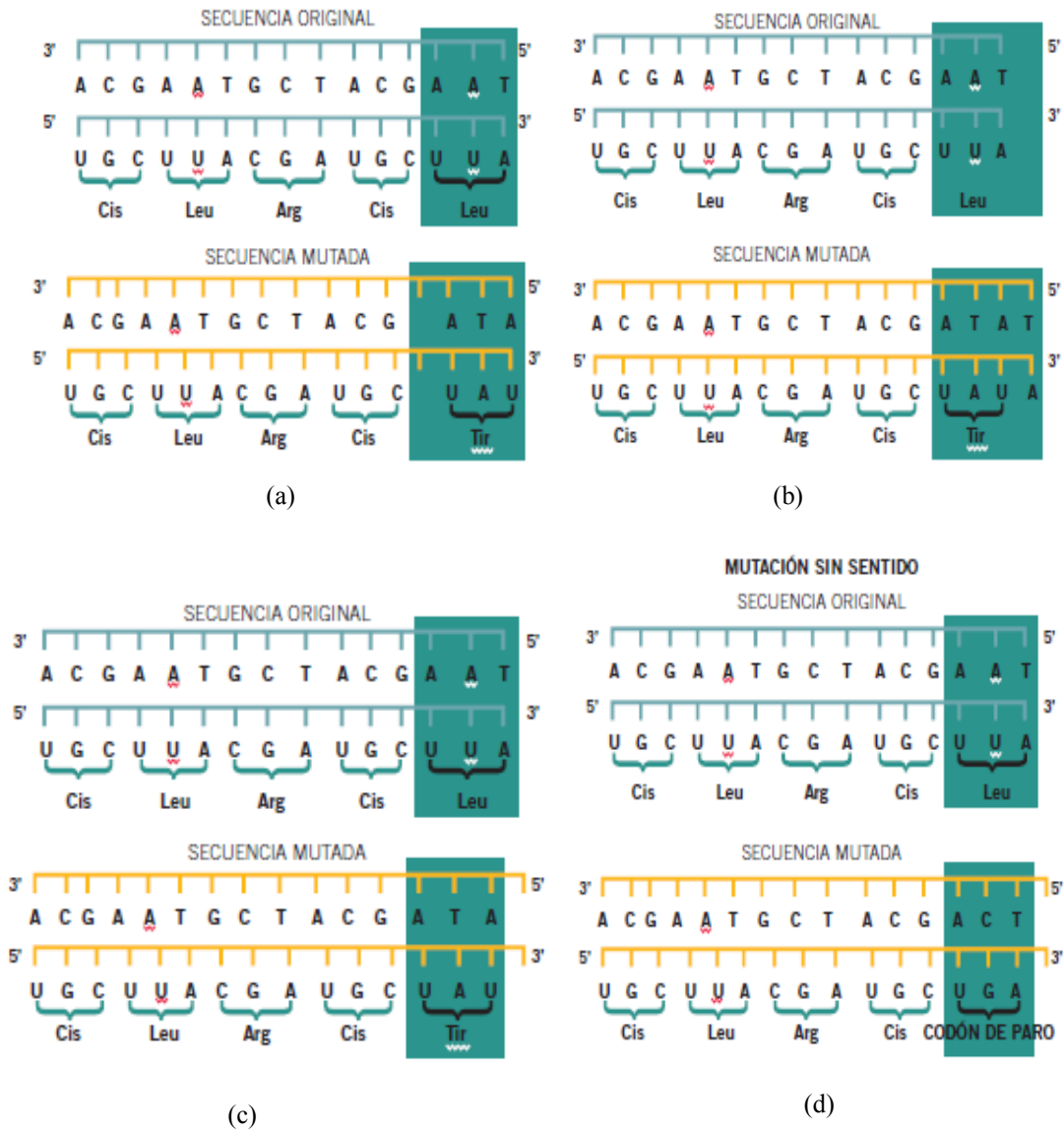


Figura 3.1.4. Mutaciones puntuales, (a) Mutación por sustitución de un nucleótido, (b) Mutación por inserción de un nucleótido, (c) Mutación por inversión de un nucleótido y (d) Mutación sin sentido (Salazar Montes et al. (2013).

Mutaciones cromosómicas

Es aquella que involucra el reordenamiento cromosómico resultado de un cambio en la organización de segmentos cromosómicos, o la pérdida o ganancia de cromosomas completos, y provoca anomalías funcionales tanto celulares como orgánicas. Este tipo de mutaciones pueden detectarse mediante análisis microscópico. Su clasificación se describe brevemente en los siguientes párrafos (Figura 3.1.5).

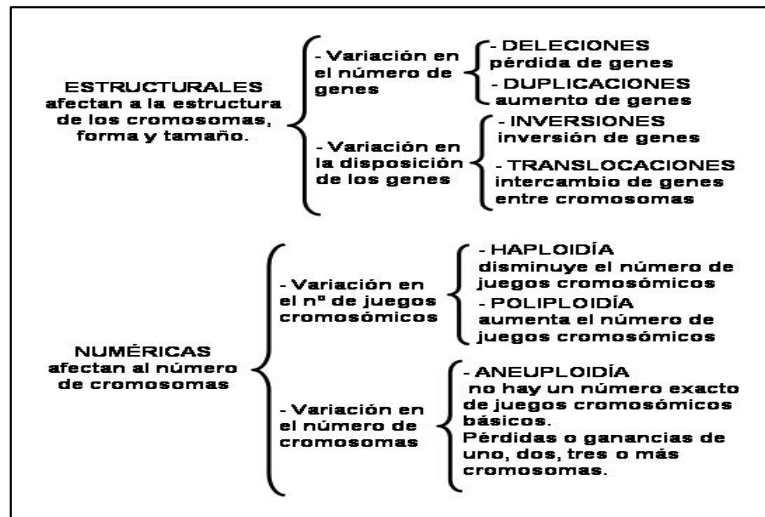


Figura 3.1.5. Tipos de mutaciones cromosómicas

Mutación por inversión de un fragmento cromosómico

Es aquella que ocurre cuando un segmento del cromosoma se invierte en su orientación dentro de éste, al dar un giro de 180°, debido a una rotura doble. Un ejemplo de inversión cromosómica es el síndrome de Ambras o hipertriosis universal congénita, una variante del síndrome del hombre lobo, que es una inversión en el cromosoma 8 (p11.2q23.1) (Figura 3.1.6).

Mutación por deleción o pérdida de un fragmento cromosómico

Ocurre por la pérdida de un fragmento de cromosoma en uno o varios sitios y se asocia con la ganancia en otro cromosoma. Un ejemplo es el síndrome de Prader-Willi, una enfermedad que cursa con deficiencia mental, hiperglucemia diabética e hipogonadismo. Se trata de una deleción/inserción en la región (15q11q13) (Figura 3.1.6).

Mutación por duplicación de un fragmento cromosómico

En esta mutación se produce una duplicación de un fragmento cromosómico en uno o varios sitios de éste (Figura 3.1.6.).

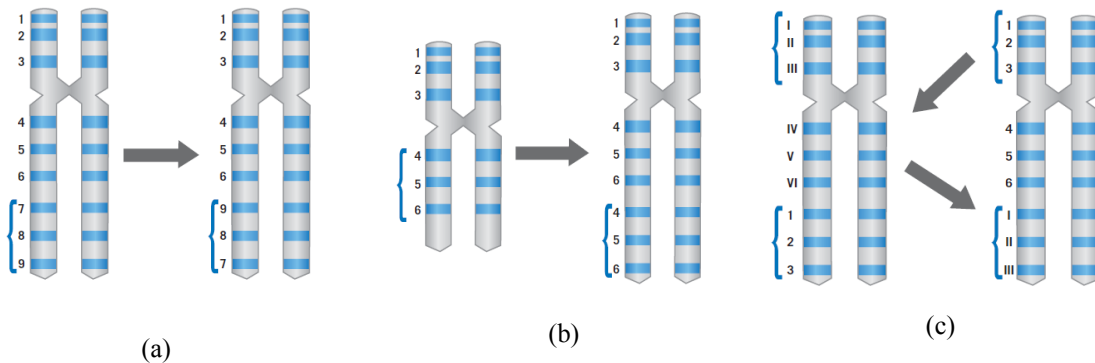


Figura 3.1.6. Mutaciones cromosómicas. (a) Inversión de un fragmento cromosómico, (b) Duplicación de un segmento cromosómico, (c) Translocación de un segmento cromosómico (Salazar Montes et al. (2013).

Mutación por translocación de un fragmento cromosómico

Se da por un cambio en la posición de un fragmento cromosómico; es decir, existe intercambio de segmentos cromosómicos, ya sea en el mismo cromosoma, entre cromosomas homólogos o bien entre cromosomas diferentes. Un ejemplo de translocación es la que ocurre en aproximadamente 5% de los pacientes con síndrome de Down: la más frecuente es t(21q14q) (Figura 3.1.6.).

Mutaciones genómicas

Son aquellas en las que existe una segregación cromosómica errónea; es decir, que afectan al número de cromosomas o al genoma en su totalidad. Entre este tipo de mutaciones se encuentran la poliploidía, haploidía y aneuploidía, que posteriormente serán discutidos ampliamente.

Poliploidía

En esta mutación se produce un aumento en el número de brazos en un cromosoma en particular, y se presentan como triploidías (3n), tetraploidías (4n), etc.

Haploidía

En esta mutación se encuentra una disminución en el número de brazos en un cromosoma.

Aneuploidía

Es aquella en que se modifica el número de copias de un cromosoma; es decir, en lugar de haber dos copias de cada tipo de cromosoma (lo normal), hay uno, tres o cuatro cromosomas (monosomía, trisomía y tetrasomía, respectivamente).

3.2. Genética de los poliploides

Introducción

Cada especie presenta un número cromosómico básico constante de generación en generación. Sin embargo, bajo ciertas condiciones ambientales o genéticas su número puede cambiar. Esos cambios tienden a ser heredados.

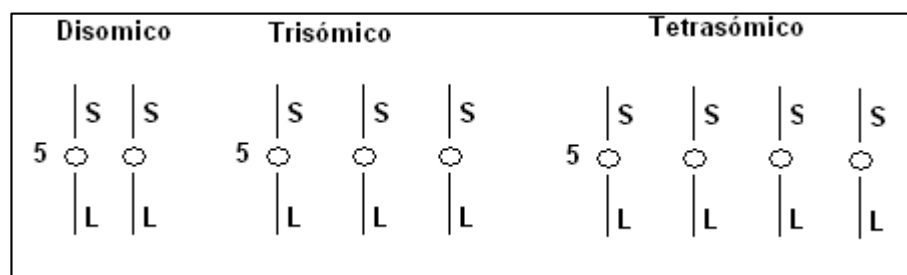
Aneuploides. Se altera solo uno, dos o más cromosomas, pero sin cambiar todo el genomio. Se encuentran en aquellas células u organismos que son múltiplos irregulares y cuando el cambio afecta todo el genomio son múltiplos regulares. Un individuo puede contener 1 hasta 14 cromosomas numerarios.

Desde fines de siglo IX se empezaron a detectar diferencias en el número de cromosomas en las especies. Con la ocurrencia de los cambios en el número de cromosoma se desarrolló una nomenclatura para fórmulas cromosómicas en diferentes tipos de aneuploides (Tabla 3.2.1 y Figura 3.2.1).

Tabla 3.2.1. Nomenclatura de fórmulas cromosómicas en tomate y trigo

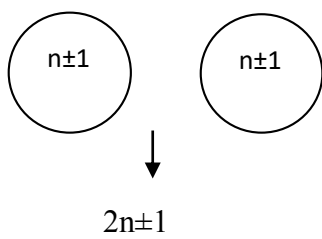
Aneuploide	No. Cromosómico	Tomate	Trigo
Disómico	2n	2n	21''
Trisómico	2n+1	2n+55.5L	20''+1'''
Tetrasómico	2n+2	2n+2 (55.5 L)	20''+1'''
Trisómico primario	2n+1	2n+55.5L	20''+1'''
Trisómico secundario	2n+1	2n+55.5L(ó 5L.5L)	20''+1i o 2h
Trisómico terciario	2n+1	2n+55.9L	1g''+1'''1'
Telotrisómico	2n-1	2n+55	20''+t2
Monosómico	2n-1	2n-55.5L	20''+1'
Nulosómico	2n-2	2n-2(55.5 L)	20''

Figura 3.2.1. Tipos de aneuploides.



Los aneuploides ocurren en frecuencias muy bajas en la población. En algunas especies incluyendo el hombre está asociada con la edad u estadio en el caso de las plantas. Los aneuploides pueden ser inducidos mediante agentes físicos o químicos. Hay algunos mutantes que se han encontrado en plantas, inducen la aparición de algunos

aneuploides. Por ejemplo, tenemos mutantes asinápticos o desinápticos (Figura 3), poliploides sobre todo haploides o monohaploides, triploides y tetraploides, translocaciones heterocigóticas, trisómicos primarios, tetrasómicos. Trisómicos terciarios, monosómicos y otras anomalías cromosómicas, pueden ser fuente de aneuploidia (Figura 3.2.2, 3.2.3 y 3.2.4).



Pueden ocurrir por malformaciones del gameto femenino o masculino o ambos.

Sin embargo, el hombre con el afán de crear nuevas formas altera los procesos de gametogénesis o esporogénesis para que ocurran con mayor frecuencia.

Figura 3.2.2. Trisómicos primarios

$n+1$ $n+1$

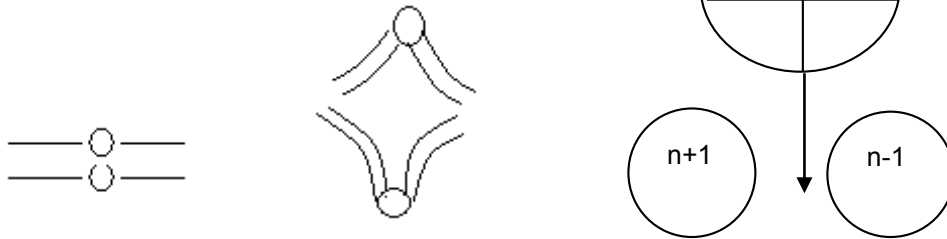


Figura 3.2.3. Los asinápticos o desinápticos son también fuentes de aneuploides.

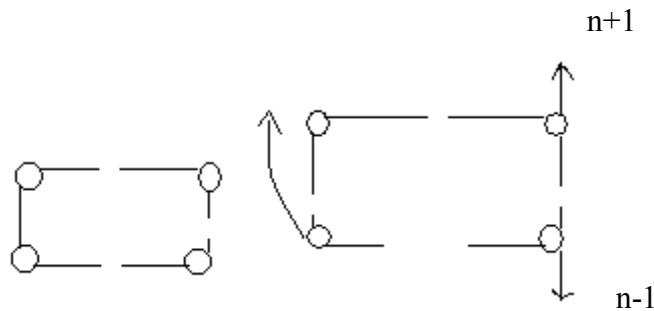


Figura 3.2.4. Las translocaciones heterocigóticas también son fuente de aneuploides.

Otros aneuploides pueden provenir de aneuploides. Otros pueden formar granos de polen de $5n$ a $14n$.

Los monosómicos se utilizaron para obtener otra serie importante de aneuploides. Algunas otras anomalías cromosómicas también son fuente importante de aneuploides, como el comportamiento irregular de los centrómeros (Figura 3.2.5 y 3.2.6).

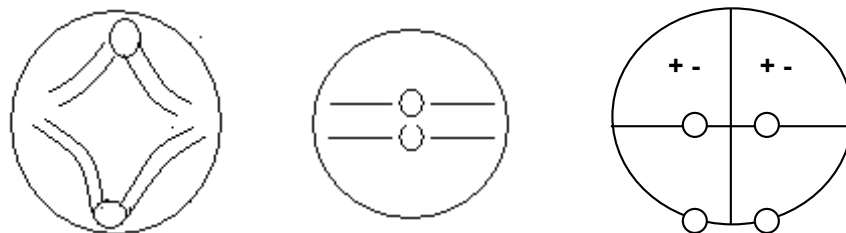


Figura 3.2.5. Comportamiento irregular de los centrómeros.

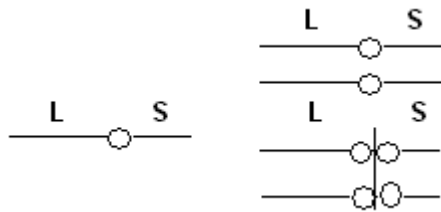


Figura 3.2.6. La división transversal del centrómero da origen a un trisómico secundario.

Un cromosoma translocado se transmite en una condición extra y formaría un trisómico terciario. Estas se presentan en la naturaleza en frecuencias muy bajas: 1:10000 aproximadamente.

Fenótipicamente los aneuploides se distinguen por alterar el efecto general del individuo que los porta y de esta manera se identificaron y nombraron los distintos aneuploides. Si sabemos que cada cromosoma forma un grupo de ligamiento de acuerdo a estos grupos de ligamiento será la expresión fenotípica.

Se puede decir, en términos generales que la forma de herencia de los genes presentes en el cromosoma que presentan la aneuploidia, se expresan de manera semejante genéticamente a aquellos genes ligados al sexo. Por ejemplo, un monosómico se expresa con un carácter XO.

El trigo, maíz, tomate y algodón son las especies más estudiadas sobre estos aspectos. Desde hace tiempo mediante el empleo de marcadores genéticos en cromosomas determinados es posible determinar la ubicación de nuevos genes mutantes. Sin embargo, es importante conocer los grupos de ligamientos para detectar estos nuevos mutantes.

Usos de los aneuploides

El análisis monosómico es un método para localizar genes en los cromosomas. Es útil en especies diploides, pero es difícil en especies poliploides, por aquello de los caracteres cuantitativos y cualitativos y de existencia de varios locus de genes gobernando el mismo carácter localizados en cromosomas homologas en genomas diferentes. El método más eficiente para localizar genes en sus respectivos cromosomas es el análisis monosómico. En sus características esenciales este método es muy similar al tipo de herencia ligado al sexo. Si el heterogamético es monosómico para el cromosoma sexual, entonces será hemigigótico para los genes localizados en el $2n-1$. Causan un desbalance en el organismo que se manifiesta en desarrollos raquíticos.

Sin embargo, en trigos tetraploides puede ocurrir que se formen monosómicos.

Triticum vulgare

$$2n = 4x = 28$$

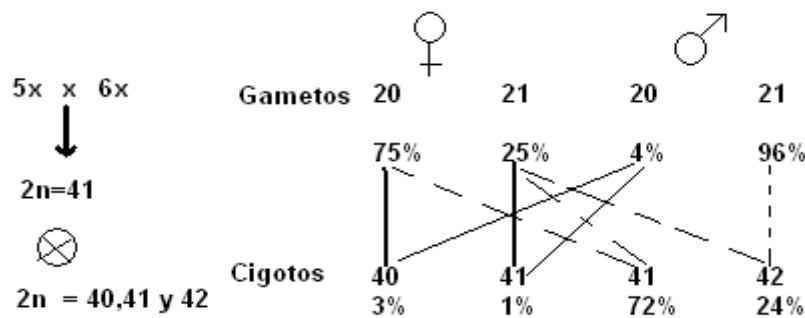
AABB 14 monosómicos.

En trigos se usan métodos generales para la localización de genes, como el determinar el efecto de un gene particular ausente en un individuo particular (Figura 3.2.7). Entonces se puede utilizar la condición nulisómica:

1. Creciendo poblaciones F2 de cruzamientos con $4n$ de los 21 nulisómicos en trigo y determinando cual familia F2 segrega anormalmente. Un gen dominante en un cultivar diferente dará una segregación aberrante F2 en aquella línea nulisómica

para el cromosoma en el cual se localiza este gen. Un gen hemicigotico recesivo ofrece en frecuencias normales en la F2 en individuos disómicos.

2. Analizando plantas selectas F2 en la generación F3. Muestran cuales de las familias disómicas fueron homocigóticas para el gene en cuestión.
3. Substituyendo cromosomas de un cultivar por cromosomas de un cultivar conocido. El contenido génico de estas líneas sustituidas es comparado. El análisis monosómico, sin embargo, es más útil en la localización de genes. Para ello los monosómicos en trigo se pueden obtener en cruzamientos de trigo haploides triploides por el hexaploide mediante cruzamientos entre pentaploides y hexaploides y finalmente mediante trigos hexaploides asinápticos.
4. En cruzamientos de penta por hexaploides se obtienen plantas con 41 cromosomas que en la siguiente generación mediante auto fecundación producirán plantas con 40, 41 y 42 cromosomas.



$$\begin{array}{l}
 2n = 41 \rightarrow 73\% \\
 2n = 40 \rightarrow 3\% \\
 2n = 42 \rightarrow 24\% \\
 \hline
 100\%
 \end{array}$$

Figura 3.2.7. Frecuencia de nulisómicos, monosómicos y disómicos de auto fecundación de monosómicos.

Estos individuos se pueden decir que no tienen igual tasa de transmisión. Sin embargo, la frecuencia de eliminación del cromosoma univalente difiere de un cromosoma a otro. Los medios masculinos con dos cromosomas fertilizan a los huevos con mucha mayor frecuencia (96%), sin importar que estén presentes en una cuota parte de los gametos. El análisis para ubicar un gen o genes en un cromosoma consistió en usar los 21 cromosomas del cultivar *Chainis spring* como progenitor hembra. Para localizar genes cromosómicos dominantes se asume que un gen recesivo **a** se encuentra en el cultivar *Chainis spring* y su alelo dominante **A** en el cultivar que se desea investigar. La F1 entre *Chainis spring* y el cultivar mostrará un carácter dominante en una proporción 3:1 en la F2; sin embargo, si se emplean líneas monosómicas como progenitores femeninos ocurrirán dos tipos de individuos F1 para cada línea monosómica. Unos con 42 cromosomas y esta F1 es un híbrido monogénico, aunque en F2 se segregan 3:1 los otros tipos F1 tienen 41 cromosomas y se comportan como un híbrido con 42 cromosomas, si el cromosoma faltante es uno de los 20 que no portan el locus **a**. Sin embargo, si el cromosoma porta el locus **a** y falta esta F1; esta F1 tienen solamente **A** que se expresa OA, y la segregación de esta familia OA será en proporción 3:73:24.

Entonces el locus aA puede localizarse en los cromosomas cuya línea monosómica muestra una F2 aberrante en sus proporciones.

Por ejemplo, la localización de un gen que controla la densidad tenemos espiga completa C contra espiga laxa c, resulto que la F2 del monosómico de 2X X mostró una desviación de la segregación F1 esperada, indicando que el gene C se localiza en el cromosoma XX o 2D.

Citológicamente los monosómicos presentan n-1 bivalentes durante la primera división meiotica, en donde el cromosoma monosómico queda como univalente, en raras ocasiones pueden formarse trivalentes debido a que el univalente se aparea con dos cromosomas homólogos, ocasionalmente puede ser que se presente más de un univalente, llegando a presentarse 3 a 5 en algunos casos. En disómicos mortales ocasionalmente se observan univalentes, pero la frecuencia de esta anormalidad es mayor en los monosómicos. El comportamiento de los univalentes durante la meiosis es interesante en relación con su transmisión pudiendo presentar comportamiento diferente, de acuerdo a la posición de este univalente respecto de los bivalentes.

Los monosómicos pueden obtenerse de diploides normales en forma espontánea en muy baja frecuencia; puede obtenerse de un aneuploide, de individuos asinápticos o desinápticos, de poliploides con numero cromosómico son como triploides, pentaploides, también se pueden obtener de cruzamientos intervarietales e interespecíficos de translocaciones heterogaméticas de trisómicos o de monosómicos. Por ejemplo, en *T. aestivum* y *T. durum*.

T. aestivum 2n=42 AA BBB DD 21II

T. durum 2n=48 AA BB 14II

Poliploides

Los poliploides constituyen un grupo importante tanto en plantas como en animales. Algunos autores consideran que 60% de las especies superiores son poliploides. Sin embargo, haciendo una revisión de las plantas superiores que el hombre utiliza para su alimentación, 13 familia de plantas superiores (angiospermas) presentan especies polipliploides. Las únicas que no presentan poliploides son las *Panaceas*.

Desde un punto de vista de descripción los poliploides o euploides son aquellas células, tejidos o especies que presentan múltiplos de un número básico de cromosomas o múltiplo regular. Monoploide (X), diploide (2X), triploide (3X), tetraploide (4X), pentaploide (5X), hexaploides (6X), heptaploides (7X), octoploide (8X).

Por ejemplo : Maíz $2n = 2(2X)$

$$2n = 10, 20, 30, 40.$$

En haploides : $\frac{1}{2}$

Haploides en maíz monoploides $2n=10$

Haploides en paja dihaploides $2n=10$

Haploides en trigo trihaploides $2n=10$

En esta categoría de haploides pueden estar inducidos especies diploides o poliploides. Estos son aquellos organismos que presentan en el esporofito el mismo número cromosómico que en el gametofito. Desde el punto de vista gamético los poliploides están sujetos a la discusión en que fueron clasificados ya que inicialmente se reconocerían autoploides u alopoliploides. Algunos autores piensan que son cruzamientos amplios e intergénicos que posteriormente originan los poliploides, en los que ocurrió duplicación cromosómica (Figura 3.2.8).

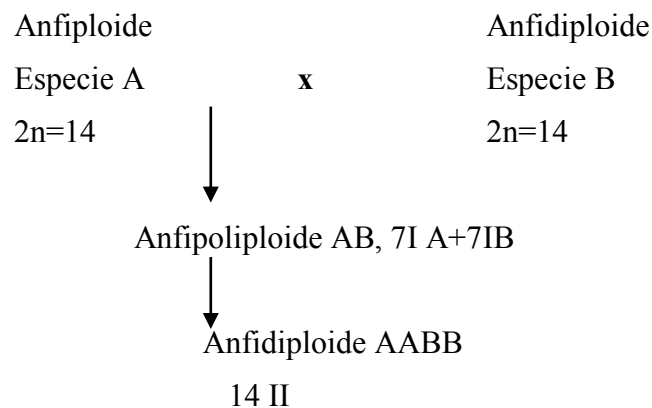


Figura 3.2.8. Formación de anfidiplóides (organismo poliploide pero funcionalmente diploide)

Analizando el comportamiento meiótico o en la meiosis de algunas especies se encontró que está controlada genéticamente. Los haploides o monoploides ayudaron al establecimiento del origen de algunos poliploides o fueron muy útiles en el mejoramiento genético como en el caso de papa (*Solanum tuberosum* L.), donde se recurre a estos haploides afin de estudiar su uso en el mejoramiento de especies silvestres o cultivadas de papa. Otro medio en que se utilizó para conocer sobre el origen de poliploides es el estudio genético ya que los autopoliploides teóricamente deberían presentar un comportamiento de herencia poligénico (muchos genes), en tanto que los diploides o

halopoliploides presentaran una herencia disómica. Podemos decir que, la poliploidia tiene un origen en la fusión de gametos no reducidos y funcionales que resultan en progenies tetraploides.

Los gametos no reducidos o restituidos pueden tener lugar en uno o ambos sexos. Entonces en la población pueden formarse individuos triploides como resultado de la formación de gametos reducidos o no reducidos. La presencia de triploides indica que uno solo de los gametos no fue reducido y tetraploides indica que ambos gametos fueron no reducidos, a la fecha se conocen varios mecanismos de acción génica capaces de producir gametos no reducidos. De la misma manera se han formado formas haploides como resultado de alteración en estos procesos de producción sexual. Un ejemplo hipotético de la formación de poliploides fue el origen de *Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*, que se cultiva en Europa, esta especie posiblemente fue originado de la cruce de dos cultivares *Solanum phureja* (especie diploide cultivada en la zona andina) con gametos no reducidos en ambos sexos.

Podemos decir que la poliploidia es un proceso continuo dentro de la evolución y no es únicamente un evento, Stebben supone que entre 30 y 35% de las plantas superiores son poliploides al presentar números cromosómicos múltiplos del género al que pertenecen y que la poliploidia es común en algunos grupos y rara en otros.

Podemos resumir, que la poliploidia es una característica conspicua de la teoría cromosómica, que la poliploidia es un proceso evolutivo y no un evento menor. La poliploidia involucra según algunos autores duplicación somática de cromosomas en un fenómeno muy raro tanto en el cigoto y en el meristemo apical, se dice que el modo común de origen de poliploides es a través de la formación y funcionamiento de gametos no reducidos y que el incremento en el número cromosómico puede ocurrir en la primera generación o generaciones híbridas posteriores (Figura 3.2.9).

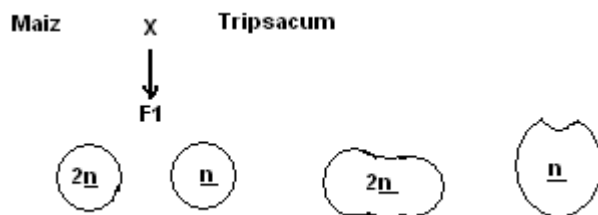


Figura 3.2.9. Formación de un poliploide de la cruce de dos gametos no reducidos de maíz y Tripsacum, genera un cruzamiento interespecífico.

La poliploidia vía gametos no reducidos por lo general es un evento que tienen lugar en dos pasos, en el primero de ellos un gameto diploide masculino no reducido se cruza con un tetraploide reducido, y produce un individuo triploide ($3X$) el que a su vez produce gametos triploides masculinos de los parientes diploides y resulta en una progenie tetraploide, la segunda es por la fertilización de un gameto femenino diploide no reducido por otro igualmente raro gameto masculino diploide no reducido, para producir tetraploides. En papa se detectaron genotipos en los que los gametos no reducidos se pueden formar en un u otro sexo o en ambos. La mayoría de los poliploides exitosos combinan los genomios diploides de taxas pero diferentemente adaptadas, la fertilidad es restaurada en poliploides a través de la diploidización citológica de los genomios o a través de la pomixia gametofítica (Figura 3.2.10).

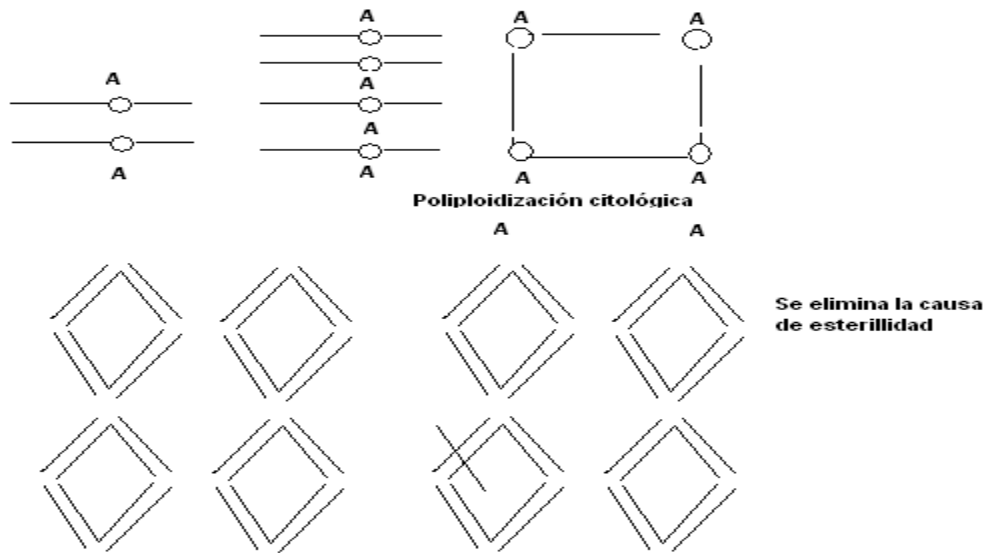
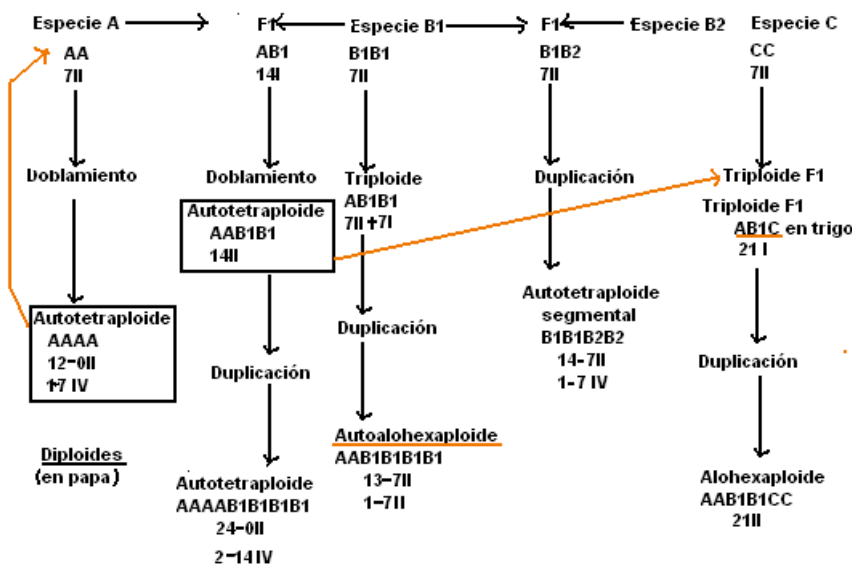


Figura 3.2.10. Proceso de una poliploidización citológica.

Los tetraploides reversibles son parte de la evolución de los poliploides de acuerdo a Orlan y De Wat, la poliploidia tienen un lugar principalmente por vía sexual más que por duplicación somática, es quizá la causa de irregularidad meiotica y gametos citogenéticamente desbalanceados, la causa de que no se acepten a los autoploides como una forma de origen común de los poliploides, los gametos o no funcionan o producen progenie citológicamente desbalanceado, en tanto que los anfiloploides se caracterizan por una meiosis regular y por la producción de gametos genéticamente balanceados; sin embargo, los gametos que se combinan de genomioms haploides totalmente diferenciados no siempre funcionan exitosamente (Figura 3.2.11). La fertilidad de los poliploides es mejorada grandemente mediante la diploidización citológico del genomiomo o a través de cambios hacia una reproducción asexual (apomixis).



II = bivalente
IV = cuadrivalente

Figura 3.2.11. Proceso de poliploidización de una especie.

Contando el número de cloroplastos se puede encontrar en términos geniales una relación (Figura 3.2.12).

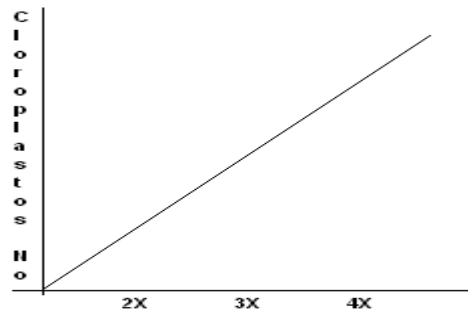
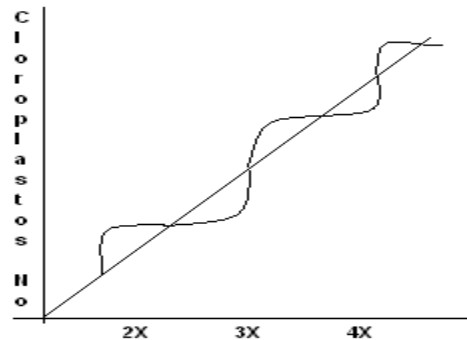


Figura 3.2.12. Relación de la ploidía con el número de cloroplastos.

Sin embargo en papa es poco confiable, porque hay variación dentro la línea (Figura 3.2.13).



Inducción → diploides → incremento de volumen de tejido.

Figura 3.2.13. Relación cloroplastos en papa no es confiable.

En el caso de papa tuvo que haber un retroceso y formar dihaploides.

En otras especies como en trigo, se obtuvieron haploides (trihaploides) a fin de inducir homocigosis rápida en la misma forma que monoploides en maíz.

Hay varios mecanismos de inducción de haploides. Por ejemplo, la cruce entre *Hordeum vulgare* X *Hordeum bulboso*, se forman cigotos diploides, es decir ocurre la fertilización de la célula huevo, pero subsecuentemente se van eliminando los cromosomas del *Hordeum bulboso*. Sin embargo, en estos cruzamientos faltan los endospermos más allá de los estadios iniciales por los cual deben rescatarse los embriones y cultivarlos “*in vitro*”.

En la mayoría de los gametos (92%) se presenta una relación diploide – haploides es decir $2n - n$, diploide – diploide es decir igual porcentaje haploide – haploide (Figura 3.12.14).

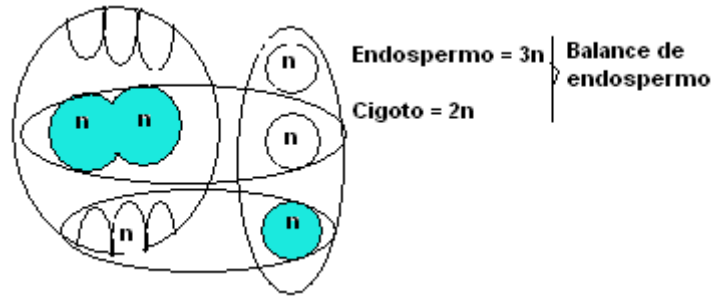


Figura 3.2.14. Gametos en relación 2n-n.

En *Solanum tuberosum*, los haploides de dihaploides se indujeron en cruzamientos interespecíficos.

Hougas y Peloquin (1958), indicaron que *S. phureja* ($2n = 24$) fue la mejor polinizadora para producir dihaploides.

Hay inducción en la variación de haploides.

- 1) encontrar progenitores.
- 2) polinizador adecuado
- 3) Valores a nivel tetraploide.

Actualmente hay más de 6 genes capaces de producir gametos no reducidos.

En *S. Phureja* encontraron:

Clase	Flores polinizadas	Grupo de frutos (semillas)	de de	Semillas	Haploides	Hapl/100 bayas
1	544	331		575	3	0.9
1.1	520	230		1992	93	40.4
1.2	1027	626		677	2	0.3
1.3	224	90		104	4	4.4

En 1960 Peloquin y Hougas encontraron que los embriones se asociaban con endospermos hexaploides.

Para que esto ocurra podría tener lugar tres opciones: (1) Ellos proponían que ambos gametos masculinos se combinarán con el núcleo central (Figura 3.2.15).

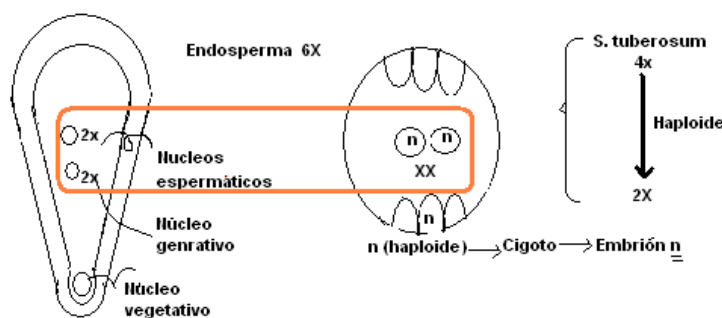


Figura 3.2.15. Formación de endospermos hexaploides.

Entonces había formación del cigoto sin fertilización.

Para que esto ocurriera, debería haber:

1. Dos núcleos normales separados gametos masculinos con 12 cromosomas, se combinan con el núcleo central.
2. Un solo gameto no reducido con 24 cromosomas ($2n$) se combina con el núcleo central y el otro se pierde.
3. Un solo núcleo con restitución cromosomita con 24 cromosomas se produce y se combina con el núcleo central.

→ Había efecto por el control genético (efecto de polinizador)

La opción 1 parece raro y no bajo el control génico.

La formación de gametos $2n$ se conoce en papa, pero parece que daría origen a una alta proporción de semillas y una alta frecuencia de semillas tetraploides.

Nuevamente la falta de la doble fertilización favorecería un evento raro al azar y no bajo el control génico, la formación de gametos $2n$ (Figura 3.2.16). Se conoce en papa, pero parece que daría origen a una alta proporción de semillas y una alta frecuencia de progenies tetraploide. Nuevamente la pérdida de un gameto o la falta en la doble fertilización parecería un evento raro ocurrido al azar y no bajo control génico.

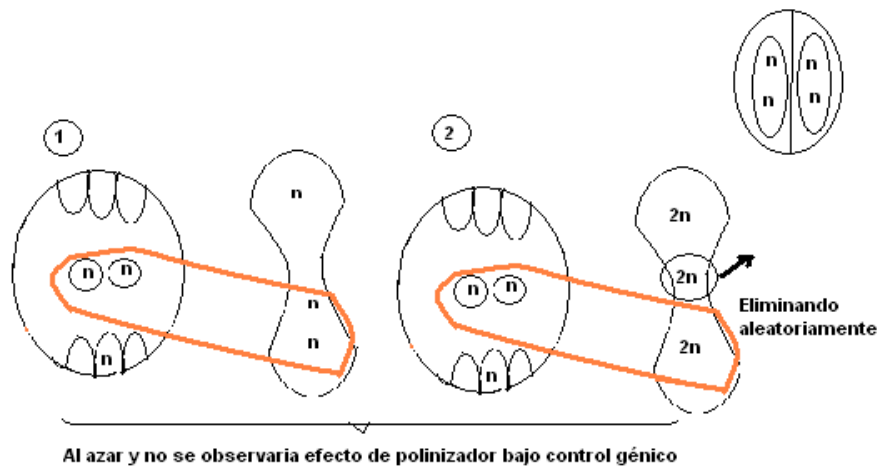


Figura 3.2.16. Falta de doble fertilización favoree un evento raro al azar y no hay control génico.

En *S. Phureja* dos núcleos espermáticos se forman después de la mitosis del núcleo generativo, se forman algunos puentes entre los dos núcleos espermático y se cree que un núcleo restituido aportaría la condición necesaria para explicar las observaciones citológicas, puesto que tal evento podría probar estar bajo control génico.

La frecuencia de medios restituidos espermáticos en ciertos polinizadores que como se ve en más del 30% de los tubos polínicos de los polinizadores superiores tienen un solo gameto masculino, en tanto que los polinizadores inferiores tienen dos gametos ♂ en el 97% de los tubos polínicos observados; estos resultados sugieren fuertemente que la producción de un solo gameto ♂ es bajo control génico: y que es la base para el efecto de polinizador.

Cuando existe una microspora no reducida y hay núcleos espermáticos duplicados uno se fusionara con el núcleo central y otro se pierde (Figura 3.2.17). En esta situación el embrión será haploide, y el endospermo hexaploide. La pérdida de un núcleo espermático será al azar.

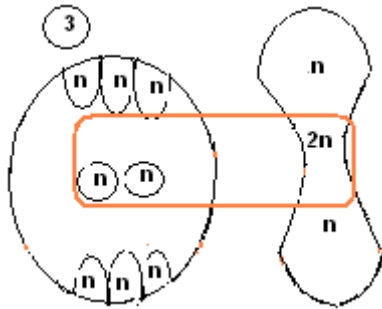


Figura 3.2.17. Microspora no reducida y núcleos espermáticos duplicados.

Bajo control génico se forma un núcleo restituido, donde se ha observado la formación de puentes en la segunda división mitótica.

En la microspora normal en la segunda mitosis se forma un núcleo restituido, que se combina con el central y origina endospermo hexaploide y embrión haploide.

Lo útil de este esquema es bajar la ploidía de $4X$ a X para realizar mejoramiento convencional.

Poliploidización de las especies

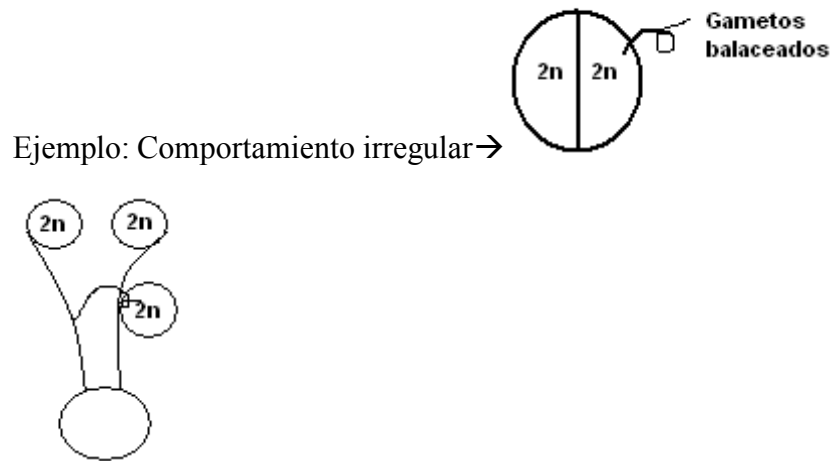
La poliploidización de una especie diploide puede ocurrir espontáneamente o puede ser inducido utilizando venenos de huso acromático.

Los aloploidos resultan de la formación de un núcleo de restitución en tejido somático diploide (poliploidización somática) o en tejido generativo (poliploidización gamética o generativa).

Los autoploidos derivados de especies silvestres generalmente solo difieren cuantitativamente con el genotipo de sus progenitores. Si hay diferencias cualitativas pueden deberse a las siguientes causas:

1. El incremento de núcleo y células puede influir diferencialmente la actividad de las células.
2. El incremento del número de alelos por locus, asociado por la autoploidia puede modificar la expresividad de genes individuales.
3. Si la forma diploide era heterocigoto para los pares de locus dados en un incremento del número de juegos de cromosomas, puede motivar relaciones de dominancia en los alelos, como regla puede establecerse que los autoploidos muestran disturbios en la fertilidad por varias razones entre las cuales están:
 - a. Durante la meiosis, dependiendo del nivel de ploidia, el tipo de multivalentes y el tipo de orientaciones del centrómero existe una distribución irregular de los cromosomas originando cigotos y gametos desbalanceados. Nuevamente se encuentran que los individuos son estériles por: 1) No tienen semilla y 2) Tienen autoincompatibilidad.
 - b. La autoincompatibilidad se asocia frecuentemente con disturbios genético-fisiológico que pueden afectar adversamente al funcionamiento de los

productos meióticos independientemente de y en adición a irregularidades en la distribución cromosómica.



- c. Estos disturbios fisiológicos asociados con autoploidios pueden ser causa de irregularidades en la distribución de cromosomas.
- d. Los autoploidios contienen más de un alelo por gene de manera que de acuerdo al número de alelos dominantes y recesivos para un locus particular, los posibles genotipos son.

Cuadriplex: AAAA o A⁴

Triplex: AAAa o A³a

Duplex: AAaa o A²a²

Simples: Aaaa o Aa³

Nuliplex: aaaa o a⁴

Es por ello que los autopoloides muestran herencia polimórfica. Hay factores que afectan la segregación de genes, entre las cuales está el número y posición de quiasmas.

Otro factor es la distancia del locus al centrómero, el comportamiento de la distribución de los homólogos y la frecuencia de univalentes.

Combinación dentro de genes }
 Combinación dentro de gametos } meiosis

En los autotetraploides la frecuencia de cuatro cromosomas homólogos en forma de cuadrivalentes o bien dos bivalentes o un trivalente y un univalente o cuatro univalentes. Asumiendo que los cuatro cromosomas homólogos segregan 2 en 2 en la fase I se puede calcular las segregaciones para varios genotipos.

En trigo existen genes que regulan el apareamiento entre cromosomas homólogos. Los primeros trabajos llevados a cabo en trigo hexaploide *T. aestivum*. Genomios AA, BB demostraron que el apareamiento entre los diferentes genomios homólogos es suprimido por un gen dominante pH (paining homeologous), el que fue localizado en el brazo largo del cromosoma 5B.

La forma de probable acción de este gene fue segregada por Felman en plantas de trigo conteniendo 6 dosis 5BL en lugar de los 2 normales. Las dosis extras del gene 5 ph suprimen el apareamiento entre homólogos en etapas premeioticas. Se sugiere que con la

dosis normal del gene por los homólogos dentro de cada genomio se localizan en la proximidad más que entre homólogos.

Cuanto se localizan 6 dosis del gene ph se altera el efecto aun entre homólogos, pudiendo intercarse cromosoma homeologos en esta proximidad. Empleando cromosomas telocéntricos para el brazo largo del 5B, se observó que los cromosomas no homeologos telocéntricos se ubican aleatoriamente en las células meioticas, en tanto que los cromosomas homólogos están próximos.

Cuando se hicieron tratamientos con colchicina en espiguillas en desarrollo al final de la mitosis premitotica tienen lugar la formación de multivalentes por apareamiento entre homoeologos ligeramente diferentes datos observados por Felman por 6 dosis del gene ph. Lo que implica que la aplicación de la colchicina antes de la meiosis inhibe la asociación entre homólogos. Tratamientos de espigas inmaduros en *Triticum aestivum*, *aegilops* y *secale* (centeno), muestran que aplicando en la mitosis premitotica ocurre una asinápsis, tratamientos para *Triticum aestivum* para 5 B muestran apareamiento nulo entre homoeologos y homólogos, pero más afecta el apareamiento entre homoeologos.

Una serie de experimentos demostró 2 eventos separables en meiosis, **(1)** que existe un arreglo espacial de los cromosomas homólogos que pueden ser alterado por colchicina, **(2)** sinapsis y entrecruzamientos que nos son alterados en condición; sacrosomica 5B-

Es necesario puntualizar que estudios citológicos en poliploides utilizan diasínesis. Que puede dar a lugar a una interpretación equivocada subestimado el apareamiento un paquiteno.

Por ejemplo, en *Allium* para tetraploide los cromosomas tienen quemas terminales, de manera que en paquiteno se observan cuadrivalentes principalmente, pero en metafase I se observa bivalentes y solamente 2,6% de las células muestran cuadrivalentes.

PROBLEMAS RESUELTOS SOBRE POLIPLOIDES

3.2.1. El programa de mejora genética de café (*Cofee arábiga L.*) de la Universidad Estatal del Sur de Manabí, tiene como objetivo generar nuevos cultivares mejorados de café resistentes a la roya (*Hemileia vastatrix*), que es la enfermedad que causa más pérdidas a las cosechas de grano de este cultivo. Se sabe que este cultivo es un **poliploide autetraploide** y la resistencia a la roya parece estar gobernada por pocos genes (**oligogénico**), en cambio el rendimiento es gobernado por muchos genes (**poligénico**). El genetista tiene disponibles líneas con buena resistencia a roya y otras con buen rendimiento, pero no cuenta con genotipos con ambos caracteres. En base a este germoplasma decide hacer un plan de cruzamientos para incorporar la resistencia de dos individuos nuliplex, uno resistente y otro de buen rendimiento. Sobre la base de lo descrito haga un programa de mejora genética obteniendo la F1 y luego haciendo la retrocruza de esta (F1) con el progenitor macho para obtener la F2. Determine:

- a) La proporción de los genotipos resistentes y altamente rendidores.
- b) determine la proporción de fenotipos resistentes y altamente rendidores.
- c) determine la proporción de genotipos heterocigotos para resistencia.
- d) determine la proporción de genotipos heterocigotos para rendimiento (suponga que la resistencia a roya y el rendimiento son caracteres monogénicos).

Datos:

R: resistente rr: susceptible
Y: alto rendimiento yy: bajo rendimiento

Padres: ♀ RRRRyyyy x ♂ rrrrYYYY

Gametos: RRYy rrYY

F1: RrRrYyYy

Todos resistentes y rendidores

F2: F1 x F1

Gametos		♀	♂
RR	YY	RRYY	RRYY
	Yy	RRYy	RRYy
	yy	RRyy	RRyy
Rr	YY	RrYY	RRYY
	Yy	RrYy	RRYy
	yy	Rryy	RRyy
rr	YY	rrYY	RRYY
	Yy	rrYy	RRYy
	yy	rryy	RRyy

a) Proporción de genotipos

	RRYY	RRYy	RRyy	RrYY	RrYy	Rryy	rrYY	rrYy	rryy
RRYY	RRRRYYYY Res-Alto	RRRRYYy Res-Alto	RRRRYyy Res-Alto	RRRrYYYY Res-Alto	RRRrYYy Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRrrYYYY Res-Alto	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto
RRYy	RRRRYYYY Res-Alto	RRRRYyy Res-Alto	RRRRyyy Res-Alto	RRRrYYYY Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRRryyy Res-Alto	RRrrYYYY Res-Alto	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto
RRyy	RRRRYYy Res-Alto	RRRRyyy Res-Alto	RRRRyyyy Res-Bajo	RRRrYYy Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRRryyy Res-bajo	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RRrryyy Res-Alto
RrYY	RRRrYYYY Res-Alto	RRRrYYy Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRrrYYYY Res-Alto	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RrrrYYYY Res-Alto	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Alto
RrYy	RRRrYYy Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRRryyy Res-Alto	RRrrYYYY Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RRrryyy Res-Alto	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Alto	Rrrryyy Res-Alto
Rryy	RRRrYYy Res-Alto	RRRrYyy Res-Alto	RRRryyy Res-Bajo	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RRrryyy Res-Bajo	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Alto	Rrrryyy Res-Bajo
rrYY	RRrrYYYY Res-Alto	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RrrrYYYY Res-Alto	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Alto	RrrrYYYY Res-Alto	rrrrYYy Susc-Alto	rrrrYyy Susc-Alto
rrYy	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RRrryyy Res-Alto	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Alto	Rrrryyy Res-Alto	rrrrYYy Susc-Alto	rrrrYyy Susc-Alto	rrrryyy Susc-Alto
rryy	RRrrYYy Res-Alto	RRrrYyy Res-Alto	RRrryyy Res-Bajo	RrrrYYy Res-Alto	RrrrYyy Res-Bajo	Rrrryyy Res-Bajo	rrrrYYy Susc-Alto	rrrrYyy Susc-Alto	rrrryyy Susc-Bajo

Resumen Genotipos

$$R---Y--- = 65/81 = 0,802$$

$$R---yyyy = 8/81 = 0,088$$

$$rrrrY--- = 7/81 = 0,086$$

$$rrrryyyy = 1/81 = 0.010$$

b) Proporción de fenotipos

Genotipos	Resistente-Alto	Resistente-Bajo	Susceptible-Alto	Susceptible-Bajo
R---Y---	65/81 = 0,802			
R---yyyy		8/81 = 0,098		
rrrrY---			7/81 = 0,086	
Rrrryyyy				1/81 = 0,010

c) Genotipos heterocigotos para resistencia

$$R---yyyy = 7/81$$

d) genotipos heterocigotos para rendimiento

$$rrrrY---- = 7/81$$

3.2.2. El programa de mejora genética de **sandía** [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. y Nakai] de la Universidad Estatal del Sur de Manabí, tiene como objetivo generar nuevos cultivares mejorados de sandía triploide sin semilla. Se sabe que este cultivo es un poliploide que varía desde diploides y tetraploides. Los diploides son resistentes a los virus y los tetraploides poseen altos rendimientos. El genetista tiene disponibles líneas diploides resistentes a virus y tetraploides rendidores, pero no cuenta con híbridos que además sean sin semilla. En base al germoplasma disponible decide hacer un plan de cruzamientos para generar híbridos sin semilla, utilizando individuos tetraploides rendidores dúplex con individuos diploides heterocigóticos resistentes a virus.

A) Determine la F1 de estos cruzamientos.

B) indique que características tendrá esta F1.

Datos:

R: resistente **rr:** susceptible

S: alto rendimiento **ss:** bajo rendimiento

Padres: ♀ RRrr x ♂ Ss

Gametos: RR; Rr; rr S; s

a) Determine la F1 de estos cruzamientos.

	RR	Rr	rr
S	RRS Alto rend. - Resistente	RrS Alto rend. - Resistente	rrS Bajo rend.- Resistente
s	RRs Alto rend. - Susceptible	Rrs Alto rend. - Susceptible	rrs Bajo rend. - Susceptible

Resumen Genotipos

R-S: $2/6 = 1/3 = 0.33$

R-s: $2/6 = 1/3 = 0.33$

RrS: $1/6 = 0.17$

Rrs: $1/6 = 0.17$

b) Indique que características tendrá esta F1.

1/3 alto rendimiento – resistente

1/3 alto rendimiento – susceptible

1/6 bajo rendimiento – resistente

1/6 bajo rendimiento – susceptible

Solo 1/3 será de alto rendimiento - resistente

3.3. Genética cuantitativa

Resumen

El estudio de los caracteres de importancia económica no puede ser abordado por la genética clásica o mendeliana ya que intervienen varios genes al mismo tiempo, cada uno con un pequeño efecto individual. Estos caracteres son poligénicos y se caracterizan por una variación continua y una alta influencia ambiental. Debido a que no es posible hacer una separación natural por fenotipo en una generación segregante, se usa la estadística para el estudio de estos caracteres poligénicos. El fenotipo de un individuo depende del genotipo que posee y de la influencia del ambiente. En una generación segregante, se observa que la varianza fenotípica es función de la varianza genotípica y de la varianza ambiental. La varianza fenotípica es una medida de la variación que existe a nivel fenotípico dentro de una población, la varianza genotípica es una medida de la variación debida a los diferentes genotipos que se dan en una población dada, y la varianza ambiental es una medida de la variación fenotípica debida a la influencia ambiental. Sólo la varianza genotípica es heredable. La comparación entre poblaciones o entre caracteres, se utiliza la heredabilidad, que es la fracción de la varianza fenotípica explicada por la varianza genotípica. Al realizar ensayos agronómicos repetidos en el tiempo y el espacio, la varianza fenotípica no solo es función de la varianza genotípica y de la varianza ambiental, sino que también se explica por la varianza debida a la interacción genotipo-ambiente, que es el comportamiento diferencial de los genotipos en diferentes ambientes.

Palabras clave: Genotipo, fenotipo, ambiente, interacción genotipo – ambiente, varianzas, heredabilidad.

Introducción

La rama de la Genética que estudia los caracteres métricos es la Genética Cuantitativa. Existen otras denominaciones como Genética Estadística o Genética Biométrica que pueden considerarse sinónimos. Más recientemente con el desarrollo de la Genómica y el empleo de marcadores moleculares se generaron conceptos de lo que se denomina Estadística Genómica, que se enfoca en la modelación y en el tratamiento de datos moleculares (Eyhéabide, 2022).

El objetivo de la Genética Cuantitativa es proveer modelos mecanísticos que ayuden a entender el proceso de evolución. Para ello es necesario comprender la esencia de la variación continua. Esta disciplina posee aplicaciones muy importantes en estudios de evolución ya que permite dilucidar la arquitectura de los caracteres cuantitativos, inferir sus causas y especular sobre su probable evolución. Debido a que muchos de los caracteres cuantitativos poseen importancia económica. La Genética Cuantitativa se

aplica en el mejoramiento genético de esas características, mediante la selección artificial de animales y vegetales (Eyhérbide, 2022).

La mayoría de los caracteres de importancia económica como son el rendimiento de grano de los cereales, de los tubérculos y de los frutales, la producción de leche y carne de los bovinos, la producción de huevos de las gallinas, la altura de planta, etc. (Figura 3.3.1), son caracteres cuantitativos que presentan variación continua dentro de una población y están gobernados por muchos genes (poligénicos). Los caracteres cuantitativos son continuos, porque dentro de los límites propios de una población, las mediciones practicadas en los individuos pueden dar lugar a un número infinito de clases fenotípicas (Molina-Galán, 1992; Eyhérbide, 2022).

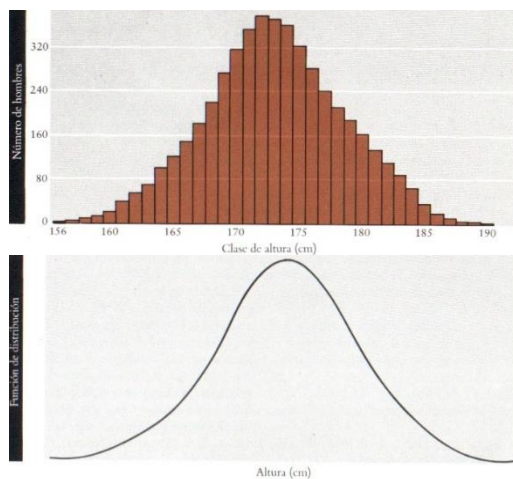


Figura 3.3.1. Distribución de la altura de plantas de maíz (cuantitativo)

Un poco de historia

Nilson-Ehle (1909) analizó la segregación de filiales resultantes del cruzamiento de líneas de trigo y de avena que diferían en el color del grano y concluyó que varios genes segregando en forma independiente y simultánea podían producir la variación continua del color. Encontró gradaciones en el color de grano de trigo, desde blanco a rojo, producto de varios genes cuyas segregaciones individuales podían analizarse separadamente como un carácter mendeliano. Según la hipótesis de los factores múltiples, un número suficiente de genes con efectos individuales pequeños, similares y segregando conjuntamente podían causar variación continua. Cada uno (factor o gen) se heredaba de manera mendeliana. El efecto de los factores sobre el carácter era acumulativo (o de dosis) y los tipos intermedios eran los más frecuentes. La distribución del carácter se asemejaba a la curva normal en la medida que al efecto de las segregaciones se le sumara el efecto ambiental. Otras contribuciones a la hipótesis de los factores múltiples se debieron a Shull (1908) y Emerson (1910). East (1910), por su parte, comprobó la hipótesis de factores múltiples en maíz (Eyhérbide, 2022).

Ronald Fisher (1918) y Sewald Wright (1921) integraron los conocimientos de la Genética y la Estadística para entender la herencia de los caracteres cuantitativos. La variación continúa se explicaba por la segregación simultánea de muchos genes, cada uno de pequeño efecto y siguiendo las leyes mendelianas (modelo

infinitesimal). Utilizaron los datos de la escuela biométrica para demostrar la dominancia en factores múltiples e intentaron la primera partición de la variación continua en componentes heredables y no heredables (o ambientales) (Figura 3.3.2). Los principios básicos de la Genética Cuantitativa fueron delineados por Fisher y Wright, que sentaron las bases teóricas para el mejoramiento animal y vegetal y también ayudaron a entender la herencia de desórdenes genéticos en humanos, tales como psicopatologías, enfermedades cardíacas y malformaciones congénitas. Los aportes a la Genética Cuantitativa trascendieron a otras ramas de la ciencia, como la Estadística. El desarrollo de la teoría de la regresión y correlación de Pearson se inspiró en los trabajos de Galton, y Fisher, que introdujeron el concepto de partición de la variancia total en componentes, sobre los cuales se basan las técnicas de análisis de variancia, a su vez fue un hito en el uso de los diseños experimentales (Eyhérabide, 2022).

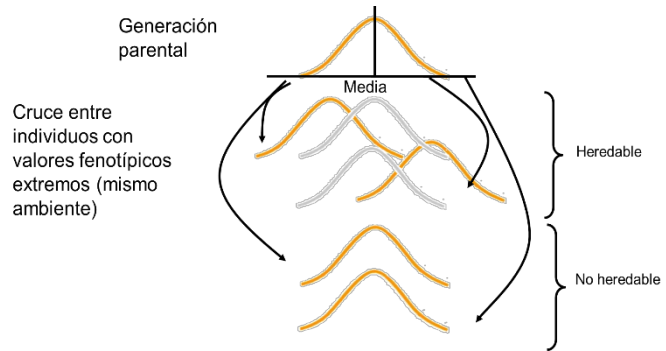


Figura 3.3.2. Experimentos de selección artificial

Tipos de caracteres

Caracteres cualitativos, mendelianos o discretos

Su variación se refleja en clases distintivas o discretas y su estudio se basa en recuentos y proporciones. Están controlados por uno o pocos genes y como el ambiente ejerce escaso efecto sobre su expresión fenotípica, existe una estrecha relación entre genotipo y fenotipo. Ejemplos de este tipo de

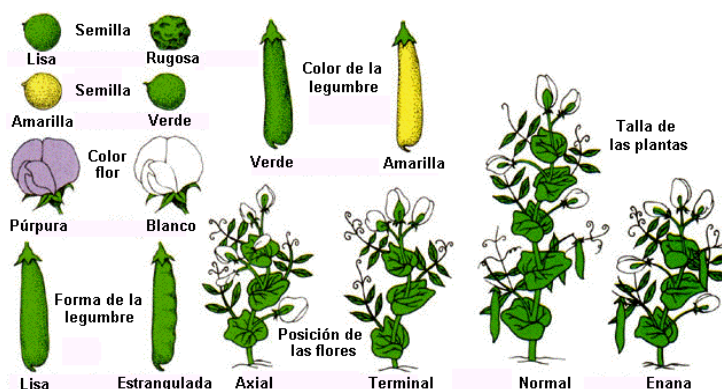


Figura 3.3.3. Caracteres cualitativos mendelianos.

caracteres son el color de flor, el color de semilla, la forma de semilla, la forma de semilla, el color de hilo de la semilla, la resistencia a ciertas enfermedades, etc. (Figura 3.3.3)

Caracteres cuantitativos, métricos, continuos o poligénicos

Presentan variaciones de grado, sin discontinuidades. Requieren una escala de medición y para describirlos se emplean parámetros poblacionales o estimadores muestrales (medias, variancias, desviaciones, coeficiente de variación, etc.). Su expresión está sujeta a considerable efecto ambiental y gran parte de los caracteres de importancia económica son de tipo cuantitativo. Ejemplos de este tipo de caracteres son la inteligencia, la altura de planta, el rendimiento de grano, la ganancia de peso, la producción de leche, etc.

Debido a que la segregación ocurre en un número grande de loci (posiciones) con efectos pequeños y similares (poligenes), los efectos de sustitución de alelos en diferentes loci resultan triviales en relación con la cantidad de variabilidad observable, por lo que los efectos fenotípicos de sustitución alélica son intercambiables. Es decir, idéntica expresión fenotípica puede resultar de distintos genotipos, aún en ausencia de dominancia, epistasis y efectos ambientales. De manera similar, Comstock (1978) clasificó un carácter como cualitativo cuando el efecto de sustituir un alelo por otro es relativamente grande en relación con la variación fenotípica y como cuantitativo cuando el efecto de sustitución es relativamente pequeño en relación con la variación fenotípica total. Para que ocurra esta situación debe haber muchos genes involucrados en el control del carácter o bien el efecto del ambiente debe ser de una magnitud importante como para enmascarar el efecto genotípico (Figura 3.3.4).

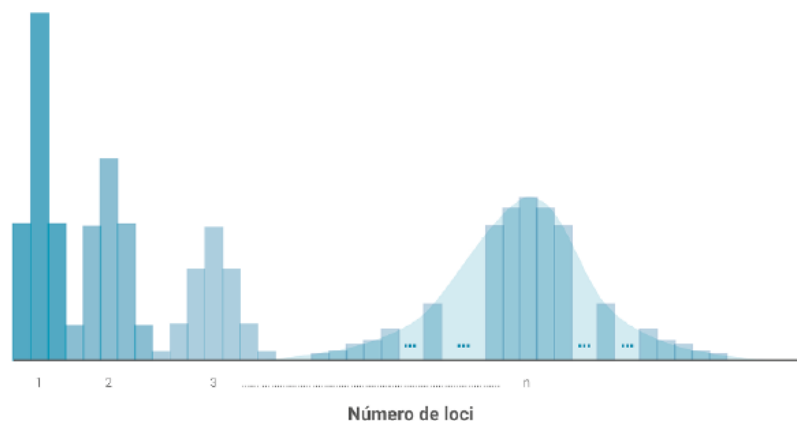


Figura 3.3.4. Distribución de clases fenotípicas en función del número de loci segregantes (n) para un carácter en una segunda generación filial (F2). Se asume que los alelos tienen efecto aditivo y equivalente entre loci. El efecto ambiental contribuye a la aproximación a la distribución normal cuando n es grande (Eyhérbide, 2022).

Los genes poligénicos pueden tener efecto pleiotrópico sobre dos o más caracteres (un gen tiene diferentes efectos fenotípicos) y actuar como modificadores o supresores de otros genes (epistasia). La falta de correspondencia entre fenotipo y genotipo se debe no solo por el menor efecto de sustitución de alelos, sino también por la mayor importancia del efecto del ambiente sobre la expresión. Idéntico fenotipo puede resultar de distintos genotipos, o diferentes fenotipos pueden responder a un mismo genotipo (Eyhérbide, 2022). Si comparamos el rendimiento de un cultivar híbrido simple susceptible a una enfermedad evaluado en un ambiente donde esa enfermedad está presente con el del mismo híbrido cultivado en otro ambiente sin enfermedad. En este caso tendremos dos fenotipos diferentes (rendimientos diferentes) para el mismo genotipo (susceptible a la enfermedad). Consideremos ahora el comportamiento de dos híbridos de similar potencial de rendimiento en condiciones no limitadas por enfermedades, uno genéticamente resistente y otro susceptible a una enfermedad, cuando se evalúan conjuntamente en un ambiente libre de la enfermedad. Estaremos en presencia de un mismo fenotipo (similar rendimiento) para dos clases de genotipos diferentes (susceptibles y resistentes).

Debido a que la segregación de los genes que contribuyen a un carácter métrico no puede seguirse individualmente, se necesitan técnicas y métodos específicos para su estudio. Los caracteres cuantitativos pueden tomar cualquier valor entre dos extremos de una escala de medición, pero el número de fenotipos detectables puede estar limitado por la capacidad o precisión con la que pueden medirse (Molina-Galán, 1992; Eyhérbide, 2022).

Algunos caracteres tienen la particularidad de medirse en números enteros, pero se los clasifica como cuantitativos porque también están controlados por muchos genes de efectos pequeños e influenciados por el ambiente y se los denomina **merísticos**, como es el caso del tamaño de camada, el número de granos por espiga, el número de espigas por planta en maíz, el número de huevos producidos por una gallina, etc.

Los caracteres umbrales son también cuantitativos, pero su expresión toma valores de tipo cualitativo, como presencia/ausencia, sano/enfermo, capacitado/discapitado, etc. Dependen de la expresión de una característica aditiva (riesgo, fertilidad, estabilidad, etc.) que se asume con distribución continua. A partir de determinado valor del carácter aditivo (umbral), el fenotipo recibe una clasificación discreta (ej. sano/enfermo). El número de clases fenotípicas depende del número de valores umbrales. Así, con un umbral pueden distinguirse dos clases fenotípicas y con dos valores umbrales, tres clases fenotípicas (Figura 3.3.5).

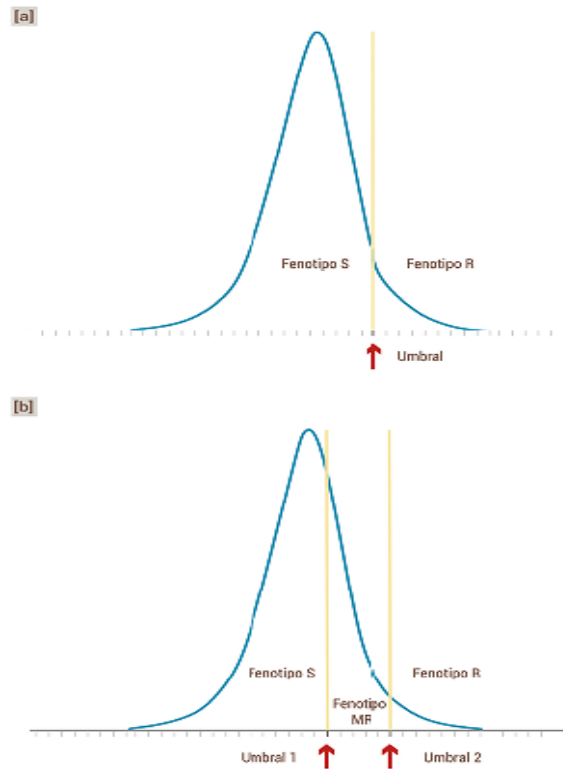


Figura 3.3.5. Distribución de valores fenotípicos para un carácter poligénico aditivo. [a] con un umbral y dos clases fenotípicas [ejemplo: susceptible (S) y resistente (R)] y [b] con dos umbrales y tres clases fenotípicas [ejemplo: susceptible (S), moderadamente resistente (MR) y resistente (R)] (Fvherabide. 2022).

Interacción genotipo-ambiente

Se denomina fenotipo de un individuo a la expresión visible, calificable o cuantificable de un carácter. El genotipo de ese individuo hace referencia a su constitución genética que determina ese carácter. Para los caracteres cuantitativos no existe una relación equivalente entre fenotipo y genotipo por la presencia de una desviación ambiental o simplemente el efecto del ambiente. Este comprende todos los efectos de factores que influyen o modulan la expresión de los genes que controlan el carácter, así como también al error experimental. Este concepto expresado en términos de un modelo lineal simple toma la forma:

$$P=G+E$$

donde P es el fenotipo, G el genotipo y E la desviación ambiental.

En los caracteres cuantitativos, cuya distribución de frecuencias fenotípicas generalmente se ajusta a la distribución normal o de *Gauss*, idealmente podríamos visualizar la distribución probabilística que corresponda a los componentes del fenotipo, esto es la distribución de los efectos genotípicos y la de los desvíos ambientales. Dependiendo de cuanto difieran esas distribuciones en sus parámetros de posición y dispersión, mayor puede ser la diferencia entre el valor fenotípico (P) y el genotípico (G) (Figura 3.3.6).

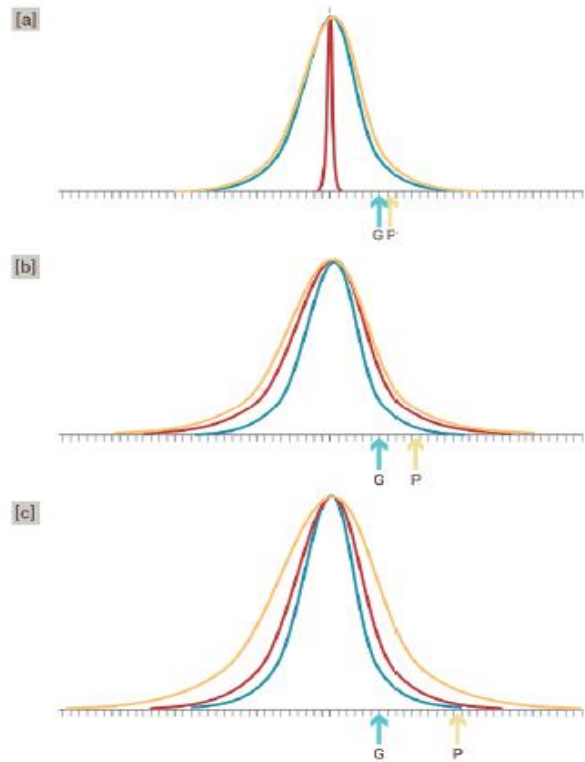


Figura 3.3.6. Distribución de valores fenotípicos (P, trazo amarillo), genotípicos (G, trazo azul) y ambientales (E, trazo rojo) y localización hipotética del fenotipo de un individuo y sus componentes bajo distintas variancias de la distribución de los efectos ambientales (F.vhérabide. 2022).

Cuanto más próxima a cero sean la media y la variancia de la distribución de los desvíos ambientales, menor será la diferencia entre las distribuciones de P y de G. Mayor variancia de los desvíos ambientales provoca mayor apartamiento del valor fenotípico respecto de G. En un ambiente determinado, la técnica experimental al efectuar múltiples mediciones u observaciones en cada genotipo hace que la distribución del error tenga menor variancia y que el error promedio tienda a cero. Tal caso equivale a decir que la medida de P tenderá a acercarse cada vez más a G, o que:

$$\varepsilon (P) = G$$

Al modelo genético básico de P puede incorporársele un término adicional que responde a las diferencias genéticas de comportamiento de los individuos cuando se exponen a distintas condiciones ambientales. Este término se denomina interacción genotipo x ambiente (GxE) (Figura 3.3.7). En tal caso la expresión correspondiente es:

$$P=G+E+GxE$$

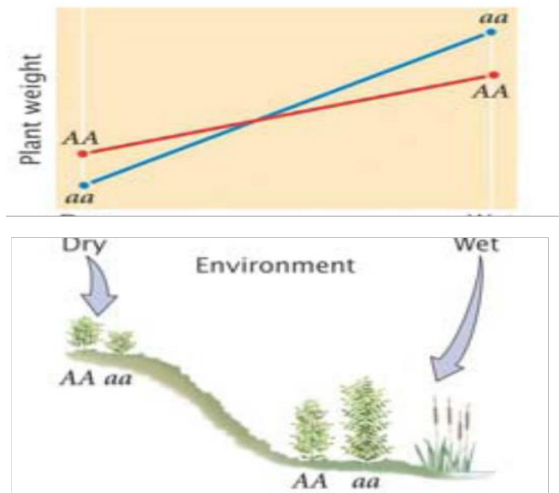


Figura 3.3.7. Efecto del ambiente en la expresión del genotipo.

La Genética Cuantitativa se interesa por conocer de qué manera estos efectos inciden sobre los parámetros (media, variancia) de una población genética.

Los avances en biología molecular permiten desafiar los supuestos de los modelos en los que se fundamenta la Genética Cuantitativa, pero no en el sentido de reemplazarlos, sino por el contrario analizar su eficiencia y robustez en un entorno que permite enriquecerlos. Walsh (2002) denomina enfoque clásico de la Genética Cuantitativa al presentado, el cual resultó exitoso, especialmente en sus aplicaciones en el mejoramiento animal o vegetal, y designa como enfoque neoclásico a aquel que incorpora al modelo clásico un componente de efectos fijos atribuibles a la asociación entre marcadores moleculares y loci de caracteres cuantitativos (QTLs).

De modo tal, en el modelo neoclásico el comportamiento observado (P) de un genotipo (G) puede explicarse de la siguiente manera:

$$P = G_m + G + E + IGE$$

donde G_m indica el componente del valor genotípico atribuible a los efectos de los QTLs asociados a marcadores moleculares conocidos. El valor práctico del enfoque neoclásico está directamente relacionado con que el componente de la variancia fenotípica que depende de G_m sea relativamente más importante que la suma de los restantes términos del modelo, de naturaleza aleatoria.

Heredabilidad

Knight (1948) definió a la heredabilidad como la fracción de la variancia observable que se relaciona con la herencia. El término tiene dos acepciones: en sentido amplio y en sentido estricto.

La heredabilidad en sentido amplio ($0 \leq H^2 \leq 1$) tiene en cuenta toda la variación causada por los distintos tipos de acción génica en relación con la suma de la variabilidad genotípica y la variabilidad causada por el ambiente.

$$H = \sigma_G^2 / [\sigma_G^2 + \sigma_E^2] = (\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2) / (\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2)$$

La heredabilidad en sentido estricto ($0 \leq h^2 \leq 1$) solo considera la proporción de la variancia genotípica fijable (aditiva) respecto de la variancia observable o fenotípica. La heredabilidad en sentido estricto expresa en qué proporción las diferencias observables (fenotípicas) entre los individuos de una generación puede transmitirse a la siguiente y es por lo tanto la que ofrece mayor valor práctico en programas de selección. La heredabilidad en sentido estricto es siempre menor que la heredabilidad en sentido amplio ($h^2 \leq H^2$).

<p>Heredabilidad en sentido amplio</p> <p>$H^2 = \text{Var}(g) / \text{Var}(p) = \sigma_g^2 / \sigma_p^2$ $0 \leq H^2 \leq 1$</p> <p>Heredabilidad en sentido restringido</p> <p>x: efecto medio del genotipo a: efecto aditivo de los alelos que forman el genotipo d: efecto no aditivo (o dominante) de los alelos que forman el genotipo</p> <p>$g = a + d$</p> <p>$h^2 = \text{Var}(a) / \text{Var}(p) = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$ $0 \leq h^2 \leq 1$ $h^2 \leq H^2$</p>

Recordemos que en organismos diploides y aloploides solo la acción génica aditiva es transmisible entre generaciones puesto que durante el proceso de gametogénesis las interacciones intraalélicas (dominancia) e interalélicas (epistasia) se suprimen por el efecto de la reducción a la condición haploide o se rompen parcialmente por la recombinación genética, respectivamente. Los efectos de dominancia y epistasia solo son parcialmente transmisibles en la medida que los individuos de la siguiente generación recreen las interacciones intraalélicas (porque ofrecen alguna ventaja en la selección de la población original) y que el ligamiento entre loci cercanos que llevan combinaciones alélicas favorables sea suficiente para prevenir la ocurrencia de recombinación genética.

En mejoramiento genético la heredabilidad no solo puede expresarse sobre la base de individuos (animales, plantas), sino también sobre la base de familias.

En el caso de que la unidad de referencia sean plantas individuales de la población de referencia (es decir, que consideramos la variabilidad fenotípica entre plantas sin tener en cuenta las estructuras familiares) la heredabilidad en sentido estricto será:

$$h^2 = \sigma_A^2 / [(\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2) + \sigma_E^2],$$

donde σ_E^2 es la suma de la variancia ambiental y la de interacción genotipo x ambiente, es decir:

$$h^2 = \sigma_A^2 / [(\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2) + (\sigma_{G \times E}^2 + \sigma^2)]$$

Esta expresión, en la práctica resulta imposible de estimar con precisión ya que como la unidad de referencia son plantas individuales, no hay posibilidad de evaluarlas en diferentes ambientes (lo que impide estimar $\sigma_{G \times E}^2$) ni en más de una parcela (lo que impide estimar σ^2).

En el caso de una especie de multiplicación agámica, si efectuéramos una multiplicación clonal de los individuos podrían evaluarse en experimentos con r repeticiones en un único ambiente, conceptualmente la heredabilidad en sentido amplio (H) podría estimarse como:

$$H = \sigma_G^2 / [(\sigma_G^2) + (\sigma_{G \times E}^2 + \sigma^2/b)]$$

Pero desde el punto de vista práctico, al evaluar en único ambiente, no es posible estimar $\sigma_{G \times E}^2$, término que resultará confundido con la estimación de σ_G^2 . En estas condiciones solo será posible obtener estimaciones sesgadas de σ_G^2 que terminarán sobreestimando la verdadera heredabilidad por cuanto $V_G / (V_G + V_e/r)$, donde V_G estima $\sigma_G^2 + \sigma_{G \times E}^2$.

La sobreestimación de la heredabilidad resulta del sesgo en el numerador de la expresión.

Cuando se evalúan ciertos tipos de familias, y si realizáramos el experimento con r repeticiones en a ambientes, la heredabilidad en el sentido estricto sobre la base de medias familiares sería:

$$\sigma_A^2 / [(\sigma_G^2) + (\sigma_{G \times E}^2/a + \sigma^2/ar)]$$

y la estimación:

$V_A / (V_G + V_{G \times E}/a + V_e/ar)$, donde V_A estima σ_A^2 , V_G a σ_G^2 y $V_{G \times E}$ a $\sigma_{G \times E}^2$. Nótese que en este caso V_G y $V_{G \times E}$ son estimadores insesgados de σ_G^2 y de $\sigma_{G \times E}^2$, respectivamente y que a medida que aumenta la magnitud de la evaluación de los genotipos en términos de número de ambientes y de número de repeticiones, se incrementa la estimación de la heredabilidad en sentido estricto.

Si bien ciertos caracteres tienden a poseer heredabilidades que podrían catalogarse como bajas, moderadas o altas, estos parámetros responderán también a las características de determinada población de referencia (frecuencias génicas, y por lo tanto variancias aditivas, de dominancia y de epistasis). Otro factor que incide sobre la heredabilidad, es si la unidad de referencia es media de familias o son valores fenotípicos de plantas individuales. Consecuentemente la heredabilidad no es una constante biológica, sino que depende de la población de referencia y de las características experimentales y modalidades de evaluación (Eyhérabide, 2022).

Selección

La selección es un proceso sistemático que implica la existencia de una tasa de reproducción diferencial entre los individuos de una población que conduce a la modificación de sus frecuencias génicas. Esta tasa de reproducción diferencial puede obedecer a causas naturales o resultar de una decisión deliberada del fitomejorador en función de la constitución genética presunta de los individuos que selecciona de la población. En el primer caso es una selección natural y en el segundo una selección artificial.

La tasa de reproducción diferencial entre individuos significa que la cantidad de descendientes con los que contribuyen esos individuos al *pool* genético de la siguiente generación es diferente. La selección natural puede ocurrir tanto en la etapa gametofítica (n) como en la esporofítica de los individuos ($2n$). En el primer caso la selección natural opera sobre las diferencias de fertilidad entre individuos. Puede suceder que se den situaciones de incompatibilidad gametofítica, impedimentos a la fertilización, o variabilidad en la aptitud de supervivencia de las gametas. Una vez generadas las cigotas o individuos que compondrán la generación siguiente, pueden darse diferencias de viabilidad entre ellas y en consecuencia ciertos esporofitos tendrán mayor probabilidad que otros de prosperar en su hábitat y llegar a la etapa reproductiva, generar gametas y dejar descendencia.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético, se verá en este documento fundamentalmente a la selección artificial, si bien es cierto que la selección natural puede afectar la respuesta a la primera y su existencia no puede descartarse por completo.

Tipos de selección

Dependiendo de la ubicación de los individuos seleccionados en la curva de distribución de frecuencias fenotípicas de la población pueden distinguirse tres tipos de selección. En la direccional, los individuos seleccionados se encuentran ubicados en una de las dos colas de la distribución. En la estabilizante, los individuos seleccionados son una fracción de los que se ubican a uno y otro lado de la media poblacional; y en la selección disruptiva, los individuos seleccionados se ubican en ambos extremos o colas de la distribución (Figura 3.3.8)

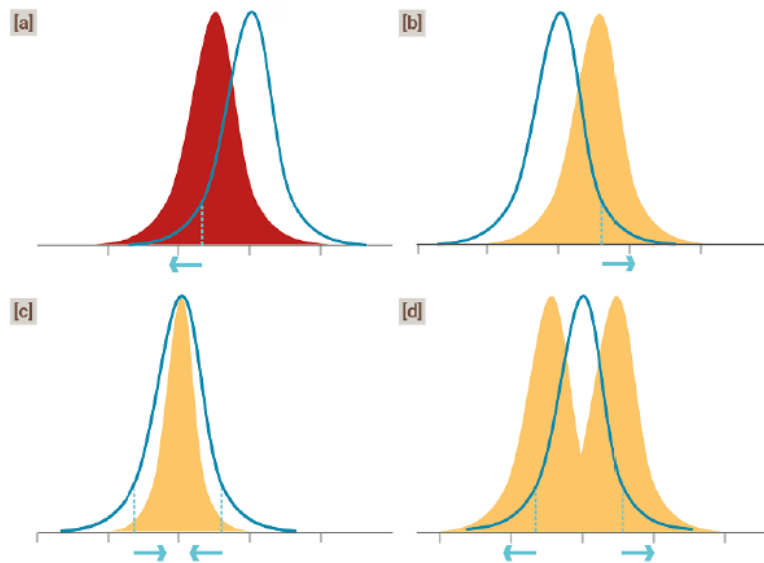


Figura 3.3.8. Tipos de selección. [a] Direccional en sentido negativo; [b] Direccional en sentido positivo, [c] estabilizante y [d] disruptiva. Las áreas coloreadas representan la distribución fenotípica esperable de la población luego de un número de ciclos de selección en la dirección indicada por las flechas (Eyhérabide, 2022).

Selección artificial

La selección artificial es la elección deliberada de un grupo de individuos para formar la generación siguiente. Generalmente se aplica en la etapa esporofítica. Es de práctica habitual que el fitomejorador defina un valor umbral para el carácter bajo selección y decida que ninguno de los individuos cuyos valores de mejora estimados sean inferiores a ese umbral contribuya con descendientes a la próxima generación. A este tipo de selección se lo denomina selección por truncamiento. Todos los individuos con estimaciones de valores de mejora ubicados por encima o por debajo (según la dirección de la selección) del punto de truncamiento serán los seleccionados y los únicos que contribuirán con sus genes a la siguiente generación en proporciones equivalentes unos de otros. Por lo que, para determinar la heredabilidad de un carácter seleccionados, se debe relacionar entre la respuesta a la selección y el diferencial de selección (Figura 3.3.9).

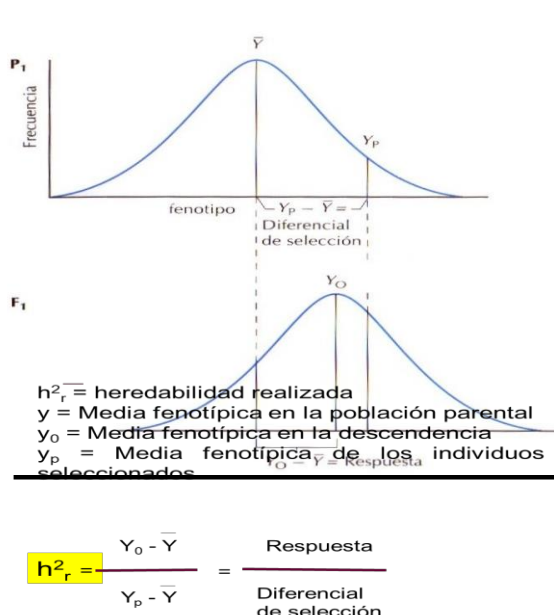


Figura 3.3.9. Respuesta a la selección artificial.

A menos que actúe la selección natural, las frecuencias génicas de los individuos seleccionados son las que determinarán las frecuencias génicas en la siguiente generación, es decir, en la población mejorada. La contribución gamética de individuos no seleccionados a la siguiente generación será nula en la medida que el control parental sea estricto.

Avance genético (AG)

También denominada ganancia genética o respuesta a la selección, está determinada por la siguiente relación:

$$AG = k * h^2 * \sigma_p$$

Donde: k: Factor que depende de la Intensidad o presión de selección (se obtiene de tablas), la h^2 : Heredabilidad del carácter seleccionado y σ_p : desviación estándar del carácter seleccionado.

De acuerdo con esta expresión el AG es directamente proporcional al valor de la heredabilidad en sentido restringido. Por esta razón, caracteres con baja heredabilidad como el rendimiento en grano de los cereales, expresan tasas bajas de respuestas a la selección, mientras que otros, con mayor heredabilidad, resultan más favorecidos por la selección.

El coeficiente k , que es el diferencial de selección estandarizado, adquiere un significado práctico, ya que toma en cuenta la unidad con la cual se calcula la σ_p^2 . De esta manera, la unidad de referencia puede ser el valor genotípico de la planta individual o la media fenotípica de un grupo de individuos, contenidos en una parcela experimental repetida en uno o más de ambientes de prueba. En el primer caso, se considera a la planta individual, y en el segundo caso será la media de una familia, o línea autofecundada (Molina-Galán, 1992).

3.4. Genética de poblaciones

Resumen

La genética de poblaciones estudia cómo varía un carácter a lo largo del tiempo y del espacio en un grupo de individuos. Para lograr este objetivo, se monitorea la estructura genética de una población en diferentes generaciones. La estructura genética está determinada por las frecuencias alélicas y las frecuencias genotípicas de la población para el carácter en estudio. La forma de determinar estos parámetros depende de la interacción alélica que se presenta en el gen en cuestión, fundamentalmente si es de dominancia-recesividad o no. La base teórica de la genética de poblaciones viene dada por el principio de equilibrio de Hardy-Weinberg, que establece que en cualquier población en panmixia, en ausencia de mutación, migración, selección y deriva génica, las frecuencias alélicas y genotípicas permanecen iguales generación tras generación. De este principio se desprende que la estructura genética de un gen determinado en una población puede cambiar sólo si actúa sobre él uno de los procesos indicados. En caso de que esto ocurra, las frecuencias alélicas y por tanto las frecuencias genotípicas se alteran. En relación a la panmixia, si no se produce panmixia (como en plantas autopolinizadas), las frecuencias genotípicas se verán alteradas pero las frecuencias alélicas se mantendrán constantes, algo similar ocurre cuando animales estrechamente emparentados se aparean, provocando lo que se denomina endogamia. La endogamia se mide por un coeficiente de endogamia y por un coeficiente de coancestría; este último puede utilizarse para planificar los apareamientos en cualquier rebaño.

Palabras clave: Mutación, migración, deriva genética, selección, Hardy-Weinberg.

Introducción

El término población se refiere a la totalidad de un conjunto o grupo de individuos. En el caso de poblaciones genéticas nos referimos al conjunto o grupo completo de individuos que comparten un mismo acervo o pool génico, por cuanto se reproducen entre sí, comparten un nicho ecológico en un espacio geográfico y tiempo determinados y que logran continuidad de generación en generación (Molina-Galán, 1998; Eyhérbide, 2022).

En la naturaleza tanto las poblaciones vegetales como los animales son de tamaño finito, pero ese tamaño puede ser lo suficientemente elevado como para que resulte impracticable estudiarlas a partir de la totalidad de los individuos que la componen. Por ello la descripción, la caracterización y la evaluación de las poblaciones se realizan sobre muestras poblacionales.

Estas son subconjuntos (muestras) de individuos de la población a partir de las cuales se hacen inferencias sobre las propiedades de la población completa. Para hacerlo

correctamente, las muestras deben ser representativas de la población. Para asegurar tal representatividad los individuos que la componen deben estar en número suficiente para dar cuenta de la variabilidad de la población y debieron haber sido escogidos aleatoriamente. Las poblaciones se describen empleando parámetros estadísticos de posición y de dispersión, fundamentalmente, la media y variancia paramétricas para uno o más caracteres. En este último caso también resulta pertinente determinar la existencia y magnitud de la asociación entre los caracteres (correlación).

Equilibrio de Hardy-Weinberg

Para cada carácter, las poblaciones genéticas tienen frecuencias génicas o alélicas en cada loci que les resultan características en el tiempo, siempre que a través de las sucesivas generaciones no operen procesos que puedan afectarlas (Figura 3.4.1). Esos procesos se denominan sistemáticos, como la migración, mutación y selección y procesos dispersivos aleatorios como la deriva genética.

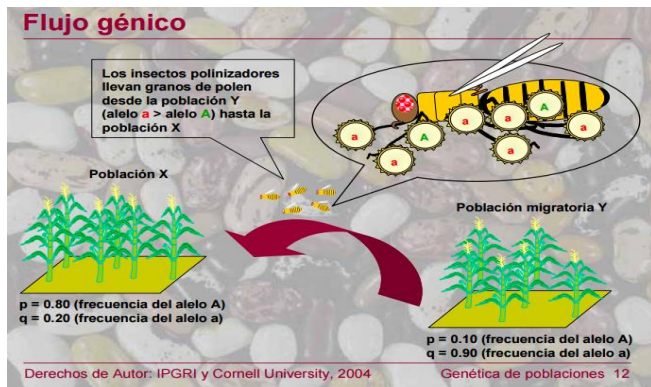


Figura 3.4.1. Flujo génico de alelos (IPGRI y Cornell University, 2004)

En ausencia de estos procesos sistemáticos y dispersivos, las frecuencias génicas en una población se mantienen en equilibrio, es decir sin cambio entre generaciones sucesivas y las frecuencias genotípicas (Figura 3.4.2), a su vez, quedan determinadas por las frecuencias génicas (Figura 3.4.3), lo que indica que es una población en equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) (Hardy, 1908; Weinberg, 1908). Por una parte, cuanto menor sea la frecuencia del alelo favorable, mayor será la proporción de ellos que se encuentran en los genotipos heterocigotas. Por otra parte, la mayor proporción de individuos de la población serán heterocigotas cuando las frecuencias génicas sean $p=q=0,5$.

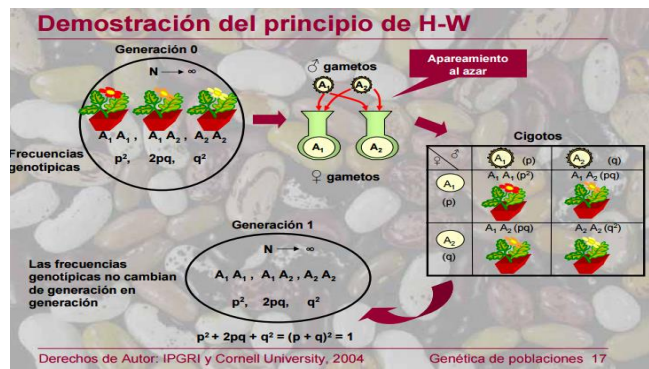


Figura 3.4.2. Principio del equilibrio de HW (IPGRI y Cornell University, 2004)

Estas frecuencias genotípicas en el equilibrio corresponden al desarrollo del cuadrado del binomio de las frecuencias génicas $(p + q)^2$. En el caso de un locus con alelos múltiples, las frecuencias genotípicas en el equilibrio de HW pueden calcularse a partir del cuadrado de un trinomio si existen tres alelos posibles, o del cuadrado de un polinomio de orden

n , siendo n el número de alelos presentes en la población en dicho locus. Por ejemplo, en el caso de cuatro alelos por locus con frecuencias génicas p, q, r, s , las frecuencias genotípicas en el equilibrio serán:

$$(p + q + r + s)^2 = (p + q + r + s)(p + q + r + s) = p^2 + 2pq + 2pr + 2ps + q^2 + 2qr + 2qs + r^2 + 2rs + s^2$$

Una expresión general y equivalente para el caso de alelos múltiples es (Wricke y Weber, 1986):

$$\left(\sum_{i=1}^n p_i G_i \right)^2$$

en la que n es el número de alelos que varía de 1 a n , y p_i es la frecuencia del alelo G_i .

Por ejemplo, si se analizan tres poblaciones en equilibrio de HW (Tabla 3.4.1), se observa que el equilibrio de los alelos se alcanza en la primera generación (G_1), siempre y cuando no exista migración, mutación, selección y deriva genética.

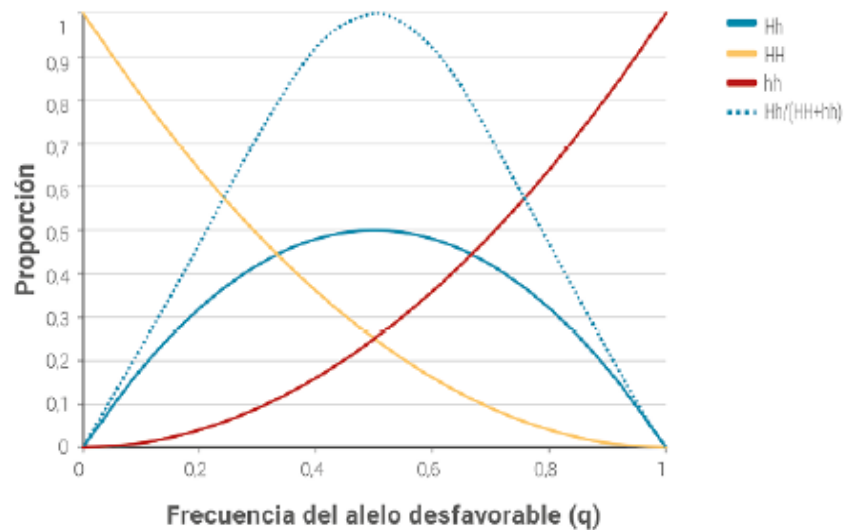


Figura 3.4.3. Proporción de individuos homocigotas para el alelo favorable (HH), para el desfavorable (hh), de individuos heterocigotas (Hh) y proporción de heterocigotas a homocigotas $[Hh / (HH+hh)]$ en función de la frecuencia del alelo desfavorable (q). y [d] disruptiva. Las áreas coloreadas representan la distribución fenotípica esperable de la población luego de un número de ciclos de selección en la dirección indicada por las flechas (Eyhérbide, 2022).

Tabla 3.4.1. Equilibrio de Hardy-Weinberg en dos alelos en tres poblaciones.

Población	Genotipos de G ₀			G ₀		Genotipos de G ₁			G ₁	
	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	p	q	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	p	q
1	0,60	0,20	0,20	0,70	0,30	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30
2	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30
3	0,4	0,60	0,00	0,70	0,30	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30

Para calcular los valores de la tabla se debe calcular frecuencias génicas (alélicas) y las frecuencias genotípicas.

Frecuencia génica (alélica): se emplea para representar la frecuencia de un alelo en particular en la población (Tabla 3.4.2).

Genes	A	a	Genotipos	AA	Aa	aa
Frecuencias génicas	p	q	Frecuencias genotípicas	P	H	Q
$p + q = 1$			$P + H + Q = 1$			

Frecuencia genotípica: la cual se refiere a la frecuencia de aparición de combinaciones particulares de alelos (Tabla 3.4.2).

Tabla 3.4.2. Frecuencias génicas y genotípicas.

Para determinar la frecuencia del alelo **A**: $p(A) = p^2 + \frac{1}{2}(2pq)$

Para determinar la frecuencia del alelo **a**: $q(a) = q^2 + \frac{1}{2}(2pq)$

Conociendo el valor de p podemos calcular q: $q = 1 - p$, $p = 1 - q$

Conociendo la frecuencia genotípica podemos determinar la frecuencia génica de los alelos:

Frecuencia del alelo **A**: $p(A) = P + \frac{1}{2}H$

Frecuencia del alelo **a**: $q(a) = Q + \frac{1}{2}H$

Considerando los descrito, podemos determinar las frecuencias genotípicas en la progenie:

	A (p)	a (q)
A (p)	AA (p ²)	Aa (pq)
a (q)	Aa (pq)	aa (q ²)

Si consideramos las frecuencias alélicas del alelo A1 y A2 podemos determinar las frecuencias génicas y genotípicas de los alelos en una población.

Genotipos	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	Total
Frecuencia genotípica (esperada)	p ²	2pq	q ²	1
Número de individuos	n ₁₁ = 40	n ₁₂ = 20	n ₂₂ = 140	n = 200
Frecuencia genotípica (observada)	P ₁₁ = n ₁₁ /n = 0.20	P ₁₂ = n ₁₂ /n = 0.10	P ₂₂ = n ₂₂ /n = 0.70	1

$$p = (2n_{11}/2n) + (n_{12}/2n) = P_{11} + \frac{1}{2} P_{12} = 0.20 + \frac{1}{2} (0.10) = 0.25$$

$$q = (2n_{22}/2n) + (n_{12}/2n) = P_{22} + \frac{1}{2} P_{12} = 0.70 + \frac{1}{2} (0.10) = 0.75$$

Marcadores moleculares

Meuwissen *et al.* (2001) propusieron un análisis de regresión de los valores fenotípicos en función de los marcadores moleculares presentes en un individuo, de acuerdo a la siguiente expresión (De los Campos *et al.*, 2013):

$$Y_i = f(x_{i1} + x_{i2} + x_{i3} + \dots x_{in}) + \epsilon_i$$

donde

Y_i es la predicción del valor de mejora del i -ésimo individuo estimado a partir de la sumatoria de los efectos de los marcadores moleculares,

(x_{i1} , x_{i2} , x_{i3} , ..., x_{in}) son las estimaciones de los efectos de cada uno de los n marcadores moleculares del individuo i -ésimo, y ϵ_i es la suma del residual no explicado por el modelo de regresión y el error experimental.

Se asume que el número n de marcadores es suficientemente elevado (se emplea una alta densidad de marcadores) y que por lo tanto la fase en la que ocurre el ligamiento entre marcadores o entre bloques de marcadores (haplotipos) y polimorfismos son consistentes a través de familias (Heffner *et al.*, 2009).

En el modelo estándar o infinitesimal la estimación del valor de mejora de una progenie se basa en el pedigrí de cada progenie y la matriz de covariancia entre parientes es la matriz de covariancia esperada (por cuanto no tiene en cuenta qué ocurre con la segregación mendeliana). En el modelo de estimación del valor de mejora basado en marcadores moleculares, la matriz de covariancia entre parientes no es la matriz esperada, sino la realizada debido a que precisamente tiene en cuenta la segregación mendeliana.

Desde este punto de vista, sería factible obtener estimaciones del valor de mejora más precisos o cercanos al verdadero valor de mejora según el modelo basado en

marcadores moleculares que empleando estimadores o predictores de medias familiares (Figura 3.4.3).

El modelo genético que expresa el valor genotípico (G) a partir de los efectos de los marcadores moleculares es el siguiente:

$$G = Q + R$$

Donde:

Q es la matriz de los efectos genéticos correlacionados con los marcadores moleculares a causa del desequilibrio de ligamiento y R es la matriz de efectos genéticos aditivos que son independientes de los marcadores o que se deben a marcadores en desequilibrio de ligamiento incompleto (Dekkers, 2007).

Consecuentemente los valores fenotípicos serán:

$$P = G + E = (Q + R) + E$$

siendo E la matriz de efectos ambientales aleatorios.

Toda vez que pretendamos estimar el valor aditivo asociado a los marcadores (Q), debemos considerar que existirá un error de predicción (e).

Definiremos entonces al *valor de mejora genómico verdadero* de un individuo como (Dekkers, 2007):

$$Q = Q^* + e$$

donde Q* es el estimador del valor de mejora genómico (EVMG).

Este resulta de las estimaciones de los efectos de los marcadores alélicos provenientes del padre y de la madre de cada individuo que compone la población, sumado a través de los p marcadores considerados:

$$Q^* = \sum p [(mg^*) + (pg^*)]$$

Siendo:

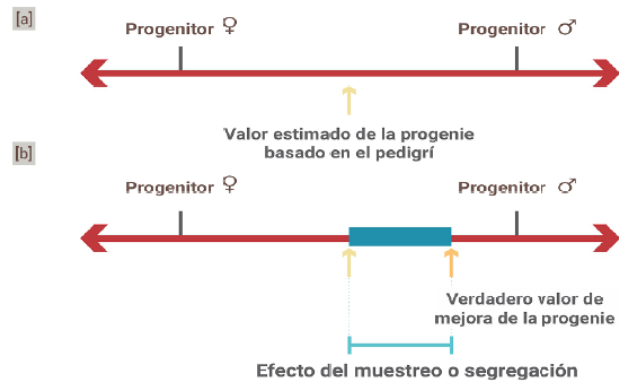


Figura 3.4.3. Representación del valor de mejora estimado de un individuo a partir de sus progenitores [a] y del efecto (Eyhérabide, 2022).

m_g^* la estimación de los efectos de los marcadores alélicos del individuo recibidos de su madre y p_g^* la estimación de los efectos de los marcadores alélicos del individuo recibidos de su padre.

Volviendo al modelo sencillo, $P = G + E$, al emplear marcadores moleculares tendremos que:

$$P = G + E = (Q + R) + E = Q^* + e + R + E$$

El verdadero valor de mejora genómico (VVMG) será la sumatoria del EVMG, los errores de predicción de los efectos de los marcadores y los efectos no considerados por los marcadores moleculares:

$$VVMG = Q^* + e + R$$

Al fitomejorador le interesará conocer en qué medida el estimador del valor de mejora genómico (Q^*) es un buen estimador del verdadero valor de mejora genómico ($Q^* + e + R$) y por supuesto del verdadero valor de mejora del individuo (VVM).

Si hubiera una alta proporción de los efectos genéticos que no pueden ser captados por los marcadores, ya sea porque su número es limitado o hay falta de desequilibrio de ligamiento entre ellos y cada región del genoma que controla el carácter (QTL), R hará una contribución importante al valor genotípico (G). Si además existieran grandes errores de estimación (e) asociados a la estimación del valor de mejora genómico, esta se alejará del verdadero valor de mejora genómico (VVMG).

Dada una población podemos estimar la variancia genética explicada por el j-ésimo marcador (V_{qj}) de acuerdo a la siguiente expresión:

$$V_{qj} = r_j^2 V_{Gj}$$

donde

V_{Gj} es la contribución a la variancia genética total del j-ésimo QTL y r_j^2 mide el desequilibrio de ligamiento entre el j-ésimo marcador y j-ésimo QTL.

Cuanto mayor sea el desequilibrio de ligamiento (mayor frecuencia de ocurrencia simultánea de marcador y de (QTL), mayor será la variancia genética explicada por el marcador.

Si se dispone de n marcadores, la variancia genética o aditiva total será la sumatoria de las contribuciones de los n marcadores individuales ($n=1 \dots j$), de tal modo que:

$$V_{qj} = r_j^2 V_{Gj}$$

$$Q^2 = \sum_1^j V_{qj} = \sum_1^j (r_j^2 V_{Gj})$$

Cuanto mayor sea el desequilibrio de ligamiento, mayor el número de marcadores y mayor la variancia genética aportada individualmente por cada marcador, tanto mayor será la proporción de la variancia genética o aditiva explicada por los marcadores.

En sentido práctico, para calcular las frecuencias alélicas por la aplicación de marcadores moleculares, se debe considerar tres aspectos:

1. Cálculo de la frecuencia alélica con un marcador molecular codominante.
2. Cálculo de la frecuencia alélica con un marcador molecular dominante.
3. Cálculo de la frecuencia alélica con un marcador codominante que posee alelos múltiples.

Para el primer caso al usar un marcador molecular codominante, se pueden detectar a través de los fragmentos de ADN los alelos homocigotos dominantes (A_1A_1), los alelos heterocigóticos (A_1A_2) y los alelos homocigostos recesivos (A_2A_2) (Figura 3.4.4).

Los fragmentos observados pueden ser traducidos mediante un código binario de ausencia/presencia, con valores “0” y “1” respectivamente (Figura 3.4.4.).

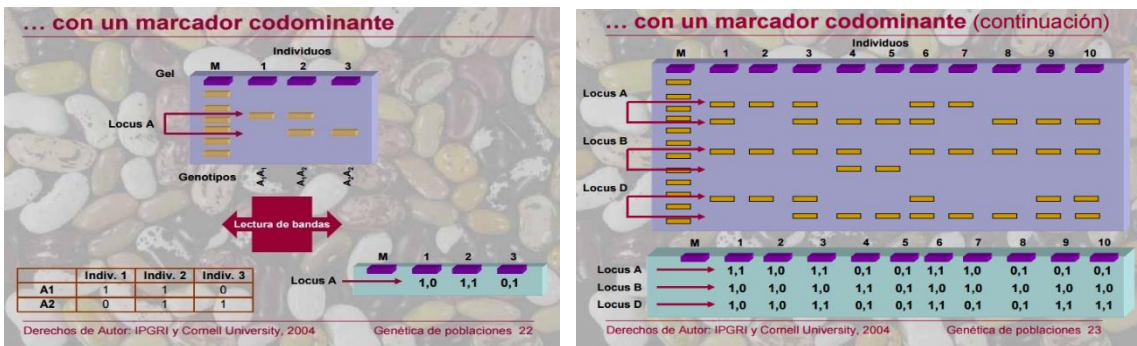


Figura 3.4.4. Marcadores moleculares codominantes que detectan secuencia de ADN dominantes (A_1A_1), heterocigotos (A_1A_2) y homocigotos recesivos (A_2A_2) (IPGRI, Universidad de Cornell, 2004)

A partir de las frecuencias observadas, es posible calcular las frecuencia genotípicas y génicas de los alelos (Tabla 3.4.3).

Locus	Análisis de datos					Frec. alélica	
	Genotipos	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	Total	p	q
A	Frec. genotípica (esp.)	p ²	2pq	q ²	1	p	q
	Número de indiv.	2	3	5	10		
	Frec. genotípica (obs.)	P ₁₁ = 0.2	P ₁₂ = 0.3	P ₂₂ = 0.5	1		
	Genotipos	B ₁ B ₁	B ₁ B ₂	B ₂ B ₂	Total	p	q
Frec. genotípica (esp.)	p ²	2pq	q ²	1			
Número de indiv.	8	1	1	10			
Frec. genotípica (obs.)	P ₁₁ = 0.8	P ₁₂ = 0.1	P ₂₂ = 0.1	1	0.85		
D	Genotipos	D ₁ D ₁	D ₁ D ₂	D ₂ D ₂	Total	p	q
	Frec. genotípica (esp.)	p ²	2pq	q ²	1		
	Número de indiv.	2	4	4	10		
	Frec. genotípica (obs.)	P ₁₁ = 0.2	P ₁₂ = 0.4	P ₂₂ = 0.4	1		

Tabla 3.4.3. Frecuencias genotípicas y génicas de los alelos calculadas a partir de los marcadores codominantes.

También se puede calcular las frecuencias alélicas y genotípicas de marcadores dominantes, en el cual los alelos heterocigotos no se pueden detectar, porque se enmascara en el alelo dominante (Figura 3.4.5).

Fenotipos	A ₋		aa	Total
Genotipos	AA	Aa	aa	
Frecuencias fenotípicas (esperadas)	p ² + 2pq		q ²	1
Número de individuos	n ₁ = 84		n ₂ = 16	n = 100
Frecuencias fenotípicas (observadas)	P ₁ = n ₁ /n = 0.84		P ₂ = n ₂ /n = 0.16	1

$$q = \sqrt{(n_2/n)} = \sqrt{(P_2)} = \sqrt{(0.16)} = 0.4$$

$$p = (1 - q) = 0.6$$

Este cálculo está sesgado porque no considera los alelos recesivos presentes en los homocigotos.

Locus	Análisis de datos				Frec. alélica	
	Genotipos	A ₁ _	A ₂ A ₂	Total	p	q
A	Frecuencia genotípica (esp.)	p ² + 2pq	q ²	1	p	q
	Número de individuos	8	2	10		
	Frecuencia genotípica (obs.)	P ₁ = 0.8	P ₂ = 0.2	1		
	Genotipos	B ₁ _	B ₂ B ₂	Total	p	q
Frecuencia genotípica (esp.)	p ² + 2pq	q ²	1			
Número de individuos	3	7	10			
Frecuencia genotípica (obs.)	P ₁ = 0.3	P ₂ = 0.7	1	0.16		
D	Genotipos	D ₁ _	D ₂ D ₂	Total	p	q
	Frecuencia genotípica (esp.)	p ² + 2pq	q ²	1		
	Número de individuos	8	2	10		
	Frecuencia genotípica (obs.)	P ₁ = 0.8	P ₂ = 0.2	1		

No podemos distinguir los heterocigotos, pero sí podemos estimar el número esperado de heterocigotos en una población. Por ejemplo, si el tamaño de la muestra = 1000, entonces:
 Para el locus A, el número esperado de heterocigotos = 2pqN = 2(0.55)(0.45)(1000) = 495
 Para el locus B, el número esperado de heterocigotos = 2pqN = 2(0.16)(0.84)(1000) = 269
 y así sucesivamente...

heterocigotos (Aa) y recesivos (aa) (IPGRI, Universidad de Cornell, 2004)

Tabla 3.4.4. Frecuencias genotípicas y génicas de los alelos calculadas a partir del uso de marcadores dominantes.

PROBLEMAS RESUELTOS DE GENETICA CUANTITATIVA

3.4.1. Cerca del 70% de los norteamericanos pueden detectar el sabor del químico feniltiocarbamato. La capacidad para detectar el sabor de este químico está determinada por el alelo dominante T , y la incapacidad está determinada por el alelo recesivo t . Si suponemos que la población está en equilibrio de Hardy-Weinberg, a) ¿cuáles serán las frecuencias genotípicas y alélicas en esta población? b) ¿Es probable el apareamiento aleatorio en la población norteamericana?

Respuesta

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

$$q = \sqrt{0.30} = 0.55$$

Porque $p + q = 1$, podemos escribir $p = 1 - q = 1 - 0.55 = 0.45$

Frecuencia alélica: $p = 0.45$, $q = 0.55$

Frecuencias genotípicas:

$$p^2 = (0.45)^2 = 0.20 \quad (TT)$$

$$2pq = 2 \times 0.45 \times 0.55 = 0.50 \quad (Tt)$$

$$q^2 = 0.30 \quad (tt)$$

b) ¿Es probable el apareamiento aleatorio en la población Norteamericana?

Poco probable. Mayor apareamiento entre grupos étnicos. Esto lo podemos llamar apareamiento ordenado

3.4.2. Después de una catástrofe, una población se reduce a solo 100 individuos. Para cierto marcador genético las frecuencias genotípicas son:

20 AA , 20 Aa y 60 aa . Calcule la composición genotípica de la siguiente generación después de apareamiento aleatorio.

- Si la población consiste de 10 AA , 40 Aa y 50 aa , calcule otra vez la composición de la siguiente generación después de apareamiento aleatorio.

Respuesta:

	AA	Aa	Aa	Total	p	q
P1	20	20	60	100		
	0,20	0,20	0,60	1,00	0,30	0,70
P2	10	40	50	100		
	0,10	0,40	0,50	1,00	0,30	0,70

En ambos casos la $p = 0.3$. Entonces, después de una generación de apareamiento aleatorio la composición será en ambos casos:

$$p^2 = (0,30)^2 \text{ AA} = 0.09$$

$$2pq = 2 (0,30) (0,70) = \text{Aa} = 0.42$$

$$q^2 = (0,7)^2 \text{ aa} = 0.49$$

3.4.3. Una población de maíz (sin mejoramiento) consiste después de selección de 40 % AA, 40 % Aa y 20% aa. ¿Cuál es la frecuencia genotípica en la siguiente generación, si el 10% se autopoliniza y en el 90% ocurre apareamiento aleatorio?

Respuesta:

$$p = 0.40 + 0.20 = 0.60$$

$$q = 0.20 + 0.20 = 0.40$$

Próxima generación

	AA	Aa	aa
Apareamiento aleatorio: 0.90 x	(0.36	0.48	0.16) =
	0.324 AA	+ 0.432 Aa	+ 0.144 aa

Autofecundación: $0.10 \times [0.40 \times \text{AA} + 0.40 (0.25 \text{ AA} + 0.5 \text{ Aa} + 0.25 \text{ aa}) + 0.20 \text{ aa}] =$
 $0.10 \times [0.5 \text{ AA} + 0.2 \text{ Aa} + 0.3 \text{ aa}] = \mathbf{0.05 \text{ AA} + 0.02 \text{ Aa} + 0.03 \text{ aa}}$

Total: **0.374 AA + 0.452 Aa + 0.174 aa**

3.4.4. Un mejorador siembra un cultivar de cebada de semilla negra en su campo. La cebada es una especie autógama. La siguiente generación encuentra cerca de 0.5% de plantas de semilla blanca en el campo sembrado con semilla negra. ¿Esto se puede deber a una mutación? ¿Qué otras explicaciones se le pueden dar a este hecho?

Respuestas:

La mutación es muy improbable: ocurre en muy baja frecuencia como para explicar este 0.5% de plantas fuera de tipo.

Es más probable que:

- Mezcla de semilla (migración) de otro cultivar de semilla blanca
- Polinización cruzada (= migración de polen de una población de semilla blanca) en una generación anterior, seguido de autofecundación.

- Mezcla de plantas (en el año anterior fue sembrado un cultivar de semillas blancas y en el siguiente año crecieron plantas voluntarias).
- 3.4.5. En una población de arroz silvestre (autógama) se encontró que el 30% de las plantas son completamente resistentes a un patógeno, las otras plantas son susceptibles. Tratamos de encontrar un marcador que sea ligado a la resistencia en ese cultivo. Encontramos una situación similar en girasol Silvestre (alógama), y tratamos de encontrar un marcador ligado a la resistencia en ese cultivo.
- a) ¿En cuál de los dos tipos de especies de plantas es más probable que encontremos una asociación entre un marcador y el gene de resistencia? ¿Por qué?
 - b) Si encontramos un marcador en el girasol que está asociado con el gen de resistencia R, ¿qué podemos suponer sobre la distancia entre el marcador y el locus para resistencia?

Respuestas:

En la población silvestre de arroz: hay mucho menos ciclos de apareamiento aleatorio; por lo tanto, poca oportunidad de encontrar doble heterocigocidad y recombinación. En el girasol, en cada generación resulta otra vez en nuevos dobles recombinantes.

En girasol, los marcadores que están asociados con el locus para resistencia están probablemente a muy corta distancia del locus.

Bibliografía

- Alberts, B., & Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. (2004), Walter P. *Biología molecular de la célula*, 4ª ed. Barcelona: Omega, 192-234.
- Allard, R. W. (2000). Principios de la mejora genética de las plantas cultivadas. Ed. Omega, Barcelona, 498 p.
- Bashaw, E.C., & Highight, K.W. (1990). Gens transfer in apomictic Buffel grass, though fertilization of an reduced egg. *Crop Serie* 30:571-575.
- Cubero, J. (2005). Introducción al mejoramiento genético vegetal. Mundiprensa, Madrid, 365 p.
- De Los Campos, G., Hickey, J.M., Pong-Wong, R., Daetwyler, H.D., & Calus, M.P.L. (2013). Whole-genome regression and prediction methods applied to plant and animal breeding. *Genetics*, 193, 327-345.
- Dekkers, J.C.M., & Van Arendonk, J.A.M. (1998). Optimizing selection for quantitative traits with information on an identified locus in outbred populations. *Genetical Research*, 71, 257-275.
- East, E.M. (1910). A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. *Am. Nat.*, 44, 65-82.
- Emerson, R.A. (1910). The inheritance of sizes and shapes in plants. A preliminary note. *Am. Nat.*, 44, 739-746.
- Eyhéabide, G.H. (2022). Genética cuantitativa para mejoradores de plantas. INTA, Buenos Aires, Argentina. 481 p.
https://repositoriosdigitales.mincyt.gob.ar/vufind/Record/INTADig_e9e3d5c0c98b5b2f5ee45ed32267f111
- Falconer, D.S. (1981). Introducción a la Genética Cuantitativa. 2nd Ed. Longman Inc. New York., 430 p.
- Ferguson L.R., & Ford J.H. (1997). Overlap between mutagens and teratogens. *Mutat Res.*, 396:1-8.
- Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 52, 399-433.
- García-Velázquez, A. (1990). Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal. 3ª. ed., Universidad Autónoma Chapingo, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, México. 144 p.
- Gonick, L., & Wheelis M. (1991). The cartoon guide to GENETICS. Harper Collins Publishers. 215 p.
<https://drive.google.com/drive/folders/1kqhGU7I6yuXUoxDNeRzGusfZgWGJdsGC>

- Griffiths, A., Miller, J., Suzuki, D., Lewontin, R., & Gelbart, W. (2002). *Genética*, 7ª ed. Madrid: McGraw-Hill, 250-320.
- Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, 28, 49-50.
- Heffener, E.L., Sorrells, M.E. & Jannink, J.L. (2009). Genomic selection for crop improvement. *Crop Sci.*, 49, 1-12.
- Hiorth, G.E. (1985). *Genética Cuantitativa*. Volumen I. Fundamentos biológicos, Volumen II Selección, F.C.A., U.N.C.
- Kight, R.L. (1948). *Dictionary of Genetics, including terms used in cytology, animal breeding and evolution*. Waltham Mass. Chronica Botannica Co., EE. UU. p. 183.
- Laurentin Táriba, H.E. (2023). *Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management*. Springer, Barquisimeto, Venezuela. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>
- Levitus, G., Echenique, V., Rubinstein, C., Hopp, E., & Mroginski, L. (2004) *Biología y mejoramiento genético II*. ARGENBIO, Buenos Aires, Argentina. 643 p. <http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/BiotecnologiaYMejoramientovegetalII.pdf>
- Lewin, B. (2000). *Genes VI*. Nueva York: Oxford University Press, 490-590.
- Lewin, B. (2007). *Genes IX*. Sudbury, MA: Jones & Bartlett Publishers, 545-572.
- Lozano, J., Galindo, J., García-Barrón, J., Martínez-Liate, J., Peñafiel, R., & Solano, F. (2005). *Bioquímica y biología molecular para ciencias de la salud*. McGRAW-HILL – Interamericana S.A.U., Madrid, España. <https://www.um.es/lafem/DivulgacionCientifica/Libros/BioquimicaYBiologiaMolecularParaCienciasDeLaSalud.pdf>
- Marioth, J. A. (1986). *Fundamentos de genética biométrica. Aplicaciones al mejoramiento genético vegetal*. OEA, Monografía N° 32, 152 p.
- Mariotti, J. A. (1994). *La interacción genotipo ambiente, su significado e importancia en el mejoramiento genético y en la evaluación de cultivares*. INTA-CRTS, Serie monográfica N° 1, 38 p.
- Meuwissen, T.H.E., Hayes, B.J., & Goddard, M.E. (2001). Prediction of total genetic value using genomewide marker maps. *Genetics*, 157, 1819-1829.
- Molina-Galán, J. (1992). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa*. AGT Editor S.A., México D.F., México. 349 p.
- Muñoz de Malajovich, M. (2012). *Biología*. Universidad Nacional de Quilmes, Argentina. <http://www.unq.edu.ar/advf/documentos/512250b060def.pdf>

- Nilsson-Ehle, N.H. (1909). Kreuzungsuntersuchungen an hafer und weizen. *Lunds Univiversitets Arskriftt Atd.* 2,5(2): 1-122.
- Reyes Matamoros, J.M. (2001). Diccionario de Biología. 2ed. Universidad Autónoma de Puebla, México. [https://www.academia.edu/20124085/Diccionario de biologia](https://www.academia.edu/20124085/Diccionario_de_biologia)
- Salazar Montes AM, Sandoval Rodríguez AS, Armendáriz Borunda JS (Eds) (2013) Biología molecular: Fundamentos y aplicaciones en las ciencias de la salud. McGraw-Hill Interamericana, México D.F., México. 305 p.. [https://www.academia.edu/38954208/Biolog%C3%ADa_Molecular - Adriana Mar%C3%ADa_Salazar_Montes_1ra](https://www.academia.edu/38954208/Biolog%C3%ADa_Molecular_-_Adriana_Mar%C3%ADa_Salazar_Montes_1ra)
- Shull, G.H. (1908). The composition of a field of maize. *Am. Breeders' Magazine*, 4, 296-301
- Stanfield WD (1993) Genética. Mac Graw Hill, México D.F., México. 574 p. https://www.academia.edu/36488064/Teoria_y_problemas_de_genetica_Schaum
- Stell, R. G. D, & Torrie, J.H. (1985). Bio-Estadística: Principios y Procedimientos. 2nd Edición. Mc Graw Hill, 622 p.
- Strickberger M. W. (1988). Genética. Trad. del Inglés por José Luis Ménsua. OMEGA, Barcelona, España. 869 p.
- Walsh, B. (2002). Quantitative genetics, genomics, and the future of plant breeding. *Quantitative genetics, genomics and plant breeding*. CABI Publishing. <https://pdfs.semanticscholar>.
- Watson, J., Baker, T., Bell, S., Gann, A., Levine, M., & Losick R. (2006). *Biología molecular del gen*, 5ª ed. Madrid: Médica Panamericana, 422-513.
- Weinberg, W. (1908). Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreshefte des vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 64, 368-382.

Unidad temática IV

Herramientas biotecnológicas y sus aplicaciones en mejora genética

Resumen

Se relata brevemente la historia de la biotecnología en general y del cultivo *in vitro* en particular, y se analiza el tema desde un punto de vista práctico, profundizando acerca del uso de las nuevas herramientas de biotecnología, para la micropropagación y el cultivo *in vitro* de plantas. Asimismo, se analiza las posibilidades de aplicar estas tecnologías en los diversos campos de la producción agrícola, la conservación de los recursos filogenéticos, y en los programas de mejora genética de plantas, con el propósito de acelerar procesos y garantizar materiales y semillas de alta calidad genético – sanitarias.

Palabras clave: Cultivos *in vitro*, haploides, morfogénesis, organogénesis, totipotencia.

4.1. Cultivo *in vitro* de células y tejidos vegetales

Introducción

El cultivo de tejidos vegetales se ha utilizado ampliamente en todos los ámbitos de la agricultura ya que es una herramienta biotecnológica que se utiliza con varios fines, en particular como herramienta de apoyo al mejoramiento genético. La micropropagación masiva, la eliminación de virus, la obtención de doble haploides, la conservación a largo plazo del acervo genético, el rescate de embriones y la obtención de transgénicos, son algunas de las aplicaciones del cultivo de tejido vegetal [Instituto para la innovación tecnológica en la agricultura (INTAGRI), 2024].

Un poco de historia

Los orígenes del cultivo de tejidos *in vitro*, se remontan a principios del siglo XX, cuando Gottlieb Haberlandt en 1902, determina las sustancias de crecimiento al intentar cultivar células aisladas de plantas, postulando así el principio de la **totipotencia vegetal**, que se refiere a la capacidad de una célula vegetal de formar una planta completa bajo ciertas condiciones químicas y físicas a partir de cualquier parte aislada de la planta, misma que es la base teórica sobre la que se sustentan todas las técnicas de cultivo *in vitro* actuales (Aguirre et al., 2018).

En 1930: Se desarrolla la asepsia, el crecimiento ilimitado de las células, y la formación de callos (Thorpe, 2007).

De 1940 – 1970: Se descubrieron los reguladores de crecimiento, los medios de cultivo, el ápice meristemático, las células en suspensión, la embriogénesis somática, el uso de los protoplastos en regeneración de plantas (Thorpe, 2007).

De 1970 – 1980: Se incursionó en la manipulación genética de híbridos somáticos, y plantas transgénicas (Thorpe, 2007).

De 1980 – hoy: Fueron desarrollados protocolos de cultivo de tejidos, con regeneración de plantas para la mayoría de las especies (Thorpe, 2007).

A partir de los avances alcanzados en la regeneración de plantas *in vitro* se ha desarrollado toda una industria de micro propagación que se inició en Europa y Estados Unidos, y que se encuentra ampliamente extendida en el resto del mundo, incluyendo países en desarrollo de América Latina, Asia y África (Pérez et al., 1998). En la actualidad, el uso de técnicas como el sistema de inmersión temporal (SIT) desarrollado en Francia y en Cuba y utilizado en diversos países, ha permitido elevar las tasas de multiplicación de manera significativa, misma que se incrementa aún más si es suplementada con el uso de diferentes inhibidores de la síntesis de las giberelinas. El cultivo *in vitro* es un método considerado rutinario en la propagación vegetativa, el cual permite la disponibilidad de un gran número de plantas en tiempos relativamente

reducidos. Este proceso ha salido de la investigación y permite trabajar apoyando el progresivo desarrollo del productor. Por este método cualquier planta iniciada a partir de un tejido puede ser cultivada, si se ha desarrollado la fórmula correcta y los procesos para su cultivo (Kyte, 1987; Aguirre et al., 2018).

Aspectos generales del cultivo *in vitro*

El cultivo *in vitro* consiste en tomar una porción de una planta (ej. el ápice, una hoja o segmento de ella, segmento de tallo, meristemo, embrión, nudo, semilla, antera, etc.) (Figura 4.1) y colocarla en un medio nutritivo estéril (usualmente gelificado, semisólido) donde se regenerará una o muchas plantas. Durante las últimas décadas, la técnica del cultivo “*in vitro*” ha ganado especial interés para el establecimiento de diversas plantas para la producción de compuestos o la obtención de cultivos más sanos y con características genéticas específicas. El cultivo *in vitro* de vegetales se basa en el aislamiento de órganos, tejidos o células vegetales y en el ajuste de las condiciones necesarias para la obtención de respuestas fisiológicas o morfogénicas a partir de estos explantes (Höxtermann, 1997).

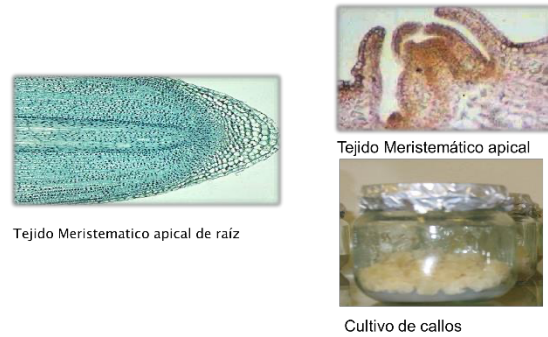


Figura 4.1. Tejidos meristemáticos y callos en plantas para cultivo *in vitro*.

El cultivo de células y tejidos *in vitro* (CCTV) involucra diferentes técnicas a partir de diferente material vegetal tales como cloroplastos, células, tejidos, órganos e incluso plantas completas (Figura 4.2).

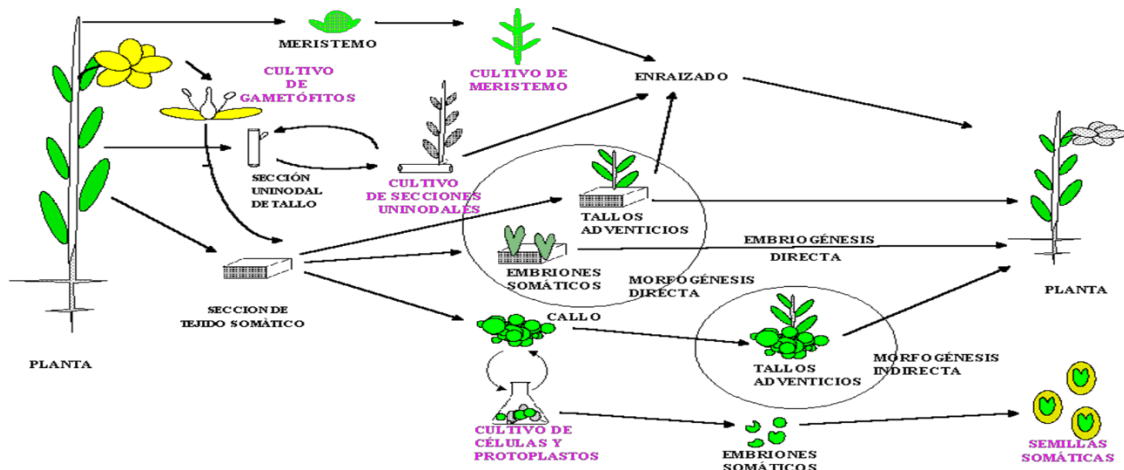


Figura 4.2. Partes de la planta que pueden multiplicarse asexualmente (Aguirre et al., 2010).

La totipotencia como se dijo anteriormente, es la capacidad de una célula de generar un individuo completamente idéntico a la célula madre, la cual tiene la misma información genética y la misma función (Kieran et al., 1997), es decir, indica que cualquier célula vegetal contiene una copia íntegra del material genético de la planta a la que pertenece sin importar su función o posición en ella, y por lo tanto tiene el potencial para regenerar una nueva planta completa (Feri y Paul, 2000).

El CCTV es una forma de reproducción asexual (Figura 4.2.), la cual se puede realizar gracias al mecanismo de división mitótica de las células vegetales. La división celular mitótica implica una replicación de los cromosomas de las células hijas, por lo que poseen un genotipo idéntico al de la célula madre. La potencialidad de una célula diferenciada para generar tejidos nuevos y eventualmente un organismo completo, disminuye con el grado de diferenciación alcanzado por esa célula, pero puede revertirse parcial o completamente según las condiciones de cultivo a las que se la someta. De este modo y desde la óptica de la conservación de especies vegetales la aparición de la variación espontánea no controlada y al azar durante el proceso del cultivo *in vitro* se convierte en un fenómeno inesperado y no deseado en la mayoría de los casos. Contrariamente a estos efectos, su utilidad en la mejora de los cultivos mediante la creación de nuevas variantes también ha sido bien documentada (Bouharmont, 1994; Predieri, 2001).

Condiciones para el cultivo *in vitro*

El cultivo se incuba bajo condiciones de luz, temperatura y humedad controladas, que junto con las fisicoquímicas y nutricionales conducen el desarrollo del explante hacia la formación de una masa celular amorfa denominada callo, o hacia la diferenciación en un tejido organizado que producirá órganos o embriones (Figura 4.1.). Los callos obtenidos mediante este procedimiento pueden subcultivarse para su mantenimiento y propagación o inducir su diferenciación para formar órganos (organogénesis), embriones (embriogénesis) o pasarse a un medio de cultivo líquido para obtener células y pequeños agregados en suspensión.

Los factores que se deben tener presentes para obtener una respuesta adecuada del explante incluyen:

- Posición de la planta donadora
- Edad ontogenética (juvenilidad/madurez) de la planta
- Estado fisiológico de la misma.

Se deberá considerar la especie con la que se está trabajando y los objetivos que se buscan.

La reproducción asexual de plantas por cultivo de tejidos es posible gracias a que, en general, las células de un individuo vegetal poseen la capacidad necesaria para permitir el crecimiento y el desarrollo de un nuevo individuo, sin que medie ningún tipo de fusión de células sexuales o gametos. Así, las células vegetales crecidas en condiciones asépticas sobre medios de cultivo adicionados con hormonas vegetales, pueden dividirse dando dos tipos de respuesta:

Organogénesis/embriogénesis directa. Una respuesta morfo-genética por la cual se forman directamente órganos (organogénesis) o embriones (embriones somáticos) (Figura 4.3.).

Organogénesis/embriogénesis indirecta. Una desdiferenciación celular acompañada de crecimiento

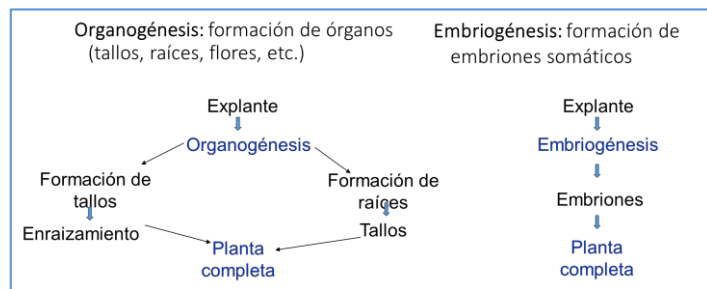


Figura 4.3. Organogénesis/Embriogénesis directa e indirecta

tumoral, que da lugar a una masa de células indiferenciadas denominada callo, la cual bajo las condiciones adecuadas es capaz de generar órganos o embriones somáticos (llamados así porque son estructuras similares a un embrión pero que no se originaron por unión de gametos) (Figura 4.3.).

La formulación del medio cambia según se quiera obtener un tejido desdiferenciado (callo), yemas y raíces, u obtener embriones somáticos para producir semillas artificiales (Figura 4.4.). El éxito en la propagación de una planta dependerá de lograr la expresión de la potencialidad celular total, es decir, que algunas células recuperen su condición meristemática. Para lograrlo, debe inducirse primero la desdiferenciación y luego la rediferenciación celular (Figura 4.5.). Un proceso de este carácter sucede durante la formación de las raíces adventicias en el enraizamiento de estacas, la formación de yemas adventicias. Entre los factores más importantes a tener en cuenta para lograr la respuesta morfogénica deseada, es la composición del medio de cultivo.

En todo intento de propagación vegetal, ya sea *in vitro* o *in vivo*, el carácter del proceso de diferenciación depende del genoma de la especie, y está regulado por el balance hormonal propio y por el estado fisiológico del órgano, tejido o célula puesta en cultivo. Sin embargo, también se sabe que ese balance puede ser modificado por el agregado de compuestos que imiten la acción de las hormonas vegetales. Esos compuestos, denominados reguladores del crecimiento, son los que se emplean en los medios de cultivo para conseguir la micropropagación de una planta.

Las principales aplicaciones de la técnica de cultivo de células, tejidos y órganos vegetales son en los campos de micropropagación, obtención de plantas libres de patógenos, preservación de germoplasma, mejoramiento genético, biosíntesis de metabolitos e investigación básica en áreas como la genética, fisiología y bioquímica (Fowler 1987, Carpita y McCann, 2000). La clonación debe utilizarse para evitar el empobrecimiento genético de las especies, teniendo el cuidado de introducir nuevos clones, cultivares e híbridos de manera permanente.

Ventajas del cultivo de tejidos

- Producción de gran número de plantas.

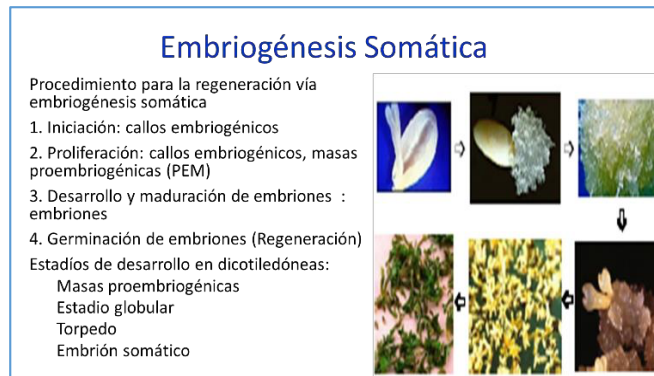


Figura 4.4. Embriogénesis somática.



Figura 4.5. Protocolo de una hibridación somática (Cevallos, 2023).

- Obtención de plantas en cualquier época del año
- Almacenamiento de plantas en poco espacio
- Producción de plantas libres de contaminación, enfermedades y plagas
- Herramienta para el fitomejoramiento: plantas mejoradas
- Propagación de especies de difícil propagación por otros métodos, o en vías de extinción
- Clonación de individuos "élite", son desempeño agronómico destacado
- Obtención de plantas libres de virus
- Producción de semillas sintéticas
- Conservación de germoplasma: material de un conjunto de individuos que representa la variabilidad genética de una población vegetal
- Obtención de metabolitos secundarios
- Producción de nuevos híbridos
- Mejora genética de plantas
- Germinación de semillas
- Producción de haploides y dobles haploides
- Estudios fisiológicos diversos.

Limitantes

- Estabilidad genética débil (algunos sistemas de propagación *in vitro*)
- Dificultades en la aclimatación de las plántulas
- Poca respuesta inicial de algunas especies y genotipos
- Alto costo de establecimiento de un laboratorio
- Alto costo de los reactivos
- Necesidad de mano de obra especializada
- Alta dependencia de energía eléctrica

Organización de un laboratorio de biotecnología

La decisión de establecer un laboratorio de cultivo de tejidos debe responder a los propósitos del mismo, ya sea para la academia, la investigación y/o la vinculación; requiere además de un análisis crítico previo acerca de las necesidades, objetivos, proyecciones, talentos humanos y capacidades financieras, dentro de un contexto integral enfocado hacia el desarrollo de la investigación como base para la producción agrícola. Las limitadas capacidades financieras de nuestros centros universitarios deben ser optimizadas adecuadamente, sin necesidad de construir complejos laboratorios muy ambiciosos cuyo uso es mínimo, ni tampoco estableciendo laboratorios exageradamente simples sin proyección alguna (Aguirre *et al.*, 2018).

Biondi & Thorpe (1981), Merino (1987), Pierik (1987), Boccon (1989) y Roca & Mroginsky (1991), indican que la organización de un laboratorio debe ser de acuerdo a la secuencia de las fases del cultivo *in vitro* y a la facilidad en el manejo de los cultivos en



Figura 4.7. Sala de conferencias.

cuestión a la asepsia. Mayor información sobre la organización de un laboratorio lo encuentran en Aguirre *et al.* (2018).

Antesala y oficinas

Parte principal de entrada a un laboratorio donde se encuentran percheros y gabinetes para guardar ropa de calle. En esta área el personal debe cambiar su ropa de calle por guardapolvos y zapatos de uso exclusivo en laboratorio. En laboratorios de académicos es importante que esta área cuente con casilleros individuales para que los estudiantes guarden su ropa de laboratorio y utensilios más importantes como pinzas, escalpelos, marcadores, cuadernos de notas y otros. En laboratorios de mayor magnitud esta área consiste en toda una infraestructura que contempla duchas y áreas de aseo para el personal.

Área de esterilización y lavado

Puede estar constituida por dos áreas conectadas entre si, o por un sólo ambiente (Figura 4.8.). En esta área se lleva a cabo el lavado de todo el equipo de vidrio y el acondicionamiento del material vegetal previo al establecimiento *in vitro*. El área de lavado requiere poseer una instalación eléctrica de 220V con varias tomas; el equipo



Figura 4.8. Área de esterilización y lavado.

con corriente a 110V, debido a su voltaje diferente debe ser visiblemente identificado. El lavadero debe ser lo necesariamente grande; con agua caliente y fría y con sus respectivos escurrideros; requiere contar con una fuente de agua destilada para el enjuague correspondiente del material lavado. Para garantizar la provisión constante de agua de alta calidad, es imprescindible tener un destilador, en lo posible con condensador de vidrio y un desionizador de agua colocado entre el destilador y el lavadero. Esta área debe disponer de gabinetes para el material de vidrio; de preferencia con puertas, para evitar que se llenen de polvo y un espacio para almacenar agua destilada en botellas de plástico; también debe contar con recipientes para residuos adecuados para el material orgánico, inorgánico, de plástico y de vidrio que se deseché. En el área de esterilización se ubica la autoclave para esterilizar tanto el medio de cultivo como el material y los tubos y frascos con material contaminado. Además, debe incluir un espacio para las estufas u otro equipo de esterilización con calor seco (Aguirre *et al.*, 2018).

Área de preparación de medios

Esta área se utiliza principalmente para preparar los medios de cultivo que serán utilizados en las diferentes fases de desarrollo de los cultivos. Esta área debe contar con recipientes con agua destilada y desionizada y debe tener varias tomas de electricidad para el equipo existente (balanzas, pHmetro, refrigeradores, agitadores, horno microondas y otros) (Figura 4.9.).



Figura 4.9. Horno del laboratorio.

El equipamiento mínimo consta de: el área de preparación de medios, que debe contar con mesas de trabajo separadas, adecuadas para la preparación, ubicar las balanzas analítica y de precisión, para el medidor de pH, los platos con agitación, y otros elementos. También debe incluir vitrinas, estanterías y espacio para los refrigeradores y el horno microondas. Además, debe tener estantes destinados para almacenar materiales de vidrio o de plástico y para almacenar los reactivos químicos que puedan ser conservados a temperatura ambiente (Aguirre et al., 2018).

Área de transferencia

En esta área del laboratorio se realiza el trabajo de introducción o establecimiento a condiciones *in vitro*, escisión o aislamiento, inoculación y transferencia de los explantes a cámara de crecimiento los medios de cultivo. Esta área debe estar lo suficientemente aislada para evitar fuentes de contaminación externas, debe contar con varias tomas de electricidad (220V) para el equipo existente.



El equipamiento mínimo consta de: cámaras de flujo laminar horizontal o vertical de aire filtrado bajo presión, estereoscopios para la escisión de meristemas, equipos para el filtrado de medios de cultivo, gabinetes para guardar desinfectantes, alcohol, medios de cultivo e instrumentos estériles (Figura 4.10.). El personal debe trabajar en este ambiente aséptico con mucha pulcritud, utilizando barbijos y gorras (Roca & Mroginski, 1991). Asimismo, el sistema de apertura de puertas, debe contar con gomas sellantes para evitar corrientes de aire (Aguirre et al., 2018).

Los principios de trabajo de una cabina de flujo laminar, son bastante simples: un extractor de aire atrae el aire de la habitación a la unidad, a través de un filtro que elimina las partículas en suspensión más grandes; el aire pasa a través de una cámara de presión, en la que acumula suficiente presión para que sea expedido a la velocidad deseada. Ese aire pasa a través de un filtro HEPA, que no permite pasar partículas mayores a 0,2 micras y Área de aclimatación proporciona corrientes paralelas constantes en la zona de trabajo, [Fundación para el desarrollo de la Esterilización en la Argentina (FUDESA), 1999], brindando de

esa manera un área libre de potenciales contaminantes. La cámara, puede disponer de elementos accesorios como: fuente de luz, lámpara de esterilización U.V., contador de horas de funcionamiento, indicador de presión interior y otros.

Su función es la de mantener un área libre de partículas, especialmente de posibles contaminantes como bacterias, levaduras y hongos que puedan acceder al cultivo. Las cabinas de flujo laminar deben ubicarse en un lugar alejado de puertas y con un mínimo de corriente de aire con el fin de prolongar la vida útil de los filtros y de garantizar una mínima contaminación en el trabajo.



Figura 4.10. Equipo mínimo en el área de transferencia

Área de crecimiento

El área de crecimiento o incubación de los explantes *in vitro* debe contar con un buen control de temperatura de acuerdo al tipo de plantas, sean éstas de clima templado o tropical, de iluminación variable según las necesidades y con un fotoperíodo controlado. Estas condiciones se logran incorporando sistemas de aire acondicionado en las cámaras de crecimiento, una buena y uniforme circulación de aire en el interior, dotados de un buen sistema de alarma para interrumpir la iluminación en caso de no funcionar el aire acondicionado (Mroginski y Roca, 2004).

Los estantes en la cámara de crecimiento pueden ser de dimensiones variables, ancho entre 0,30 m y no mayores a 1,00 m; largo de acuerdo a las dimensiones del ambiente, con una altura total de 1,80 a 2,20 m; la distancia entre estantes es de 0,20 a 0,50 m de acuerdo a la ubicación de las fuentes de luz (Figura 4.11.)



Figura 4.11. Estanteria del área de crecimiento

Áreas de observación y examen

Las áreas de observación están consideradas en función a la actividad que se realiza en el laboratorio (Roca & Mroginski, 1993). Generalmente los microscopios, estereoscopios, compuesto, invertido y otros, se localizan tanto en el área de crecimiento como en el de siembra, pero pueden estar en áreas separadas. El objetivo de esta área es realizar observaciones periódicas de los cultivos, tanto en medios semisólidos como en líquidos.



Figura 4.12. Área de observación y examen crecimiento.

Area de aclimatación

Son muy importantes las condiciones de los invernaderos a los cuales se van a transferir las plantas provenientes del laboratorio, pues si no existen las mínimas facilidades para aclimatar las plántulas, además de un buen manejo, éstas se pueden recontaminar, sufrir pérdidas por deshidratación, o daños por insectos, roedores y otros (Figura 4.13.). Lo adecuado e indispensable es contar



Figura 4.13. Area de aclimatación.

con un ambiente de ingreso previo al invernadero, un control de humedad adecuado, pisos de concreto, la estructura con mallas antiáfidos, sistema de nebulización, áreas de almacenamiento para los implementos del invernadero, mezclas de sustratos desinfectados, sistema de desinfección de sustratos.

Normas de bioseguridad

Los laboratorios son áreas físicas, expuestas a riesgos potenciales, que hacen necesario el cumplimiento de normas para ofrecer seguridad a su personal. El no contar con mínimas normas de seguridad puede ocasionar el deterioro de equipo e instrumental y, lo que es peor, puede poner en riesgo la salud o vida misma del operador (Funes *et al.*, 2005).

La seguridad en laboratorio depende de la protección cotidiana, uso eficiente de materiales, equipos y atención cuidadosa a los procedimientos y reglas al tratar con situaciones que son potencialmente arriesgadas. En todo caso, es esencial que el personal esté alerta a lo que sucede a su alrededor (Jona & Menine, 1987).

Se debe considerar en el laboratorio dos niveles de riesgo:

Nivel 1 de riesgo: Cuando el manejo del material y los procesos, no implica riesgo, o el riesgo es muy bajo para el funcionario del laboratorio.

Nivel 2 de riesgo: Cuando el manejo del material y los procesos, implica riesgo individual moderado y bajo riesgo para la comunidad y al medio ambiente

Códigos de procedimiento

Desde el punto de vista del material vegetal.

- Desinfecciones periódicas.

- El laboratorio debe estar limpio, organizado y libre de materiales que no son usados durante el trabajo.
- Lavado de las manos y utilización de vestimenta adecuada.
- Evitar la entrada de personal no autorizado.
- Restringir las visitas.
- Autoclavado de material y muestras contaminadas.
- El manipuleo de material proveniente de invernadero y/o campo, debe ser en ambientes específicos.

Desde el punto de vista del personal:

- Uso de lentes y lavado de manos
- No pipetear con la boca.
- No comer, beber, fumar y guardar alimentos en los ambientes del laboratorio.
- Las superficies de trabajo precisan ser limpiadas después de cualquier derramamiento sobre todo cuando se trata de productos tóxicos
- En la cámara de flujo laminar, uso de lentes y protectores para los oídos.
- Deberá seguir las normas de procedimiento, con relación al uso de los equipos.

Señalización

Tabla 4.1. Seguridad en base a colores para el laboratorio.

La señalización es uno de los aspectos más importantes. Como medida educacional aumenta la percepción del riesgo a la que están expuestos los profesionales, incluyendo las etiquetas de productos riesgosos (Camacho, 1997). Todas las áreas de laboratorio deben estar señalizadas para facilitar la orientación de los usuarios y advertir acerca de los riesgos existentes. Es importante, colocar en lugares visibles el croquis del laboratorio, mostrando claramente las salidas de emergencia.

Color	Significado	Uso
Rojo	Peligro	<ul style="list-style-type: none"> • Protección contra incendios • Combate de fuego • Luces de advertencia de peligro
Amarillo	Precaución	<ul style="list-style-type: none"> • Escaleras, Pasamanos, • Pisos en desnivel, Espejos
Anaranjado	Alerta	<ul style="list-style-type: none"> • Partes móviles peligrosas de máquinas y equipos
Azul	Cuidado	<ul style="list-style-type: none"> • Avisos de equipos fuera de servicio
Verde	Seguridad	<ul style="list-style-type: none"> • Ausencia de peligro cajas de equipos de seguridad • Cuadros y avisos de seguridad
Blanco	Corredores de circulación	<ul style="list-style-type: none"> • Franjas y señales de localización
Negro	Colectores de residuos	<ul style="list-style-type: none"> • Colectores de residuos para descarte o tratamiento
Lila	Radiación	<ul style="list-style-type: none"> • Zonas de exposición de radiaciones electromagnéticas penetrantes.

Los colores pueden ser utilizados como factores de seguridad (Matos, 1992), el color da un confort visual para la identificación, y es un complemento de medidas de higiene, advertencia de riesgos, delimita áreas, equipos e instalaciones (Tabla 4.1.).

Considerando los riesgos más frecuentes en el laboratorio, los símbolos pictográficos o señales más utilizadas en general sirven para representar: riesgos biológicos, riesgos químicos, protección de sustancias químicas o microorganismos peligrosos, prevención o prohibición, los cuales son esenciales para la seguridad del personal (Figura 4.14.).



Figura 4.14. Símbolos pictográficos de riesgo, de protección y de prohibición más utilizados en laboratorio (Aguirre et al., 2018).

Aplicaciones del cultivo *in vitro* en mejoramiento genético

Los métodos convencionales para el mejoramiento vegetal han sido practicados por cientos de años. El desarrollo de nuevos cultivares por los métodos tradicionales actuales comprende tres etapas fundamentales: a) generación de variabilidad genética, ya sea por medio de hibridaciones sexuales intra e interespecífica, por inducción de mutaciones, o por transformación genética; b) recuperación de progenies homocigotas a través de generaciones repetidas de autofecundación o retrocruzamiento, seleccionando a favor de los caracteres de interés; c) evaluación del comportamiento de los nuevos materiales en ensayos comparativos a campo. Estos pasos son básicos en un programa de mejora, pudiendo existir otras etapas en función del modo reproductivo de la especie (Levitus et al., 2004).

Actualmente se ha llegado a una etapa en donde estos métodos son insuficientes para hacer frente a las demandas mundiales de producción. A pesar de que cada año se liberan al mercado los cultivares, estas no persisten demasiado. Los objetivos de mejoramiento a largo plazo no podrán ser alcanzados a menos que se genere mucha variabilidad genética que pueda ser utilizada con estos fines y que existan métodos que acorten el tiempo necesario para la obtención de cultivares. El advenimiento de las técnicas biotecnológicas y los avances en biología molecular han permitido el desarrollo de nuevas herramientas de gran utilidad en el mejoramiento vegetal (Levitus et al., 2004), de los cuales describiremos algunas que han sido ampliamente utilizados con cierto éxito.

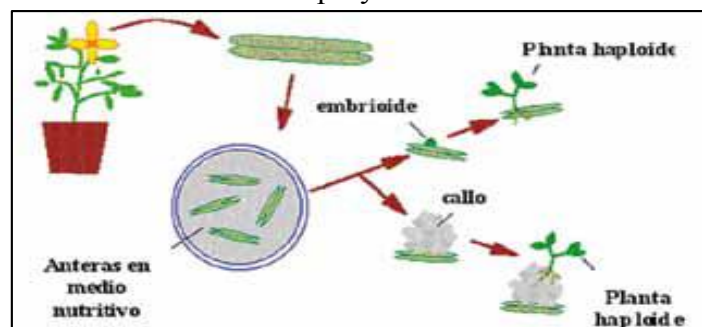
Obtención de plantas haploides

Para referirnos al término haploide es necesario conocer previamente el origen de esta palabra y definir algunos conceptos básicos sobre el tema. Si consideramos *haploide* al individuo que posee un solo juego de cromosomas de la especie, no estaríamos incluyendo en esta clasificación a aquellos individuos derivados de especies poliploides, cuya constitución genética es igual a la de los gametos normales de dicha especie (Levitus et al., 2004). Por ejemplo, un autopoliploide AAAA ($2n = 4x$) daría lugar a individuos “haploides” AA ($n = 2x$), que por tener dos juegos cromosómicos (AA) no podrían ser incluidos en la definición. Por lo tanto, una solución sería denominar como haploides a los individuos originados a partir de especies *diploides*, que posean un solo juego de cromosomas ($n = x$), llamando *polihaploides* a aquellos individuos con una composición cromosómica igual que la gamética normal de la especie, que tengan dos o más juegos cromosómicos ($n > x$). Otra posibilidad sería considerar el término *haploide* en un sentido más amplio, comprendiendo en éste a todos los individuos que posean una constitución cromosómica igual a la de los gametos normales de la especie ($n = 2n/2$). Llamariamos de esta manera *monoploides* y *polihaploides* a los individuos provenientes de plantas diploides ($2n = 2x$) y poliploides ($2n > 2x$) respectivamente. De aquí en adelante, a los fines prácticos y en concordancia con la segunda definición, nos referiremos al término *haploide* indistintamente del nivel de ploidía de la especie en cuestión, como a aquellos individuos que poseen la mitad del número cromosómico normal contenido en las células somáticas de la especie *haploides* en muestras grandes en número de individuos. Algunos de ellos son:

Morfología: las plantas haploides son, en general, más pequeñas que las diploides, tanto en sus partes vegetativas como florales. Esto se debe principalmente a la disminución en el tamaño de sus células.

Poliembrionía: la presencia de poliembrionía facilita la detección de embriones haploides. El porcentaje de embriones gemelos observados varía con la especie y el genotipo.

Genes marcadores: con este fin puede utilizarse cualquier par de alelos cuyos fenotipos dominante y recesivo sean fácilmente distinguibles. En la práctica, conviene utilizar marcadores que posean manifestaciones fenotípicas claras en semilla o en plántula y de esta manera hacer una selección más económica en tiempo y esfuerzo. Para identificar haploides en un cultivar que se supone homocigota, se realizan cruzamientos con otro cultivar que sea homocigota para el alelo alternativo. La mayor parte de la descendencia será heterocigota (diploide), con



fenotipo dominante. Los individuos que aparezcan con el fenotipo recesivo serían haploides, obtenidos por partenogénesis o androgénesis, según sea el fenotipo recesivo materno o paterno, respectivamente.

Por androgénesis *in-vitro* se ha detectado especial facilidad para regenerar haploides a partir de anteras aisladas o de granos de polen en la familia de las solanáceas (Figura 4.15.) se han encontrado resultados sorprendentes en numerosos géneros de las crucíferas, gramíneas y ranunculáceas, aunque resulta común observar diferencias significativas, incluso dentro de un mismo género (Figura 4.16.). No se ha logrado, sin embargo, el mismo éxito en especies arbóreas y arbustivas.

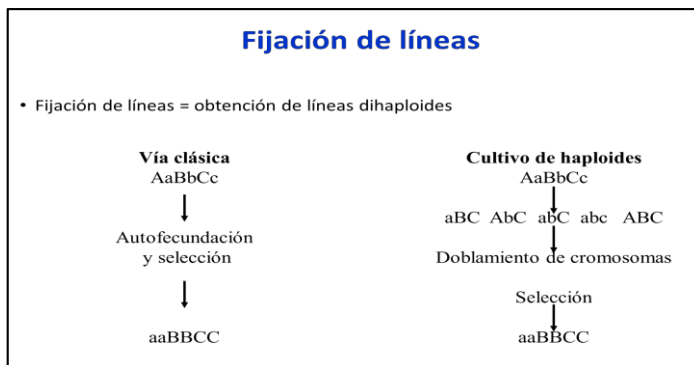


Figura 4.16. Fijación de líneas por método clásico y cultivo de haploides.

Importancia de los haploides y aplicaciones en el mejoramiento vegetal

La producción de haploides es una alternativa biotecnológica de gran importancia y ha resultado exitosa en varios cultivos, entre ellos cebada, arroz, maíz y trigo. Un sistema de producción de *dihaploides* (DH) debe cumplir con tres requisitos básicos para su utilización en programas de mejoramiento:

1. Debe producir líneas DH eficientemente a partir de todos los genotipos.
2. Los DH obtenidos deben ser normales y estables.
3. Éstos deberían representar una muestra al azar del conjunto de gametos parentales.

Entre las aplicaciones más importantes de los doblehaploides en el mejoramiento vegetal podemos citar:

Acortamiento de los programas de mejora: La biotecnología se presenta como una alternativa atractiva, no sólo para reducir el tiempo de obtención de los genotipos deseados, sino también para lograr una economía de mano de obra y espacio en el campo experimental.

Generación de poblaciones de mapeo: Para el mapeo genético de plantas, diversos tipos de poblaciones pueden ser utilizadas. La selección del tipo de población a usar se realiza en función de los objetivos de la investigación y del tiempo y recursos disponibles. Las poblaciones de mapeo con el mayor contenido de información son aquellas obtenidas a partir del cruzamiento entre dos individuos homocigotos contrastantes. En las plantas F1

obtenidas, el desequilibrio de ligamiento es máximo, y las poblaciones derivadas a partir de estas plantas F1 procuran explorar este desequilibrio.

Estudio de especies poliploides: La inducción de haploides en plantas poliploides facilita el trabajo de investigación y mejora, ya que permite manejar niveles de ploidía menores para los estudios de herencia y la combinación de caracteres de interés.

Fusión de protoplastos: Al fusionar dos protoplastos haploides se origina uno diploide que puede duplicarse y llevar a la obtención de un híbrido interespecífico o intergenérico, siendo esto una ventaja importante cuando se trabaja en hibridación somática.

Mutagenesis: si se aplica mutagénesis a un sistema de haploides, se obtienen mutantes sólidos, lográndose la homocigosis del mutado rápidamente luego de la duplicación con colchicina. Entre los agentes mutagénicos más frecuentemente utilizados se encuentra la N-metil-N-nitrosurea (20 mM), los rayos γ (0,5 krad) y el etil metil sulfonato.

Transformación genética: rige el mismo principio que para mutagénesis. La transformación de haploides permite la obtención del transgén en homocigosis luego de la duplicación con colchicina. Puede realizarse con PEG (polietilenglicol), microinyección o utilizando *Agrobacterium tumefaciens*.

Origen de los haploides

Ginogénesis. Desarrollo de un gameto femenino no fecundado (Figura 4.17.).

Androgénesis. desarrollo de un gameto masculino.

- **Cultivo de anteras.** se ha inducido haploidía en mono y dicotiledóneas, siendo más fácil en las últimas. Es una

técnica simple que, dependiendo del genotipo y de las condiciones de cultivo permite obtener elevados números de plantas en tiempos relativamente cortos. Ha sido más difícil en los cereales, no obstante, se obtuvieron haploides de arroz, trigo, cebada con diferentes grados de dificultad.

- **Cultivo de microsporas.** En 1974 Nitsch indujo la regeneración de plantas haploides de *Nicotiana tabacum* y *Datura innoxia* a partir de cultivos en suspensión de microsporas, previo choque térmico a baja temperatura de las flores. Este método tiene la ventaja de producir haploides masivamente (más de 7000 plantas por botón floral en tabaco), y de permitir la aplicación de diferentes tratamientos a las microsporas como transformación o mutagénesis para luego obtener plantas por embriogénesis partiendo de una única célula inicial. Para conseguir

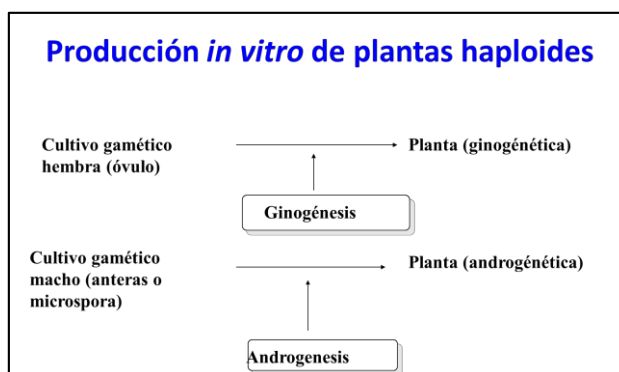


Figura 4.17. Producción in vitro de plantas haploides.

diferenciar plantas a partir de microsporas es necesario quebrar el mecanismo responsable de la asimetría en la primera mitosis del polen (Levitus et al., 2004).

Bibliografía

- Aguirre, G., Baudoin, J.P., & Leigue, L. (eds.). (2018). Aplicación del cultivo de tejidos en la multiplicación y conservación de los recursos fitogenéticos. 2da. edición, Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias Agrícolas, Pecuarias, Forestales y Veterinarias. Cochabamba, Bolivia. 248 p. <https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/212904/1/Aguirre%2C%20Baudoin%2C%20Leigue%20UMSS%202016.pdf>
- Akin-Idowu, P.E., Ibitoye, D.O., & Ademoyegun, O.T. (2009). Tissue culture as plant production technique for plant horticultural crop. *Afr. J. Biotechnol.*, 8(16): 3782-3788.
- Albarrán, J., Fuenmayor, F., & Fuchs, M. (2003). Propagación clonal rápida de variedades comerciales de yuca Mediante Técnicas Biotecnológicas. Ceniap. Venezuela.
- Bermejo, C.M.E. (2010). Cultivo *in vitro* de *Jatropha curcas* para la obtención de Curcina. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Biondi, S., & Thorpe, T. (1981). Requirements for a tissue culture facilities. In *Plant tissue culture: Methods and applications in agriculture*. California, USA Ed. Academic Press; Inc (London) Ltd., pp. 2-3.
- Boccon, G.J. (1989). La technologie de la culture *in vitro*. La culture *in vitro* et ses applications horticoles. Ed. H. Vidalie, 3 ed. Paris, Francia, Jb. Bailliee, pp. 31-46.
- Bouharmont, J. (1994). Application of somaclonal variation and *in vitro* selection to plant improvement. *Acta Hort.*, 355: 213-331.
- Camacho C. 1997. *Normas de Bioseguridad en Laboratorio y campo*. I Curso de Bioseguridad. Colegio de Ingenieros Agrónomos (CIAB). 1-3 sept. Cochabamba, Bolivia.
- Ferl, R., & Paul, A. L. (2000). Genome organization and expression. En: Buchanan B., Gruissem W., Jones R. (eds.) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. USA: *American Society of Plant Physiologists*, 312-357.
- Fowler, M. W. (1987). Products From Plant Cells. En: Bu'lock J., Kristiansen B. (Eds.) *Basic biotechnology*. Academic Press, M., London, England. pp. 525-544.
- FUDESA. (1999). "Fundación para el desarrollo de la Esterilización en la Argentina". http://www.drwebsa.com.ar/fudesa/info_10.htm
- Funes, F., Panozo, A., & Cardozo, T. (2005). Bioseguridad y Seguridad Química. Laboratorio. Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia, pp. 104.
- Gallino, J.P., Bentancor, M., Bonilla, J.B., Ceppa, J.M., Rogel, L., & Bonnacarrere, V. (2023). Cultivo de tejidos vegetales y sus aplicaciones en el mejoramiento de cultivos. *Revista INIA*, 75, 89-92.

<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17464/1/Revista-INIA-75-dic-2023-21.pdf>

- Höxtermann, E. (1997). Cellular “Elementary organisms” *in vitro*. *The Early Vision of Gottlieb Haberlandt and its Realization*, 100, 716-728.
- INTAGRI (2024). Cultivo in vitro de células y tejidos vegetales. <https://www.intagri.com/articulos/nutricion-vegetal/cultivo-in-vitro-de-celulas-y-tejidos-vegetal>
- Jona, R., & Menine, U.G. (1987). Tissue culture of selected tropical fruits. Italia, Roma. FAO. Plant production and protection paper, pp. 123.
- Kieran, P., MacLoughlin, P., & Malone, D. (1997). Plant cell suspension cultures: Some engineering considerations. *Journal of Biotechnology*, 59, 39-52.
- Kyte, L. (1987). Plants from test tubes: An introduction to micropropagation. Hong Kong, Lehmann, Timber Press, Inc., pp. 160.
- Laurentin Táriba, H.E. (2023). Agricultural Genetics: From the DNA Molecule to Population Management. Springer, Barquisimeto, Venezuela. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-37192-9>
- Levitus, G., Echenique, V., Rubinstein, C., Hopp, E., & Mroginski, L. (2004) Biotecnología y mejoramiento genético II. ARGENBIO, Buenos Aires, Argentina. 643 p. <http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/BiotecnologiayMejoramientovegetalII.pdf>
- Matos N.C.A. (1992). Riscos físicos em Microbiologia. Curso de aperfeiçoamento em Biossegurança. Bras., pp. 59.
- Merino, M.M. (1987). Consideraciones generales que deben tomarse en la plantación de un laboratorio de cultivo de tejidos vegetales *in* Daniel, Hurtado; y Maria E. Merino Manzanares. Cultivo de tejidos vegetales. México DF., ed. Trillas, pp. 35-43.
- Morales-Rubio, M.E., Espinosa-Leal, C., & Garza-Padrón, R.A. (2016). Cultivo de tejidos vegetales y su aplicación en productos naturales. *OmniaScience*, 351-410. <http://dx.doi.org/10.3926/oms.315>
- Morrell, J.M., & Mayer, I. (2017). Reproduction biotechnologies in germplasm banking of livestock species: a review. *Zygote*, 25(5):545- 557. doi: 10.1017/S0967199417000442.
- Mroginski. L.A., & Roca W.M. (2004). Establecimiento de cultivos de tejidos vegetales (Capítulo II”). http://www.inta.gov.ar/ediciones/2004/biotec/parte2_cap2.pdf
- Pérez, J., Jiménez, E., & Agramante, D. (1998). Aumento de la eficiencia en la micropropagación. Propagación y mejora genética de plantas por Biotecnología. Juan N. Pérez (ed.). Las villas, Cuba, ed. GEO. pp. 179 - 191.
- Pierik, R.L.M. (1987). In vitro culture of higher plants. Dordrecht, Boston, Martinus Nyghof publisher, pp. 344.

- Predieri, S. (2001). Mutation Induction and Tissue Culture in Improving Fruits. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 64, 185-210.
- Roca, W., y Mrogrinski, L. (1993). Cultivo de tejidos en la Agricultura. Fundamentos y Aplicaciones. CIAT., 969p.
- Rogo, U., Fambrini, M., & Pugliesi, C. (2023). Embryo Rescue in Plant Breeding. *Plants (Basel)*, 12(17):3106. doi: 10.3390/plants12173106.
- Thorpe, T. (2007). History of plant tissue culture. *J. Mol. Microbial Biotechnol*, 37: 169-180. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12033-007-0031-3>

Unidad temática V

Mejora genética de cultivos

Resumen

En esta unidad el autor hace un resumen de su trayectoria profesional en la mejora de cultivos, compartiendo sus experiencias metodológicas prácticas, sus logros y lecciones aprendidas. Reconoce que durante los años que trabajó tuvo la oportunidad de trabajar y coordinar con muchas personas de muchos países y de ramas afines de la ciencia agrícola de Latinoamérica, Norte América, Europa, África y Asia, de los cuales aprendió mucho. Hace una descripción de los principales métodos, y cuales fueron más exitosos para lograr nuevos cultivares, esperando que estos sean probados y adoptados por las nuevas generaciones de investigadores, considerando los nuevos desafíos que se tiene al aplicar las nuevas herramientas biotecnológicas para acelerar los procesos de mejora genética y para asegurar que los genes de interés fueron introgresados exitosamente en los nuevos cultivares.

Palabras clave: Selección asistida, fitomejoramiento participativo, métodos de selección, cultivos andinos, hortalizas.

5.1. Una mirada personal

Introducción

Esta unidad temática lo escribí pensando en mis aproximadamente 35 años de trabajo ininterrumpido en la mejora genética de los de papa (*Solanum tuberosum* L.), quinua (*Chenopodium quinoa* L.), tarwi (*Lupinus mutabilis* L.), maíz (*Zea mays*), otros cultivos andinos y hortalizas, y ahora también en café (*Coffea arabica* L.).

Escribir esta unidad temática me hizo pensar mucho en el esfuerzo, los logros obtenidos y los fracasos que tuve, y puedo decir con satisfacción que tuve aciertos y desaciertos en el recorrido de mi vida profesional, que también vale la pena compartirlos, porque son lecciones de vida.

Para escribir esta sección, pensé mucho en cómo enfocarlo y tome la decisión de compartir mis experiencias más prácticas, deseando que esto inspire a las nuevas generaciones de jóvenes, para involucrarse en la apasionante ciencia de la mejora genética, que es un arte y es una ciencia.

No puedo dejar de reconocer que tuve la oportunidad de trabajar y coordinar con muchas personas de muchos países y de ramas afines de la ciencia agrícola de Latinoamérica, Norte America, Europa, Africa y Asia, que no los nombro, porque podría incurrir en una injusta omisión de sus nombres, pero seguro que si alguno lee este libro se acordará de este humilde servidor y agradezco enormemente su colaboración y amistad desinteresada; siempre fue un aprendizaje para mi con cada persona que conocí e interactue.

En un inicio de mi carrera profesional, me involucre en la sanidad vegetal particularmente de la fitopatología y posteriormente hasta hoy en el fitomejoramiento vegetal, lo cual me ha llenado de muchas satisfacciones profesionales y personales. Inicie mi carrera adquiriendo mis primeras armas profesionales en el Programa de Investigación de de Papa (PROINPA) del extinto Instituto Boliviano de tecnología Agropecuaria (IBTA) que luego paso a ser la Fundación para la Promoción e Investigación de Productos Andinos (Fundación PROINPA) hasta hoy, en Cochabamba, Bolivia, donde me acogieron y me dieron la oportunidad de crecer en mi formación y mis conocimientos, por lo cual agradezco mucho a todos en general y a los Doctores Antonio Gandarillas Antezana (+), André Devaux y Nelson Estrada Ramos (+) en particular, porque creyeron en mi. A lo largo de mi vida profesional tuve que aprender y fortalecer mis conocimientos en el fitomejoramiento participativo, la biología molecular, los diseños experimentales, la estadística paramétrica y no paramétrica, el análisis multivariante, el conocimiento de las cadenas de valor y los mercados de los productos vegetales y otras áreas afines al mejoramiento genético. Con esto, me permito recomendar

a los jóvenes profesionales, que nunca pierdan la oportunidad de aprender, porque el conocimiento da el poder de decidir y permite que uno este vigente y actualizado.

Qué se debe considerar para iniciar un programa de mejora genética

Es una pregunta compleja, pero se la podría resumir su respuesta en una palabra “decisión”. En los años que pude trabajar en esta noble área del conocimiento humano, pude ver que la decisión de obtener nuevos cultivares, no depende de una persona, sino de toda una estructura política y técnica, que involucra al estado y las instituciones públicas y privadas de investigación (universidades y centros de investigación). De hecho, en el mundo moderno las empresas que ofertan semillas de alta calidad genética sanitaria de híbridos o cultivares mejorados en hortalizas, granos, frutas, forestales y otros cultivos, son privados. El estado en muchos países de Latinoamérica y el mundo, reconocen el valor de realizar la mejora genética de los cultivos, pero no invierten o invierten muy poco; asimismo, ocurre con los talentos humanos capacitados, los cuales son escasos o en muchos casos no existen. Por lo que, en los países en desarrollo, es fundamental que haya políticas de estado que fomenten la creación de programas de mejora genética de cultivos, pero que también inviertan; o facilite para que la empresa privada, tengan la apertura para el desarrollo de estas tecnologías.

Asimismo, es fundamental que los programas de mejora genética esten estrechamente vinculado con programas de producción de semilla de calidad certificada (Gabriel, 2010), que tengan la capacidad de ofertar volúmenes apreciables y a precios justos y accesibles de semilla, para los productores, y que se pueda lograr un escalamiento sistemático en la producción del cultivo, esto garantizará el éxito del programa de mejora genética.

La estrategia general de un programa de mejora genética de cultivos se puede observar en la Figura 1, donde se describe el proceso de un programa mejoramiento genético, para lograr cultivares mejorados y como lograr su escalamiento productivo. Todo empieza por tratar de comprender y satisfacer una demandada del mercado de nuevos cultivares, mejor adaptados, resistentes a factores bióticos y abióticos restrictivos, de calidad y con altos rendimientos. Para esto será indispensable contar con los recursos genéticos necesarios (variabilidad), los métodos apropiados de combinación genética y las tecnologías biotecnológica diponibles, así como el conocimiento técnico para la selección de los mejores materiales. Por supuesto debe haber una relación estrecha con los programas de producción de semilla de calidad, que al final son las instancias donde el material puede quedarse o continuar en su escalameinto.

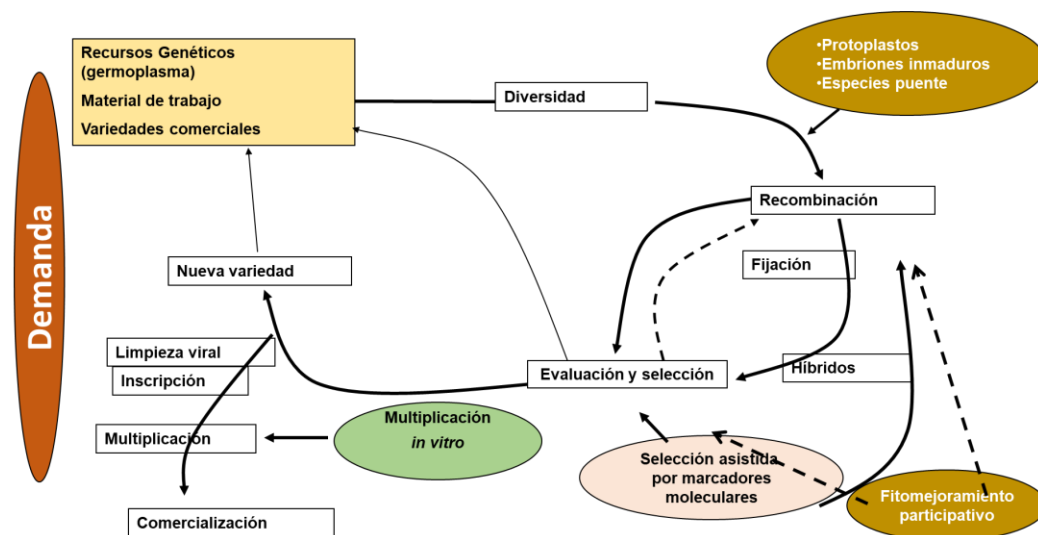


Figura 1. Esquema de un programa de mejora genética de cultivos.

Sabemos de sobra que la mejora genética lleva mucho tiempo, en el mejor de los casos entre ocho a 10 años en especies de ciclo corto, y más de 20 años en cultivos perennes. Esto, supuestamente a muchos jóvenes profesionales desalentaría para trabajar en esta ciencia, pero en mi experiencia, pude ver que la vida alcanza para ver con satisfacción que los cultivares que se generan y se liberan son utilizados por los agricultores, en menor o mayor grado. Además, en los últimos 30 años se han innovado herramientas participativas (fitomejoramiento participativo y selección participativa) (Gabriel et al., 2001; Gabriel et al., 2007b, Gabriel et al., 2008; Ortiz et al., 2013; Ortiz et al., 2019) y tecnológicas de selección asistida por marcadores moleculares (Ritter et al., 2009; Veramendi et al., 2016; Gabriel et al, 2016b; Gabriel et al., 2018b) y multiplicación de semillas, que son fundamentales para acelerar los procesos de selección en laboratorio, invernadero y en campo, para así acortar en el tiempo y la economía para la liberación de los nuevos cultivares.

Es sabido que todo programa de mejora genética, empieza por comprender bien el problema económico a solucionar (demanda), que sea de índole biótico y/o abiótico, que causa pérdidas en el rendimiento y la calidad de los productos (Figura 1). El problema debe ser lo suficientemente importante para justificar la intervención del mejoramiento genético y la solución del problema debe ser juzgada como asequible por medio de la mejora genética. En otras palabras, se debe tener un objetivo u objetivos claros de lo que se quiere alcanzar, la factibilidad de lograr éxito con los métodos actuales disponibles, la disponibilidad de variabilidad genética, los talentos humanos capacitados, la infraestructura adecuada y los recursos financieros disponibles a mediano y largo plazo. El fitomejorador debe ser una persona empática y tener la capacidad de trabajar en equipo, y recurrir a profesionales con expertis en áreas afines como los recursos fitogenéticos, la sanidad vegetal, la fisiología, la biología molecular, la biotecnología, la socioeconomía, la agroindustria y otros.

Métodos exitosos en la generación de nuevos cultivares

A través de los años, use varios métodos de mejora genética, que son recomendados por diversos autores que se los encuentra en la literatura clásica y moderna. Sin embargo, no todas son útiles y eficientes para los programas de mejora genética en los países en desarrollo en general y para los países andinos en particular. En los siguientes párrafos describiré brevemente algunos de ellos, que mejor me funcionaron en los diversos cultivares.

Conocer la herencia de los caracteres

Un cultivar moderno requiere de la combinación de 50 o más caracteres importantes como es el caso del mayor rendimiento, que es el producto de la combinación de factores morfológicos, fisiológicos y ontogenéticos; adaptación a técnicas de manejo en el campo, como son el aporque, control de malezas y distancia de siembra; en la cosecha y en el almacenamiento, resistencia a los factores adversos abióticos (heladas, sequía, suelos salinos, etc.) (Choque et al., 2016; Gabriel et al., 2020b) y bióticos (enfermedades, insectos, nematodos) (Gabriel et al., 2005; Gabriel et al., 2007c; Gabriel et al., 2007d; Gabriel et al., 2011b; Gabriel et al., 2013b, Gabriel et al., 2019), y calidad de acuerdo con los fines para los cuales se destina el producto (Gabriel et al., 2013a; Gabriel et al., 2016; Gabriel et al., 2018; Gabriel, 2019; Gabriel et al., 2021; Gabriel et al., 2022a; Gabriel et al., 2022b, Vallejos et al., 2021, Gabriel et al., 2021b). Para encarar estos factores se requiere conocer cómo se heredan estos caracteres (Gabriel et al., 2011; Gabriel et al., 2013, López et al., 2015). Cuando la herencia se debe a factores mendelianos simples, se pueden obtener progenies seleccionadas con los caracteres deseados. Esto permite una selección temprana en plántulas para reducir la población en estudio, especialmente en la selección de caracteres bióticos y abióticos.

Lamentablemente muchos de estos caracteres están controlados por muchos genes (poligenes) y con frecuencia, pocas plántulas igualan o superan a los progenitores. En consecuencia, se deben obtener grandes cantidades de plántulas (cientos de miles en muchos casos) para seleccionar un cultivar mejorado. Un programa de mejora genética convencional necesita entre 6 a 8 años para probar las plántulas y escoger los genotipos adecuados en cultivos de ciclo corto y más de 20 años en cultivos perennes. De este proceso, sólo unos pocos genotipos serán superiores al promedio, pero eventualmente podrían tener ciertas desventajas en relación con los caracteres típicos de otros cultivares.

En los países andinos que son centro de origen de las especies, como la papa, el tomate, el pimiento, el maíz, la quinua, el tarwi, el mani, el frijol y otros, las poblaciones requeridas para iniciar la selección son unas decenas de miles de individuos en vez de las miles que requieren en otros sitios donde no tienen variabilidad genética, debido a las siguientes razones: 1) la disponibilidad de una amplia variabilidad genética en la especie, 2) la abundancia de especies silvestres que pueden cruzar con los cultivares y 3) diferentes niveles de ploidía y alta fertilidad de polen. Por ejemplo, para la selección de una sola combinación en *Solanum tuberosum* se requieren entre 1000 a 2000 plántulas, en cambio en cultivares nativos y silvestres se requieren entre 100 a 200 plántulas.

Premejoramiento o pre-breeding

Consiste en utilizar cultivares y especies silvestres emparentadas con la papa y el tomate, para lograr la introgresión de genes valiosos a estos cultivos a través de la manipulación genética de gametos no reducidos ($2n$) (o especies puente) e híbridos triploides ($3x$), que son útiles para incorporar la resistencia a factores bióticos y abióticos de importancia económica que las afectan. En los cruzamientos obtenidos, se transfirieron los genes a las primeras generaciones filiales (F1) y por retrocruzamientos recurrentes (BC o Back Crossing) hacia las especies cultivadas, logrando la eliminación de los genes indeseables y la acumulación de los genes deseables en los nuevos híbridos.

Selección de progenitores y cruza

El éxito de la mejora genética depende básicamente de escoger los progenitores apropiados de manera que el cruzamiento origine individuos con características valiosas que se combinen o se complementen (Gabriel et al. 1995; Gabriel et al., 2007a; Gabriel et al., 2007b; Ortiz y Gabriel, 2024). La mayoría de los genotipos obtenidos se descartan por su bajo rendimiento o por ser plantas susceptibles a enfermedades. Por ello, es deseable cruzar progenitores que originen una progenie vigorosa, con alto grado de heterosis o heterobeltiosis (vigor híbrido), y que sus frutos sean apropiados para el uso comercial. La heterosis se entiende como un valor superior en vigor y rendimiento al promedio de los dos padres. La heterosis probablemente se debe a efectos combinados de genes mayores y menores. La heterobeltiosis en cambio se entiende como un valor superior en vigor y rendimiento al mejor de los progenitores.

Es de considerar que, mientras los progenitores estén menos relacionados genéticamente, las probabilidades de alto vigor son mayores (cruzamientos entre especies y subespecies). Se aconseja que antes de usar un genotipo en varios cruzamientos, se realicen cruzamientos de prueba con algunos genotipos y se obtengan entre 100 y 200 plántulas, similar al sistema de «top-cross» en maíz para probar y seleccionar progenitores. Esto permite seleccionar cuatro veces más genotipos de un progenitor con alta Aptitud Combinatoria General (ACG) que de un progenitor con baja ACG.

Otra práctica que ayuda al fitomejorador es anotar en las muchas familias que selecciona cuáles son los padres que originan familias en las que se seleccionan más genotipos desde el comienzo, por ejemplo, en algunas combinaciones sólo se escogen dos a tres genotipos, pero en otras se escogen entre 8 a 10 genotipos. Los cruzamientos se pueden hacer en invernadero y en campo. La temperatura es muy importante para el éxito, la ideal está entre 12 a 20°C. Si los cruzamientos se hacen en el campo, las flores se deben proteger con bolsas de parafina para defenderlas del agua y de los insectos. La técnica de decapitación y colocación de inflorescencias en botellas con agua es buena cuando se desea una mejor retención de la flor y el fruto en el caso de papa y tomate. Sin embargo, el número de semillas tiende a ser menor porque el crecimiento de las bayas es reducido.

Mejora genética por genealogía y por población

En la mejora genética por genealogía o pedigree se emplean progenitores conocidos por sus características especiales de resistencia, rendimiento, adaptación o calidad. Así se pueden estimar sus potenciales de Aptitud Combinatoria Específica (ACE) o General (ACG) y esperar segregantes con varias características deseables. Este procedimiento requiere más trabajo y tiempo, pero puede ser muy útil para identificar una buena ACG y/o Aptitud combinatori Específica (ACE) (Gabriel et al., 2011a; López et al., 2015; Gabriel et al., 2016; Ortiz y Gabriel, 2024).

El mejoramiento genético por poblaciones es menos laborioso porque se usa polen masal de varios padres para obtener familias con más semillas (5 a 10 veces más) y, se hace una selección general buscando aumentar los genes deseables en varias generaciones. Obviamente sólo se conocerá con exactitud el progenitor femenino. Este método usa más genes, pero los clones buenos que se obtengan no pueden ser repetidos. Este método puede ser de valor en las primeras fases del mejoramiento genético para ciertos caracteres (exploratorias) y puede ser más práctico cuando se manejan genes simples como en la resistencia al virus PVY. Ambos métodos se pueden combinar empezando con un mejoramiento por poblaciones, seguido por el mejoramiento genético por genealogía.

En el maíz se logró hacer cruza de maíces criollos con material mejorado para generar una población F1, para lograr la introgresión de genes de calidad y adaptación de los genes criollos, que luego fue seleccionado poblacionalmente y participativamente durante tres generaciones consecutivas mediante la técnica selección masal estratificada, para lograr un nuevo cultivar híbrido, con menor altura de planta, precoz, con dos mazorcas por planta de buen tamaño y que se logre sembrar a mayores densidades.

Mejoramiento por selección de clones y líneas

Una metodología que me permitió lograr en el mediano plazo nuevos cultivares potenciales, fue el uso de germoplasma nativo y mejorado del banco de germoplasma, o de material recibido de países amigos, los cuales fueron sometidos a selección recurrente en campo e invernadero y selección participativa (Thiele et al., 1997; Gabriel et al., 2007b; Ortiz et al., 2011; Ortiz et al., 2013; Gabriel et al. 2015; Gabriel et al., 2016a; Gabriel 2018a; Gabriel 2018c; Ortiz et al., 2019a; Gabriel 2019b; Vallejos et al., 2021, Gabriel et al., 2020a; Gabriel et al., 2021a; Gabriel et al., 2022a; Gabriel et al., 2022b; Vera et al., 2022). La experiencia de las tres últimas décadas ha mostrado que no siempre la tecnología moderna está adaptada a las condiciones locales de cada zona. Esto hace que se aprecie aún más el valor del conocimiento local y del potencial que ofrece para el desarrollo de tecnología más apropiada a las necesidades del agricultor y el mercado (Gabriel, 2010).

Los cultivares mejorados que son producto del Fitomejoramiento Convencional (FMC) han tenido éxito en las áreas más favorables para la producción agrícola, ya que son áreas relativamente uniformes con poca variación de las condiciones de producción y alto uso de insumos. Estos mismos cultivares han sido menos exitosos en las áreas

marginales y heterogéneas en términos agroecológicos y socioeconómicos. En estos sitios tiende a predominar el uso de cultivares locales con agricultores que poco se han beneficiado con los esfuerzos de los programas de fitomejoramiento y es precisamente en estos sitios donde se encuentran los agricultores más pobres y a los cuales se quiere llegar.

En estas áreas marginales y heterogéneas, la evolución propia de los cultivos e innovación por el conocimiento intangible de los agricultores mismos han sido mecanismos efectivos para conservar, utilizar y generar cultivares en el pasado, pero debido a los fuertes cambios agroecológicos y socioeconómicos en el mundo de hoy, estos mecanismos son menos eficientes y ayudan poco.

En este contexto, es importante el desarrollo de programas de fitomejoramiento que una el conocimiento local de los agricultores con el conocimiento de los fitomejoradores, logrando así seleccionar cultivares mejor adaptados a sus ambientes, que satisfagan sus necesidades y al mercado (Gabriel, 2010).

La selección clonal, es un método ampliamente aplicado en países que carecen o tienen poca variabilidad genética de la especie, debido a que estas especies como es la papa y otros cultivos de reproducción asexual, pueden mostrar variabilidad aun cuando son clones.

Hemos logrado seleccionar en base al germoplasma de quinuas de los valles interandinos, líneas mejoradas con resistencia al mildiu y con adaptación al calor para los valles mesotérmicos de Cochabamba y Santa Cruz en Bolivia (Gabriel et al., 2012).

Mejoramiento genético por selección asistida

Fue importante utilizar la selección asistida por marcadores moleculares (SAM) para acelerar los procesos de selección, y asegurar que los genes de resistencia que se desean estén introgresados y presentes. Aun es necesario explorar estas tecnologías por lo complejo que son los genes poligenicos y sus interacciones (Ritter et al., 2009; Cadima et al., 2013, Gabriel et al., 2013c, Baldelomar et al., 2015; Veramendi et al., 2016; Gabriel et al, 2016b; Gabriel et al., 2018b). También se ha iniciado la selección asistida por marcadores moleculares a través del uso de marcadores microsatélites y genes candidato. En un futuro cercano estas técnicas modernas de la biología molecular serán de rutina y ayudarán a una selección más rápida y segura de los nuevos cultivares y progenitores.

Retrocruzamiento

Conocido también como cruce regresiva (o back cross en inglés), es un método que requiere de un progenitor recurrente con la mayoría de los caracteres deseables, excepto para uno que buscamos introducir; y un progenitor donante, que se selecciona porque posee en alto grado algún carácter en que el progenitor recurrente es deficiente (Gabriel, 2010).

Selección a nivel diploides ($2n = 2x = 24$)

Cuando el gen (genes) que se va a transferir es dominante por ejemplo la reacción de

hipersensibilidad al virus PVY es controlado por un gen dominante y heredado en forma disómica. Luego de pasar por la última autofecundación se siembran individualmente las semillas de cada planta, aquellas parcelas donde hay segregación (Yy) se eliminan. Parcelas donde no hay segregación (YY) serán los genotipos ideales (Gabriel, 2010).

Selección a nivel tetraploide (2n = 4 x = 48)

Se ilustrará sólo el esquema para el caso de un loci (Figura 2) porque a medida que aumentan los loci, el sistema será más complicado.

P1		Recurrente		Donante			
		yyyy		YYYY			
				(Resistente)			
F1				YYyy			
				Frecuencia relativa de los genotipos correspondientes a las familias resultados de retrocruza			
				YYyy	Yyyy	yyyy	
BC ₁	YYyy	x	yyyy	1/6	4/6	1/6	BC ₁ F ₁
BC ₂	YYyy	x	yyyy	1/6	4/6	1/6	
		ó					
	YYyy	x	yyyy	-	1/2	1/2	BC ₁ F ₃
BC ₃	YYyy	x	yyyy	1/6	4/6	1/6	
.
BC ₅	YYyy	x	yyyy	1/6	4/6	1/6	BC ₁ F ₁

Figura 2. Método de retrocruza para tetraploides y un loci (Gabriel, 2010).

Si asumimos que no hay doble reducción (• = 0), la frecuencia relativa de los genotipos BC₁ es la misma que de aquellos gametos producidos por el genotipo F₁ dúplex (YYyy). Algunas de las plantas BC₁ fenotípicamente aceptables (como YYyy ó Yyyy) son usadas para la segunda retrocruza al progenitor recurrente (P₁). Las plantas de genotipo yyyy serán descartadas.

Durante el retrocruzamiento solamente las BC₁, BC₂, BC₃, etc., que se originaron de progenitores dúplex (YYyy) son empleadas para la siguiente retrocruza. Familias retrocruzadas con progenitores simplex (Yyyy) son descartadas como una medida de seguridad para prevenir pérdidas de alelos Y introducidos.

Herencia cuantitativa

Llamada también de herencia poligénica porque está gobernada por muchos genes menores, cuya acción genética de los alelos de cada gen que interviene en la característica, no es posible medir, pero sí es posible estimar el efecto medio resultante de todos, mediante ciertos diseños genéticos de apareamiento.

Los efectos individuales de estos genes pueden ser aditivos, dominantes o recesivos, o pueden actuar a la vez como modificadores o supresores de otros genes y sistemas, o tener efectos pleiotrópicos.

Las características como color de tallos, forma de bayas, forma de hojas, rendimiento, calidad de almacenamiento, tolerancia a altas temperaturas, heladas, sequía, resistencia a tizón (*P. infestans*), resistencia al nematodo - quiste (*Globodera rostochiensis*), entre otras, están influenciadas fuertemente por el medio ambiente y son caracteres gobernados poligénicamente.

Para seleccionar una característica cuantitativa, involucra una metodología diferente a la usada para caracteres cualitativos, puesto que el fitomejorador está interesado en un gran número de genes y genotipos que no pueden ser clasificados individualmente. Por lo tanto, los esquemas de mejoramiento que se usan para tales características serán:

Selección recurrente

Este método permite incrementar la frecuencia de genes favorables dentro de la población y la probabilidad de recombinación génica, mediante la variabilidad genética de la población. Tal esquema es un proceso dinámico puesto que, la frecuencia de genes es combinada gradualmente mediante ciclos de selección.

Los clones seleccionados son inter cruzados para generar una nueva población que será la base del ciclo siguiente de selección. Este procedimiento es repetido por varios ciclos. La diversidad genética es mantenida mediante este método.

Existen cuatro procedimientos de selección para este método, las cuales con ciertas modificaciones son aplicadas a especies de propagación asexual como es el caso de la papa, yuca y camote.

Selección recurrente fenotípica

Es un método que se utiliza cuando la aptitud combinatoria no es de importancia principal y debido a que se selecciona en base a sus valores fenotípicos, será útil solamente para caracteres con alta heredabilidad. Dicho método es una extensión de la selección masal.

Selección recurrente para Aptitud Combinatoria General

La Aptitud Combinatoria General (ACG) se define como el comportamiento promedio de las líneas en combinaciones híbridas. Genéticamente la ACG está asociada con los efectos aditivos de los genes.

Mediante este esquema de mejoramiento se selecciona un número de plantas con base genética amplia y con buenas características agronómicas.

Selección recurrente para Aptitud Combinatoria Específica (ACE)

La ACE, se define como las desviaciones de ciertas cruza de lo esperado, sobre la base del promedio de las líneas progenitoras involucradas. La ACE, se atribuye

primariamente a las desviaciones del esquema aditivo causado por dominancia y epístasis. Este método es básicamente el mismo que el de ACG, la diferencia está en que el probador usado es una línea endogámica o un cruce simple. La metodología es la misma que fue descrita anteriormente, la diferencia está que, en lugar de usar un probador de amplia base, se usa un probador masculino homocigoto y homogéneo, formado por una línea o un híbrido simple, formando así híbridos triples.

Selección recurrente recíproca

Método que ha sido propuesto como un procedimiento que puede ser utilizado simultáneamente para determinar la ACG y ACE. Dicho esquema incluye dos poblaciones de polinización libre (heterocigotas) A y B las que no deben estar emparentadas genéticamente.

Prueba de progenie

Es un procedimiento por el cual clones parentales son seleccionados, basados en el comportamiento de las progenies en diversos cruces.

Los grupos de clones son cruzados y sus progenies son evaluadas a fin de valorar los progenitores y determinar su heredabilidad y habilidad de éstos para transferir a sus progenies los atributos deseables. Los métodos que más se usan para esta prueba son los siguientes:

Top-cross (un progenitor probador)

Consiste en cruzar clones que se desean probar como progenitores, con un progenitor masculino (probador) de amplia base genética (híbridos simples ó un cultivar). Algunos autores han sugerido que la combinación más eficiente para obtener grandes ganancias sería cruzando 12 probadores con 100 líneas; sin embargo, el manejo de tal cantidad de material sería tedioso. Se ha observado que son necesarios seis clones, para una adecuada medida de la ACG, prueba recomendable cuando se desea evaluar un gran número de progenitores.

Cruzas dialélicas

Las cruzas dialélicas, es el nombre que reciben las cruzas a partir de “*p*” líneas progenitoras. Su empleo, tiene origen en el desarrollo de los conceptos de la ACG y ACE, introducidos por Sprague y Tatum en 1942. El propósito fundamental es obtener estimaciones de los componentes genéticos de la variación entre los rendimientos de las propias cruzas, así como su capacidad productiva, y determinar cuál de los progenitores tiene la habilidad de transferir a su progenie los caracteres deseables.

Los experimentos de Griffing comprenden el ensayo de todas las cruzas simples que pueden realizarse entre *p* progenitores; hay un máximo de p^2 cruzas probables, las cuales se clasifican en tres grupos a saber: **a)** el grupo de las *p* autofecundaciones, **b)** el grupo de $p(p-1)/2$ cruzas F1 y **c)** el grupo de la $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas de la F1. Esta clasificación es posible en papa, puesto que A y B son progenitores, puede realizarse la

cruza A x B con A (hembra) y B (macho), así como la cruce recíproca B x A con B (hembra) y A (macho). Definido los grupos mencionados se tienen los cuatro grupos a saber:

- Tipo 1.** Comprende las p autofecundaciones, un grupo de cruces F1 y las cruces recíprocas de las F1. En total p^2 cruces diferentes.
- Tipo 2.** Comprende las p autofecundaciones y un solo conjunto de las cruces F1. En total se ensayan $p(p+1)/2$ cruces.
- Tipo 3.** Se ensaya un conjunto de cruces F1 y sus recíprocas, pero no se incluyen las autofecundaciones. Se ensayan en total $p(p-1)$ cruces diferentes.
- Tipo 4.** Comprende solamente un grupo de cruces F1. Un total de $p(p-1)/2$ cruces.

Selección masal

Este método consiste en identificar individuos fenotípicamente superiores, asumiendo que son reflejo fiel de sus genotipos. Es el método más simple de aplicar y muchas veces produce respuestas más rápidas. Es también conocido como selección individual.

La papa cultivada es una especie autotetraploide que corresponde a una planta autógena con 20 a 25% de entrecruzamiento, presenta androesterilidad y algunos genotipos dihaploides derivados de tetraploides comerciales producen gametos no reducidos debido a una meiosis anormal. Debido a estas características la papa es un organismo complejo en su genealogía. Es una planta autógena, altamente heterocigota, sólo será efectiva en cuanto al progenitor femenino, ya que se desconoce la procedencia del polen. Es útil para características que tienen una alta heredabilidad, como precocidad, periodo de dormancia, desarrollo de brotes, resistencia a PVY, verruga (*S. endobioticum*), incremento de Fe, vitamina C y otros.

La metodología de la selección masal es como sigue:

- **Primer Año.** Se realizan cruzamientos por polinización libre, recolección de bayas y obtención de semilla botánica.
- **Segundo Año.** Las semillas botánicas son sembradas en bandejas y aproximadamente a los 40 días son trasplantadas a macetas o campo, constituyendo la población segregante. Se cosecha y selecciona un tubérculo por cada planta, mezclando con todas las otras de la misma familia, formando las familias primarias.
- **Tercer Año.** (Primera Generación Clonal). Las familias primarias son sembradas en el campo o en macetas. Cada planta dentro de una familia representa un genotipo diferente y representa a un clon.

La presión de selección no debe ser drástica, puesto que conducirá a la pérdida de

genotipos valiosos. Generalmente la intensidad de selección será alrededor de 10 %. La cosecha tendrá en cuenta todas las buenas cualidades del tubérculo, separándose seis tubérculos por cada clon (individuo).

- **Cuarto Año.** (Segunda Generación Clonal). Se siembran los seis tubérculos en hileras y en lotes aislados (población clonal seleccionada), donde se realiza un intercrucamiento entre los individuos clonales para producir nuevamente una población segregante y continuar así la selección masal.

La selección para caracteres cualitativos puede ser severa, puesto que cada clon está representado por varias plantas. Se harán las primeras pruebas de resistencia a enfermedades utilizando como guía a los progenitores. La intensidad de selección será de 10 %, eligiendo 20 a 50 tubérculos de cada clon.

- **Quinto Año.** (Tercera Generación Clonal). Los clones seleccionados son utilizados en ensayos repetidos con cultivares testigo para minimizar la variación ambiental. En la planta se evaluará la resistencia a enfermedades y plagas y en la cosecha se evaluará el rendimiento. La intensidad de selección será del 3%, separándose alrededor de 50 tubérculos.
- **Sexto Año.** (Cuarta Generación Clonal). Se realizan ensayos repetidos en tiempo y espacio a fin de eliminar la interacción genotipo x ambiente. Se tendrá en cuenta los factores de resistencia, rendimiento y calidad. Estos clones constituyen las Selecciones Avanzadas.

Las selecciones avanzadas se sembrarán en ensayos comparativos con cultivares testigo por alrededor de más o menos dos años. A la vez, se conducirán núcleos de multiplicación de semilla básica, parcelas de comprobación, hasta la denominación del nuevo cultivar; éstas a su vez se someterán a parcelas demostrativas para luego pasar a los agricultores.

Bibliografía

- Baldelomar, M., Gabriel, J., Veramendi, S., Terán, A., Plata, G. (2015). Correlación fenotípica y genotípica-molecular de la resistencia a enfermedades en variedades mejoradas de papa (*Solanum tuberosum* L.). *J. Selva Andina Res. Soc.*, 6(2), 36-50. http://www.scielo.org.bo/pdf/jsars/v6n2/v6n2_a02.pdf
- Cadima, X., Gabriel, J., & Veramendi, S. (2013). Uso de marcadores moleculares microsatélite para el análisis de la diversidad genética de papa nativa de Bolivia. *J. Selva Andina Res. Soc.*, 4(1), 18-30. http://www.scielo.org.bo/pdf/jsars/v4n1/v4n1_a03.pdf
- Choque, E., Espinoza, R., Cadima, X., Zeballos, J., & Gabriel, J. (2016). Resistencia a helada en germoplasma de papa nativa de Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 14(1), 24-32. <https://doi.org/10.37066/ralap.v14i1.141>

- Gabriel, J., Castillo, F., Sosa – Moss, C., & Rivera, A. (1995). Resistencia de híbridos interespecíficos de papa resistentes al tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary). *Revista de Agricultura*, 26: 38-40.
- Gabriel, J., Carrasco, E., García, W., Equize, H., Thiele, G., Torrez, R., Ortuño, N., Navia, O., Franco, J., & Estrada, N. (2001) Experiencias y logros sobre mejoramiento convencional y selección participativa de cultivares de papa en Bolivia. *Revista Latinoamericana de Papa*, 1: 169-192. DOI: [10.37066/ralap.v12i1.116](https://doi.org/10.37066/ralap.v12i1.116)
- Gabriel, J. (2007a). New potatoes for Bolivian Farmers. *Geneflow News*: 3. https://www.researchgate.net/publication/235759366_New_potatoes_for_Bolivian_farmers
- Gabriel, J., Vallejos, J., Coca, C., López, L., Escobar, F., Villarroel, E., Villarroel, J., (2007b). Nuevas variedades de papa obtenidas por fitomejoramiento participativo. *Revista de Agricultura* 41 (59): 41 – 44.
- Gabriel, J., Coca, A., Plata, G., & Parlevliet, J.E. (2007c). Characterization of the resistance to *Phytophthora infestans* in local potato cultivars in Bolivia. *Euphytica* 153: 321-328. 54
- Gabriel, J., Forqueda, F., Plata, G., & Fernández-Northcote, E.N. (2007d). Caracterización de genotipos de papa de Europa y Latinoamérica por resistencia a tizón y propiedades culinarias. *Revista Latinoamericana de la Papa*. 14 (1): 10 -23. <https://doi.org/10.37066/ralap.v14i1.140>
- Gabriel J., J. Vallejos, C. Coca, J. López, F. Escobar, E. Villarroel, J. Villarroel (2008) Agricultores generan sus propias variedades de papa en colaboración con los fitomejoradores de PROINPA: Una experiencia exitosa en Morochata, Bolivia. *Revista de Agricultura* 42 (60): 9-14.
- Gabriel, J. (2010). Documento Marco: Estrategias y Perspectivas del Mejoramiento Genético de Papa (*Solanum tuberosum* L.) en Bolivia. Fundación PROINPA, Cochabamba, Bolivia. 59 p. <https://www.proinpa.org/web/pdf/Papa/Abioticos/Estrategias%20y%20perspectivas%20del%20mejoramiento%20genetico%20de%20papa%20en%20Bolivia.pdf>
- Gabriel, J., Orellana, L. Plata, G., & Siles, M. (2011a). Aptitud combinatoria de la resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en cultivares nativos de papa. *Revista Latinoamericana de la Papa* 16(1), 87-98. DOI: 10.37066/ralap.v16i1.170
- Gabriel, J., Ruiz de Galarreta, J. I., Lopez-Pardo, R., Barandalla, L., Alvarado, C., & Ritter, E. (2011b). Short communication. Introgression of late blight (*Phytophthora infestans* L.) resistance from tuber-bearing *Solanum* wild species into cultivated potato. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 9(1), 193-197. <https://doi.org/10.5424/sjar/20110901-155-10>

- Gabriel, J., Luna, N., Vargas, A., Magne, J., Angulo, A., La Torre, J., & Bonifacio, A. (2012). Quinoa de valle (*Chenopodium quinoa* Willd.): fuente valiosa de resistencia genética al mildiu (*Peronospora farinosa* Willd.). *Journal of the Selva Andina Research Society*, 3(2), 27-44. http://www.scielo.org.bo/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2072-92942012000200004&lng=es&tlng=es
- Gabriel, J., López, E., Magne, J., Angulo, A., Luján, R., La Torre, J. & Crespo, M. (2013a). Bases genéticas de la herencia para características morfológicas, agronómicas y agro industriales en tomate híbrido *Solanum lycopersicum* L. (Mill.). *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 1(1), 45-54. http://www.scielo.org.bo/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S2308-38592013000100005&lng=en&nrm=iso&tlng=es
- Gabriel, J., Sanabria, D., Veramendi, S., Plata, G., Angulo, A. & Crespo, M. (2013b). Resistencia genética de híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum* L. (Mill.) Al virus del bronceado (TSWV). *Agronomía Costarricense*, 37(1), 61-69 Retrieved November 09, 2024., from http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0377-94242013000100005&lng=en&tlng=es.
- Gabriel, J., Veramendi, S., & España, P. (2013c) Validación de marcadores moleculares para resistencia a sequía en trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) bajo condiciones de invernadero. *Journal of the Selva Andina Research Society*, 4(1), 2-17. http://www.scielo.org.bo/pdf/jsars/v4n1/v4n1_a03.pdf
- Gabriel, J., Angulo, A., Casazola, J., Blanco, B., Soliz, E., Vera, R., Velasco, J., & Rodríguez, F. (2015). Aplicación de la metodología mamá-bebé para la evaluación y selección participativa de clones de papa con alto contenido de hierro y zinc. *Revista de Agricultura*, 55, 29-38. <https://www.umss.edu.bo/wp-content/uploads/2018/08/Revista-de-Agricultura-UMSS-No55.pdf>
- Gabriel, J., Angulo, A., Velasco, J., & Guzmán, R. (2016a). Adaptación de híbridos de tomate indeterminado [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)] bajo condiciones de invernadero. *Journal of the Selva Andina Research Society*, 7(2), 47-65. http://www.scielo.org.bo/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2072-92942016000200003
- Gabriel, J., Veramendi, S., Pinto, L, Pariente, L. & Angulo, A. (2016b). Asociaciones de marcadores moleculares con la resistencia a enfermedades, caracteres morfológicos y agronómicos en familias diploides de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Colombiana de Biotecnología*, 18(1), 17-32. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5600050>
- Gabriel, J., Oros, R., Nisttahusz, S., Rodríguez, F., y Mendoza, O. (2017). Experiencia piloto del cambio varietal en los mercados de papa con aptitud para la industria en

- Bolivia Revista Latinoamericana de la Papa 21 (1): 93 – 119.
<http://www.papaslatinas.org/ojs/index.php/index/oai>
- Gabriel, J., Ruiz de Galarreta, J.I., Cuesta, X., Huarte, M., Zuñiga, N., Mayer de Scurrah, M., Brenes, A., Vilaro, F., y Ritter, E. (2018a). Ampliando la frontera agrícola de la papa (*Solanum tuberosum* L.) para disminuir los efectos del cambio climático Revista Latinoamericana de la Papa 22 (1): 58 – 66.
<http://www.papaslatinas.org/ojs/index.php/index/oai>
- Gabriel, J., Terán, A., Veramendi, S., Baldelomar, M., Main, G. (2018b). Marcadores moleculares asociados a genes de resistencia para Globodera sp. y virus PVY en papa (*Solanum tuberosum* L.). Revista Latinoamericana de la Papa 22 (2): 10 – 32.
<http://www.papaslatinas.org/revista.html>
- Gabriel, J., Vallejos, J., Mamani, P., Angulo, A. (2018c). Mejora genética del tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet) en Bolivia. Revista de Agricultura, 57.
- Gabriel, J. (2019a). Treinta años de contribución de la Fundación PROINPA a la agricultura boliviana: Caso del cultivar de papa “Marcela”. Revista Latinoamericana de la Papa 23 (2): 66 – 73.
<https://doi.org/10.37066/ralap.v23i2.369>
- Gabriel, J., Condori, B., Gandarillas, A., y Plata, G. (2019b). Qué está pasando con el clima y el tizón de la papa [*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary] en Bolivia. Revista Latinoamericana de la Papa 23 (1): 63 – 75.
<http://ojs.papaslatinas.org/index.php/rev-alap/index>
- Gabriel, J., Banchón, J., Ayón, F., Vera, M., & Narváez, W. (2020a). Nuevos cultivares de melón (*Cucumis melo* L.) para invernadero en Puerto la Boca, Manabí. *UNESUM - Ciencias. Revista Científica Multidisciplinaria*, 4(4), 259–271. <https://doi.org/10.47230/unesum-ciencias.v4.n4.2020.352>
- Gabriel, J., Magne, J., Angulo, A., & Veramendi, S. (2020b). Selección de cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) resistentes a sequía y heladas en Bolivia. Revista Latinoamericana de la Papa. 24 (2): 17 – 34. DOI: 10.37066/ralap.v24i2.401
- Gabriel, J., Barahona, N., Burgos, G., Ayón, F., Narváez, W., & Vera, M. (2021a). Evaluación y selección participativa de híbridos de sandía [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum y Nakai] en invernadero. *J. Selva Andina Res. Soc.*, 12(1), 52-63. <https://doi.org/10.36610/j.jsars.2021.12010052>
- Gabriel, J., & Andrade, H. (2021b). Estado de arte del cultivo de papa para procesamiento de bastones prefritos congelados en el Ecuador. Revista Latinoamericana de la Papa. 25 (2): 42 – 57. DOI: 10.37066/ralap.v25i2.431
- Gabriel, J., Erazo, E., Vera, R., Narváez, W., & Castro, C. (2022a). Selección de tres híbridos de pimiento (*Capsicum annum* L.) Para Puerto, La Boca, Ecuador

UNESUM-Ciencias, 6(2): 63-72. Doi: <https://doi.org/10.47230/unesciencias.v6.n2.2022.628>

- Gabriel, J., & Cevallos, K., Vera, R., Castro, C., Narváez, W., & Burgos, G. (2022b). Evaluación y selección de híbridos de tomate [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)] en Puerto la Boca, Ecuador. *J. Selva Andina Biosph.*, 10(1):21-31. DOI: [10.36610/j.jsab.2022.100100021](https://doi.org/10.36610/j.jsab.2022.100100021)
- López, E., Gabriel, J., Angulo, A., Magne, J., La Torre, J., & Crespo, M. (2015). Herencia y relación genética asociados al rendimiento, madurez en híbridos de tomate [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)]. *Agronomía Costarricense*, 39(1). <https://doi.org/10.15517/rac.v39i1.19549>
- Ortiz, J., & Gabriel, J. (2024). Obtención de genotipos mejorados de café (*Coffea arabica* L.) para la zona sur de Manabí, Ecuador. *UNESUM - Ciencias. Revista Científica Multidisciplinaria*, 8(2), 118–130. <https://doi.org/10.47230/unesciencias.v8.n2.2024.118-130>
- Ortiz, O., Nelson, R., Olaya, M., Thiele, G., Orrego, R., Prael, W., Kakuhenzire, R., Woldegiorgis, G., Gabriel, J., Vallejos, J. & Xie, K. (2019). Human and technical Dimensions of Potato Integrated Pest Management Using Farmer Field Schools: International Potato Center and Partners' Experience With Potato Late Blight Management. *Journal of Integrated Pest Management*, 10(1): 4; 1–8. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmz002>
- Ortiz, O., Orrego, R., Willy Pradel, W., Gildemacher, P., Castillo, R., Otiniano, R., Gabriel, J., Vallejos, J., Torres, O., Woldegiorgis, G., Damene, B, Kakuhenzire, R., Kasahija, I., & Kahi, I. (2013). Insights into potato innovation systems in Bolivia, Ethiopia, Peru and Uganda *Agricultural Systems*, Volume 114, January 2013, Pages 73-83. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2012.08.007>
- Ortiz, O.; Orrego, R.; Pradel, W.; Gildemacher, P.; Castillo, R.; Otiniano, R.; Gabriel, J.; Vallejo, J.; Torres, O.; Woldegiorgis, G. et al. (2011). Incentives and disincentives for stakeholder involvement in participatory research (PR): Lessons from potato-related PR from Bolivia, Ethiopia, Peru and Uganda. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 9(4), 522-536. [10.1080/14735903.2011.605640](https://doi.org/10.1080/14735903.2011.605640)
- Ritter, E., Ruiz de Galarreta, J.I., Hernandez, M., Plata, G., Barandalla, L., López R., Sánchez, I., & Gabriel J. (2009). Utilization of SSR and cDNA markers for screening known QTLs for late blight (*Phytophthora infestans*) resistance in potato. *Euphytica* **170**, 77–86 (2009). <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9986-4>
- Thiele, G., Gardner, G., Torrez, R., & Gabriel, J. (1997). Farmer involvement in selecting new varieties: potatoes in bolivia. *Experimental Agriculture* , 33(3), 275 – 290. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479797003098>

- Vallejos, J., Mamani, P., Nina, J., y Gabriel, J. (2021). Adaptabilidad de dos especies de *Lupinus* en diferentes ambientes de los valles interandinos de Bolivia. *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 9(2), 69-80. DOI: [10.36610/j.jsab.2021.090200069](https://doi.org/10.36610/j.jsab.2021.090200069)
- Vera Tumbaco , M. ., Tumbaco García , P. L. ., Vera Velázquez , R. ., Lagos Pazmiño , J. C. ., & Gabriel Ortega , J. . (2022). Evaluación del comportamiento productivo de tres híbridos de café arábigo (*Coffea arábica* L.) en tres distanciamientos de siembra: evaluación del comportamiento productivo. *UNESUM - Ciencias. Revista Científica Multidisciplinaria*, 6(2), 87–100. <https://doi.org/10.47230/unesciencias.v6.n2.2022.630>
- Veramendi, S., Cadima, S., & Gabriel, J. (2013). Integración molecular y morfológica para la formación de la colección núcleo de papa de Bolivia. *Revista Latinoamericana de la papa*, 17(2), 23-40. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5512098>
- Veramendi, S., Baldelomar, M., Terán, A., & Gabriel, J. (2016). Marcadores moleculares asociados a genes/QTLs de resistencia para factores bióticos en nuevas variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) de Bolivia. *Revista Latinoamericana De La Papa*, 16(2), 209-232. <https://doi.org/10.37066/ralap.v16i2.179>

GLOSARIO DE TERMINOS¹

A

Aberración cromosómica. Alteración, cambio o modificación en el número o en la estructura de los cromosomas normales de una especie como pueden ser casos de duplicaciones parciales o totales de cromosomas, poliploidía, translocaciones, deleciones, inversiones, etcétera.

Abiótico. Sustancias, formaciones geológicas y otros cuerpos caracterizados por la ausencia de vida.

Abscisión. Es la separación de hojas, flores y frutos de la planta debido a la formación de ácido abscísico en los tejidos que los une.

Acción génica. Se refiere a las distintas modalidades de manifestación de los genes pudiendo ser por aditividad, epistasis, interacciones génicas, dominancia, sobredominancia, alelos múltiples, etcétera.

Ácido desoxirribonucleico (ADN). Molécula que porta información genética en los organismos vivos. Está formado por adenina-timina, guanina-citosina, fosfato y un sacárido desoxirribosa.

Ácido giberélico. Sustancia de crecimiento, obtenida del hongo *Gibberella fujikuroi*. 8

Ácido nucleico. Sustancia ácida constituida por una pentosa, fósforo y bases púricas y pirimídicas. Los ácidos nucleicos determinan los caracteres genéticos de los organismos.

Ácido ribonucleico (RNA). Ácido nucleico formado por un sacárido ribosa, fosfato, adenina, guanina, citosina y uracilo.

Acoplamiento. Fase genética caracterizada por dos pares de genes heterocigotos, encontrándose los dos genes dominantes en un cromosoma y los dos recesivos en el otro cromosoma homólogo; por ejemplo, AB/ab.

Acrocéntrico. Cromosoma heterobraquial en el que el centrómero no está situado en la parte intermedia, quedando un brazo largo y otro corto.

Acromática. Refiriéndose a cromosomas, son las partes no coloreables que se observan en estudios citogenéticos, en general, son regiones, organelos o estructuras celulares que responden a tinciones.

¹ Reyes Matamoros, J. (2002). Diccionario de Biología. 2da. Edición, Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. https://www.academia.edu/20124085/Diccionario_de_biologia

ADN desnaturalizado. Es el ADN de uno de dos filamentos complementarios en un cromosoma, después de la ruptura de los puentes de hidrógeno, en el proceso de la replicación del ADN conformado en una doble hélice de acuerdo con el modelo genético de Watson y Crick.

ADN nativo. Es el ADN normal constituido por dos filamentos complementarios que conforman la doble hélice, con sus nucleótidos de adenina-timina y guanina-citosina ordenados secuencialmente para constituir los aminoácidos y éstos a las proteínas características de cada gene.

ADN reparado. Es el reemplazo o restauración de uno o más nucleótidos de una molécula incorrecta de ADN, o dañada en su secuencia.

ADP (Adenosín difosfato). Compuesto que mediante la fosforilación (adición de fosfato y energía) forma enlaces de alta energía como los del ATP.

Agalla. Dilatación o crecimiento excesivo que se produce en las plantas como resultado de la infección por ciertos patógenos.

Agamia. Reproducción sin fecundación.

Agamospecie. Población obtenida por reproducción asexual apomíctica, siendo sus individuos iguales genotípicamente

Agamospermia. Fenómeno de reproducción por semillas sin llevarse a cabo la fecundación.

Agar. Sustancia de consistencia gelatinosa que se obtiene de las algas marinas y que se utiliza para preparar medios de cultivo en los que se estudia y cultiva a los microorganismos.

Agroecosistema. Término que se refiere a los campos cultivados que se convierten en ecosistemas “domesticados”; son intermedios entre ecosistemas naturales (como los pastizales y los bosques) y ecosistemas artificiales (como las ciudades).

Agrotipo. Variedad de una especie.

Albinismo. Falta de color en las plantas debido a que no hay formación de clorofila; o en los animales debido a que no hay pigmentos en la piel.

Alelomorfo. Término antiguo de alelo.

Aleloquímico. Producto químico, no nutritivo, producido por un individuo de cierta especie, que afecta el desarrollo, la salud, la conducta o la biología poblacional de otra especie.

Alelos. Denominación para genes localizados en el mismo locus de un par de cromosomas homólogos, pudiendo estar el par de genes en estado homocigótico dominante, en homocigosis recesiva o en estado heterocigótico, esto para un solo par de genes, y si son más de dos genes se encontrarán en diversas formas alternativas como en serie de alelomorfos múltiples.

Alelos múltiples. Serie de alelos o formas alternativas de un gene. Un diploide heterocigótico normal tendría solamente dos genes de una serie alélica. Los alelos múltiples se originan por mutaciones repetidas de un gene, en las que cada mutante produce efectos diferentes.

Aleurona. Capa de células triploides localizada entre el pericarpio y la parte exterior del endospermo, la cual contiene gránulos proteicos, a veces pigmentados en las carióspsides de las gramíneas.

Alogamia. Cruzamiento natural en las plantas, que origina la formación de poblaciones heterocigóticas y panmícticas debido a la polinización al azar.

Alogénicas. Término aplicado a los minerales u otros componentes de una roca, que han sido derivados de rocas preexistentes y transportados a largas distancias de su origen.

Alopoloide (o aloploidia). Organismo con más de dos juegos de cromosomas en sus células, procedente cada juego de una especie distinta.

Alopoloide básico. Célula o individuo que se obtiene al cruzar dos especies con números básicos diferentes.

Alopolipoide. Polipoide que lleva juegos de cromosomas genéticamente diferentes.

Alopolipoide segmentario. Se le designa segmentario al que presenta sólo apareamiento en partes de cromosomas en aloploides inestables.

Alosomas. Cromosomas sexuales o heterocromosomas.

Alotetraploide. Célula o individuo anfidiplóide que resulta de cruzar especies diferentes y con duplicación de sus cromosomas para obtener la homología completa y la restauración de la fertilidad. La alotetraploidía es fuente de la evolución de las especies.

Alotipos. Designación de alelos en inmunología.

Alozima. Enzima diferente que es codificada por más de dos genes del mismo locus.

Ambisexual. Planta con androceo y gineceo. Botánicamente, es sinónimo de monoica.

Ameiosis. División celular incompleta de la meiosis, debido a que sólo se realiza la división homotípica y sin la división reduccional o heterotípica.

Amiloplastos. Organelos localizados en el citoplasma, cuya función es el almacenaje de almidón.

Amilosa. Almidón constituido por cadenas rectas, se encuentra en el endosperma de las gramíneas como el maíz.

Aminoácido. Compuesto químico-orgánico cuya molécula se integra con los grupos carboxilo y amina. Cada una de las unidades estructurales de las proteínas.

Aminoácido ácido. Es el que tiene carga negativa en relación con el pH neutro; por ejemplo, el ácido glutámico o el aspártico.

Aminoácido básico. Es el que tiene un pH con carga positiva; como la arginina y la lisina que tienen esta característica.

Amino-terminal. Un aminoácido localizado al final de una cadena polipeptídica de proteína.

Amitosis. Forma irregular de la división nuclear sin intervención de huso y en la que no se observan las fases normales de la división celular; por lo cual, los cromosomas no necesariamente se distribuyen igual.

Anaeróbico. Organismo capaz de sobrevivir sin oxígeno, como ciertas bacterias y levaduras.

Anaerobio. Relativo a microorganismos que viven (o procesos que se llevan a cabo) en ausencia de oxígeno molecular.

Anaerobio facultativo. Microorganismo con aptitud de vivir en condiciones aerobias (con oxígeno) o en anaerobias (sin oxígeno).

Anafase. Estadio de la división por mitosis o por meiosis en el que los cromosomas en metafase emigran de la placa ecuatorial a los polos de la célula. La anafase es una etapa continua entre la metafase y la telofase.

Androceo. Órgano floral masculino, integrado por uno o más filamentos y anteras que contienen a los granos de polen (gametos masculinos).

Androesterilidad. Esterilidad masculina que puede ser por genes, citoplásmica o por ambas causas. Se aprovecha en la producción de semilla de híbridos en especies monoicas unisexuales o hermafroditas.

Androgameto. Gameto masculino.

Androgénesis. Forma apomíctica de reproducción por medio de un gameto masculino, por ejemplo, de un grano de polen sin intervenir la fecundación del óvulo.

Andrógenos. Grupo de hormonas esteroides producidas en los órganos sexuales masculinos que promueve el desarrollo de caracteres sexuales secundarios en especies animales.

Androginoica. Planta que en el mismo pie tiene flores masculinas y flores femeninas; es decir, las especies monoicas.

Androica. Planta que forma sólo flores masculinas.

Andromonoica. Planta que presenta flores hermafroditas y flores uni-sexuales masculinas.

Androsoma. Cromosoma sexual masculino; por ejemplo, el cromosoma “Y” en el hombre.

Anemófila. Sinónimo de anemógama. Planta que se fecunda a través del polen que es trasladado por el viento.

Aneuploide. Célula que tiene cromosomas de más (Hiperploide) o de menos (Hipoploide), pero que no son múltiplos de genomios completos (Euploides); por ejemplo, aneuploides: trisómico ($2n+1$), monosómico ($2n-1$), nulisómico ($2n-2$).

Aneuploidía. Organismo con el número somático de cromosomas no múltiplo en el número haploide. Si el número básico de cromosomas de una especie es X y el complemento es $2X$, un individuo con $2X$ más o menos es un aneuploide.

Anfiploide (o anfidiplóide). Individuo que se ha originado por una hibridación entre especies y que posee el complemento cromosómico total de las especies progenitoras. Generalmente se produce por la duplicación del número cromosómico de la planta híbrida F1. También se le denomina alotetraploide.

Angiosperma. Clasificación taxonómica de las plantas que producen semillas encerradas en frutos, que se forman por el desarrollo del pistilo de la flor.

Ángstrom. Longitud correspondiente a unas cien millonésimas de centímetro.

Antera. Parte superior del estambre que contiene los granos de polen. El receptáculo, de acuerdo a la especie puede o no tener su filamento. La antera generalmente tiene dos cavidades denominadas tecas.

Anteridio. Órgano sexual masculino de algunos hongos.

Antesis. Proceso de dehiscencia de las anteras, o sea el periodo de distribución de polen.

Antibiosis. Efecto tóxico o deletéreo directo de un organismo sobre otro.

Antibiótico. Compuesto químico producido por bacterias u hongos que se emplea diluido para destruir microorganismos infecciosos o inhibir cualquier otro organismo.

Anticodón. Lo constituyen tres nucleótidos en secuencia en una molécula de RNA trasmisor para reconocer otra secuencia complementaria de nucleótidos que integran un codón en la molécula del RNA mensajero.

Anticuerpo. Proteína nueva o modificada que producen los animales de sangre caliente en respuesta a un antígeno extraño que se les ha inyectado.

Antígeno. Proteínas extrañas y en ocasiones carbohidratos y lípidos complejos que, al inyectarse en los animales, inducen la formación de anticuerpos.

Antimitóticos. Compuestos químicos o agentes físicos que impiden o inhiben los procesos de mitosis.

Antimutagen. Sustancia química o agente que impide o disminuye la proporción de las mutaciones inducidas o las naturales.

Antípodas. Designación para los tres núcleos haploides que se sitúan en el extremo contrario al micrópilo durante la gametogénesis femenina.

Antisuero. Suero sanguíneo de los animales de sangre caliente, que contiene anticuerpos.

Antocianina. Pigmento vegetal de color entre azul y rojo.

Antoxantina. Pigmento vegetal de color amarillo.

Antropogénico. De origen humano. Se refiere a sustancias, causas o efectos originados por el hombre.

Apareamiento. Acoplamiento entre progenitores, o de unión entre cromosomas homólogos.

Apareamiento al azar. Cruzamiento entre los individuos de una población en sus formas posibles, sin ninguna restricción en especies alógamas en panmixia.

Apareamiento cromosómico. Acto de unión de un cromosoma con su homólogo, quedando todos sus loci con sus genes uno en frente de su alelo correspondiente a lo largo de sus cromosomas. El apareamiento se inicia en la subfase de cigoteno de la profase I en la meiosis.

Apareamiento entre plantas. Cruzamiento de una planta con otra en especies alógamas o en segregantes de especies autógamas, para obtener en estas últimas mayor recombinación y segregación genética aprovechable en procesos de selección.

Apareamiento selectivo. Cruzamiento de plantas escogidas por caracteres deseables en ambos progenitores, cuyos resultados cambiarán las frecuencias génicas en las poblaciones.

Ápice. Porción terminal.

Apogamia. Caso de apomixis, en el que se realiza la formación de un embrión a partir de una célula gamética sin fecundar. Es una forma de reproducción vegetativa por contener la semilla la composición genotípica sólo de la planta materna.

Apomixis. Forma de reproducción en la cual se producen nuevos individuos sin fusión nuclear o celular. El embrión se desarrolla de un huevo no fertilizado, o de tejidos, como el integumento que rodea el saco embrionario.

Apresorio. Extremo hinchado de una hifa o tubo germinativo que facilita la fijación y penetración de un hongo en su hospedero.

Aptitud combinatoria. Respuesta de la heterosis sobre la productividad, u otro carácter, de las líneas puras en sus combinaciones híbridas o de una línea pura al cruzarse con las demás en la formación y evaluación de sus híbridos.

Aptitud combinatoria específica. Comportamiento de combinaciones específicas de líneas genéticas en cruzas, con relación al comportamiento promedio de todas las combinaciones.

Aptitud combinatoria general. Comportamiento promedio o general de una línea genética en una serie de cruzas.

Arquetipo. Sinónimo de «idiotipo».

Asexual. Reproducción vegetativa en la que no intervienen los gametos; por lo mismo, la descendencia debe contener el mismo genotipo de la planta madre; por ejemplo, la reproducción asexual de los tubérculos, rizomas, estolones, bulbos, esquejes, cepas, yemas, estacas, injertos, etcétera.

ATP (Adenosín trifosfato). Compuesto que se forma por la fosforilación del ADP que almacena y libera energía para las diversas funciones de la célula.

Autoalopoliploide. Célula o individuo cuyos cromosomas proceden de duplicaciones en sus genomas por autopoliploidía y aloploidía; en consecuencia, la autoalopoliploidía se presenta con niveles de exaploides o más de sus genomas.

Autoestéril. Planta incapaz de formar semilla viable por autofecundación, debido a factores de autoincompatibilidad por acción de alelos múltiples o por otras causas de origen genético.

Autofecundación. Que se fecunda a sí misma. En especies autóгамas, y aún más en las cleistógamas, se efectúa la fecundación con polen dentro de la misma flor por su condición monoica y hermafrodita, constituyendo así especies homocigóticas en forma natural.

Autofértil. Organismo capaz de fertilizarse y producir semillas, después de la autopolinización.

Autofertilización. Capacidad de una planta de producir semillas viables o frutos con polen del mismo cultivar.

Autógamas. Plantas que consisten por lo general en una mezcla de muchas líneas homocigóticas, muy relacionadas que, aunque crecen próximas, permanecen más o menos independientes entre sí en la reproducción. Las plantas individuales de dichas poblaciones son posiblemente homocigotos vigorosos.

Autogamia. Proceso de fecundación de los óvulos de una planta con polen de la misma (autofecundación) que origina poblaciones homocigotas.

Autoincompatibilidad. Impedimento total en algunas especies para que la fecundación se lleve a cabo, o impedimento parcial en otras especies, debido a la acción de series de genes alelomórficos múlti-ples; por ejemplo, los genes S1, S2, S3, S4, etcétera.

Autopoliploide. Planta que duplica, triplica o aumenta sus genomios completos de cromosomas. Sinónimo de autoploide.

Autosoma. Designación para cualquier cromosoma que no sea sexual. En la especie humana existen 22 pares de autosomas más dos cromosomas sexuales (XX en mujeres o XY en varones).

Autotetraploide. Célula o individuo diploide que ha duplicado sus genomios, conteniendo así cuatro series de cromosomas de la misma especie dentro del grupo de los euploides.

Autotrofia. Mecanismo metabólico que permite a las plantas verdes y a ciertas bacterias vivir de sustancias sencillas como CO₂, nitratos, fosfatos, etcétera.

Autotróficas facultativas. Son bacterias que metabolizan compuestos inorgánicos u orgánicos indistintamente.

Autótrofos. Organismos capaces de fijar la energía de la luz y producir su propio alimento a partir de sustancias inorgánicas simples.

agua, bióxido de carbono, nitratos, etc.), por el proceso de la fotosíntesis. Se les denomina también productores.

Auxina. Compuesto químico-orgánico hormonal que produce en las plantas, entre otros efectos, la elongación o volumen celular; por ejemplo, el ácido indolacético.

B

Backcross. Sinónimo de retrocruza.

Bacteria. Organismo microscópico unicelular que carece de clorofila y que se multiplica por fisión.

Bacteria autotrófica. Bacteria que obtiene energía oxidando las sustancias inorgánicas.

Bacteria heterotrófica. Bacteria que obtiene energía por la degradación de la materia orgánica.

Bacteria nitrificante. Bacteria que posee la facultad de convertir nitrógeno inorgánico en formas, particularmente nitratos, susceptibles de ser utilizados inmediatamente por las plantas.

Bacteriófago. Virus denominado fago, el que vive como huésped de una célula bacteriana. Los bacteriófagos pueden ser atenuados o virulentos, cuya lisis ha servido para el estudio genético o herencia en bacterias y virus.

Banco de germoplasma. Sitios o lugares donde se mantiene a individuos representativos o a sus partes reproductivas (semillas, esporas, semen congelado, etc.), con el fin de evitar la pérdida de la diversidad genética necesaria en el proceso de selección natural o artificial.

Banco genético. Instalación adecuada para preservar o conservar y multiplicar el germoplasma de variedades, especies o géneros. Se designa como *in situ* si se establece como banco genético en su lugar nativo y como *ex situ* si se establece fuera del área ecológica original.

Bases nitrogenadas. Se encuentran en los ácidos nucleicos como bases púricas –la adenina o la guanina– y bases pirimídicas –la citosina o la timina– como constituyentes del ADN.

BC1, BC2, etc. Simbología para referirse a la primera, segunda o más retrocruzas (*Backcross* en inglés). De la cruce original de dos progenitores, se continúa con cruces hacia uno de los progenitores; por ejemplo: A x B (A x B) x B, etc. En español es más correcto designar a las retrocruzas como R1, R2, etc.

Bigenérico. Se refiere a un híbrido que se obtiene de la cruce de dos géneros taxonómicos; en cuyo caso, se denomina híbrido intergenérico.

Binominal. Se refiere al sistema que propuso Linneo para la designación de género y de especie; por ejemplo, *zea mays*.

Binucleada. Célula que contiene dos núcleos.

Biodiversidad. Variedad de las formas de vida, sus funciones ecológicas y la diversidad genética que contienen.

Bioensayo. Cuantificación del efecto de un factor determinado sobre un organismo; el factor puede ser, por ejemplo, una sustancia tóxi-ca, calor, frío o sequía.

Bioestadística. Ciencia matemática que cuantifica los datos medibles y numéricos en los seres vivos, o en sus restos, para unirlos, estu-diarlos o tabularlos para su interpretación y análisis biométrico.

Biogénesis. Literalmente generación de la vida; teoría del origen de la vida, del desarrollo y de la evolución de las especies vegetales y animales.

Biogenética. Principio fundamental de las leyes biológicas que establece la continuidad filogenética de las especies y que rechaza la teoría de la generación espontánea.

Biometría. Ciencia que trata de la aplicación de los métodos estadísticos a los problemas biológicos.

Biotecnología. Tecnología de producción que se desarrolla con base en procesos biológicos.

Biótico. Organismo que conforma la parte viviente de los ecosistemas.

Biotipo. Población en la que todos los individuos tiene un genotipo idéntico.

Bisexual. Planta que tiene androceo y gineceo, puede ser monoica hermafrodita o monoica unisexual.

Bisexual (especie). En plantas, se refiere a la existencia de especies dioicas; es decir, plantas con sexos separados en los individuos.

C

Cálculo de la heterosis. Existen varias fórmulas para calcular la heterosis según sean los componentes o generaciones que las inte-gran, siendo la más simple la propuesta por Hayman que es la dife-rencia entre la generación F1 y el promedio de su progenie expresada en porcentaje.

Callo. Término aplicado en el método de cultivo de tejidos hasta antes de la diferenciación morfológica y fisiológica de una especie, variedad o género. El callo se desarrolla en un medio aséptico de cultivo.

Cápside. En los virus, es la cubierta proteica que forma la cubierta cerrada o tubo que contiene al ácido nucleico y que consiste de las subunidades proteicas o capsómeros.

Capsómero. Denominada también subunidad proteica; es una pequeña molécula de proteína que representa la unidad química y estructural de la cubierta proteica (cápside) de un virus.

Carácter. La expresión de un gene, tal como se manifiesta en un fenotipo.

Carácter absoluto. El que se establece por sus rasgos distintivos en la clasificación taxonómica o por caracteres definidos entre poblaciones o entre individuos.

Carácter adaptativo. Se origina por la selección natural debido a la interacción del genotipo con el medio ambiente y se expresa a través de cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos, etc.; en los individuos de una población, durante la evolución de la especie por medio de la segregación y de la recombinación genética o por mutaciones.

Carácter adquirido. Es una expresión modificada en el fenotipo, debida a la influencia del medio ambiente, que no es heredable.

Carácter cualitativo. Es el que se manifiesta por la acción de uno o pocos pares de genes mayores (oligogenes); de tal manera que los fenotipos son fácilmente diferenciables y no son modificados por el medio ambiente, como en la herencia típicamente mendeliana.

Carácter cuantitativo. Un carácter que está determinado por una serie de genes independientes que tiene efectos acumulativos.

Carácter deletéreo. Es el que afecta a un organismo en sus funciones de desarrollo o en su fisiología, causando detrimento o reducción en su supervivencia por efectos de genes subletales, detrimentales, etc.

Carácter holándrico. Es el transmitido sólo a través del padre, cuya expresión se debe a genes ligados al cromosoma «Y»; por lo tanto, este tipo de manifestación no se observa en las hembras.

Carácter limitado por el sexo. Manifestación del carácter sólo en el sexo definido; por ejemplo, la producción de leche sólo en hembras normales.

Carácter marcador. Carácter que se emplea en la selección de individuos aprovechando genes con valor de ligamento factorial muy bajo; esto minimiza las probabilidades de intercruzamiento génico y así, al seleccionar por un carácter prácticamente se está seleccionando otro carácter, favorable indirectamente.

Carácter sexual primario. Es el que manifiestan los individuos que producen sólo gametos masculinos o sólo gametos femeninos.

Carácter sexual secundario. Carácter que se manifiesta por la acción de hormonas masculinas o por hormonas femeninas; el cual, no es heredable.

Cariocinesis. Etapa de la división celular por mitosis o por meiosis en las que se integran las membranas de los dos núcleos; para después formarse la membrana celular (citocinesis) y terminar en dos células.

Carioteca. Membrana o envoltura celular.

Cariotipo. Es un cariógrama que consiste en el diseño de la morfología, número y tamaño de los cromosomas característicos de una especie, configurados en un esquema.

Cariotipo básico. Es el de un monoploide.

Casmogamia. Derivación del griego que significa gametos expuestos en flores abiertas que diseminan el polen; cuyo mecanismo es característico de las especies alógamas con polinización libre.

Castrar. En animales es la extirpación de los órganos sexuales primarios. Acción de castrar. En plantas se denomina emasculación a la extirpación del androceo.

Célula. Unidad orgánica fundamental de los seres vivos uni o pluricelulares. La morfología de las células es muy diversa y esencialmente está formada por el protoplasma, plastidios u organelos, cromosomas, núcleo, citoplasma en las células eucarióticas de los organismos superiores vegetales o animales. En las bacterias y otros grupos de procariotas no existe membrana nuclear. Las células en organismos eucariotes y específicamente en plantas normalmente son diploides, pero también existen poliploides como parte de la evolución de las especies.

Célula madre. Microsporocito o megasporocito primario que por medio del proceso de meiosis producirán los gametos masculinos o femeninos.

Célula megáspora madre. Célula diploide del ovario, la cual da origen por medio de la meiosis a cuatro megásporas haploides.

Célula meristemática. Célula isodiamétrica que contiene un protoplasma denso con pequeñas vacuolas y tienen paredes finas.

Célula micróspora madre. Célula diploide de la antera, que da origen mediante la meiosis a cuatro micrósporas haploides.

Célula oclusiva. Célula guardia o guardiana encargada de la apertura y cierre del ostiolo durante el intercambio gaseoso en la hoja.

Célula parenquimática. Célula de paredes finas que tienen grandes vacuolas centrales que fuerzan al citoplasma y al núcleo contra la superficie interna de sus paredes, sus funciones son almacenar alimento, intervenir en el proceso de fotosíntesis, en la curación de las heridas y en la formación de estructuras adventicias.

Célula somática. Aquélla de los tejidos del soma o cuerpo, el cual posee dos dotaciones de cromosomas, una de las cuales proviene del progenitor femenino y la otra del masculino; se emplea en oposición al tejido germinal que da origen a los gametos.

Células diploides. Las que contienen dos genomios o doble complemento cromosómico como en las células somáticas o en el cigoto, producto de la unión del gameto masculino y femenino.

Células en empalizada. Células alargadas que generalmente forman la parte superior del mesófilo en las hojas.

Células gaméticas. Células haploides, masculina o femenina, que son el vehículo de la continuidad de la vida y que al fecundarse, son las partes que transmiten la vida de las especies.

Células germinales. Células animales que por meiosis producen óvulos o espermatozoides. Más o menos, es el equivalente de célula vegetal madre, que por meiosis produce gametos masculinos o gametos femeninos.

Células haploides. Células con un solo genomio, denominadas también gametos.

Centimorgan. Unidad de cruzamiento correspondiente al uno por ciento del intercruzamiento cromosómico, también denominado valor de ligamiento factorial. El centimorgan es un nuevo término para expresar la distancia relativa entre dos genes para conformar los mapas cromosómicos de las especies y se designa como cM.

Centríolo. Uno de los dos corpúsculos orgánicos que junto con el aster y la centrosfera integra a los centrosomas extranucleares que emigran hacia los polos en la metafase de la división celular, donde se unen las fibras del huso acromático con los centrómeros de los cromosomas.

Centrómero. Lugar o punto en que se unen las fibras del huso acromático con el cromosoma en la metafase; para que en la anfase los cromosomas sean conducidos hacia los polos. En cromosomas normales, la posición del centrómero siempre es la misma y puede, por su localización, formar dos brazos iguales o dos brazos desiguales en cada cromosoma. Al centrómero también se le designa cinetócoro.

Centro primario de diversidad genética. Localidad regional donde se encuentra el origen de las especies vegetales a nivel mundial. Este concepto culminó con la investigación de N. I. Vavilov en 1936 al establecer ocho centros primarios de origen donde se encuentra la mayor diversidad genética de una especie debida solamente a la selección natural por adaptación al medio.

Centro secundario de diversidad genética. Región o hábitat ecológico en donde se han dispersado la o las especies provenientes de un «Centro primario» y que continuaron con

sus procesos de evolución (selección natural, recombinación y segregación genética, mutaciones, etc.), originando así una nueva área de diversidad genética.

Centrosoma. Cuerpo situado fuera del núcleo, que interviene en la división celular en animales y raramente en vegetales inferiores, para formar el huso acromático. El centrosoma está constituido por el centriolo, el aster y la centrosfera.

Ciclo vegetativo. Número total de días desde la siembra hasta la cosecha de una especie cultivada. Este concepto es importante para clasificar las variedades en precoces, intermedias o tardías.

Cigoteno. Subfase posterior al leptoteno y anterior al paquiteno, que se caracteriza por el apareamiento de los cromosomas homólogos durante la profase I de meiosis.

Cigoto (zigoto). Producto de la unión de un gameto masculino con un gameto femenino formando una célula diploide; la cual por continuas divisiones mitóticas formará al embrión y éste producirá un nuevo individuo con información genética del padre y de la madre.

Citocinesis. División de una célula en dos al formarse la membrana celular que hace la separación entre las células hijas resultantes.

Citogenética. Rama de la genética que estudia el número y la morfología de los cromosomas, los procesos de mitosis y de meiosis, el origen y la transmisión y recombinación de genes, la segregación cromosómica normal o sus aberraciones, casos de poliploidía, incluso la acción de plasmagenes o de otras estructuras que directa o indirectamente influyen en la genética.

Citología. La ciencia que trata de la estructura, la función y el ciclo vital de las células.

Citoplasma. Sinónimo de citosoma, que es el protoplasma o la sustancia y sus orgánoides contenidos entre la membrana nuclear y la membrana celular. El citoplasma tiene importancia en la herencia de algunos caracteres por contener plasmagenes, cuyo conocimiento terminó con la antigua aseveración de que la herencia sólo se debía a los genes localizados en los cromosomas contenidos en el núcleo.

Cleistógama. Planta o especie completamente autógama, cuya polinización se realiza en flores cerradas para su autofecundación.

Clon. Todos los individuos derivados por reproducción vegetativa de un solo individuo original, grupo de individuos que descienden por mitosis de un antecesor común.

Clorofila. Pigmento verde presente en la mayoría de las plantas, gracias al cual pueden realizar la fotosíntesis.

Cloroplastos. Organelos de las plantas verdes equipados bioquímicamente para convertir la energía luminosa en energía alimenticia.

Clorosis. Amarillamiento de los tejidos normalmente verdes ocasionado por la destrucción de la clorofila o al no poder sintetizarla.

Codificación. Proceso mediante el cual la secuencia de nucleótidos de una cierta porción del RNA determina la secuencia de aminoácidos durante la síntesis de una proteína particular.

Código genético. Se refiere a la información contenida en los genes para la expresión de caracteres. Es la combinación de tripletes se-cuenciales constituidos por nucleótidos de adenina-timina, y guanina-citocina para integrar moléculas de ADN que activen las reacciones enzimáticas de un gene. Finalmente, los genes están ordenados en los cromosomas.

Codominancia. Término asignado a la interacción de dos genes de una serie de alelomorfos múltiples para diferentes expresiones de un carácter; por ejemplo, la expresión de grupos sanguíneos en el hombre con tres genes alelos correspondientes a un mismo locus, en donde, los genes A y B son codominantes y uno a otro son dominantes sobre el gene O, originando los siguientes tipos y grupos de sangre: A = AA o AO, B = BB o BO, AB = AB y O = OO.

Codón. Conjunto de un triplete de nucleótidos adyacentes de una molécula de RNA que determina un aminoácido para la síntesis de una proteína (gene) específica.

Coefficiente de correlación. Parámetro bioestadístico cuyo valor se encuentra entre -1 y +1.

Coefficiente de endogamia. Parámetro genético que evalúa resultados de cruzamientos estrechos entre individuos emparentados.

Coefficiente de regresión. Parámetro estadístico que explica y determina la asociación de una variable independiente (X), con otra variable (Y); es decir (Y) es una función de (X). La regresión se usa generalmente para predecir (Y) conociendo (X), o para determinar la relación entre las dos variables. El coeficiente de regresión es igual a la sumatoria de «XY», entre la sumatoria de «X» cuadrada.

Coefficiente de selección. Una medida del cambio relativo en frecuencia génica entre generaciones, como resultado de una selección diferencial.

Coefficiente de variación. Este es un valor de la desviación estándar expresado como un porcentaje de la media. Es una medida de variación que es independiente de la unidad de medida, y que por eso resulta muy útil para comparación entre poblaciones diferentes.

Coefficiente de variación. Parámetro estadístico que determina la variabilidad expresada en porcentaje.

Colchicina. Un alcaloide que originalmente se obtenía del *Colchium autumnale* (especie vegetal) y actualmente se produce sintéticamente. Se usa en genética para duplicar cromosomas al destruir las fibras del huso acromático, impidiendo así la cariocinesis y la cito-cinesis o duplicación celular.

Colinealidad. Paralelismo que se caracteriza porque el orden secuencial y lineal que existe en los nucleótidos del ADN es el mismo orden lineal de los aminoácidos en una proteína.

Compatibilidad. Se refiere a la capacidad de autofecundación de una planta, o al cruzamiento entre plantas, sin existir impedimento genético, morfológico o fisiológico.

Complejo de Golgi. En las células animales es una región pericuclear compleja, asociada a la secreción; en las células vegetales son placas aplanadas denominadas dictiosomas.

Consanguinidad. Apareamiento de organismos íntimamente emparentados; en las plantas, generalmente, por autopolinización.

Control biológico. Control de poblaciones dañinas mediante depredadores naturales, como parásitos, bacterias o virus que provocan enfermedades. Un ejemplo es el control de los áfidos por medio de la mariquita.

Control integrado. Medio que intenta utilizar todos los métodos disponibles para el control de una enfermedad o de todas las enfermedades y plagas de un cultivo para lograr un mejor control al menor costo con un daño mínimo del medio ambiente.

Cotiledón. Primera hoja embrionaria que se desarrolla de la semilla; en las monocotiledóneas hay una sola mientras que hay un par de ellas en las dicotiledóneas.

Criptógamas. Designación taxonómica para las plantas que no tienen flores como los helechos (vasculares) y los hongos (no vasculares).

Cromátida. Una de las dos estructuras en forma de filamentos que se forman en la duplicación de un cromosoma, para formar cromosomas hijos.

Cromosomas. Los cromosomas están compuestos de ADN y proteínas, son los que llevan la información genética; cuerpos microscópicos que se tiñen intensamente y que son visibles en el núcleo de una célula en el momento de la división nuclear. El número de cromosomas es generalmente constante para cada especie. Son portadores de los genes que se hallan dispuestos en orden lineal; los cromosomas tienen un ciclo característico en el que cambia drásticamente su morfología en las diversas fases de la división celular (meiótica o mitótica).

Cromosoma telocéntrico. Es el cromosoma cuyo centrómero está situado en un extremo o casi al final del cromosoma.

Cromosoma W. Designación para el cromosoma sexual cuando existe homogametismo masculino (WW).

Cromosoma X. Designación para el cromosoma sexual cuando existe homogametismo femenino (XX).

Cromosoma Y. Designación para el cromosoma sexual cuando existe heterogametismo masculino (XY).

Cromosoma Z. Designación para el cromosoma sexual cuando existe homogametismo femenino (WZ).

Cromosomas homólogos. Cromosoma que se aparean durante la primera división en la meiosis. Cada miembro del par tiene una secuencia correspondiente de locus de genes y procede de un progenitor diferente.

Cromosomas sexuales (allosomas o heterocromosomas). Los cromosomas que están particularmente conectados con la determinación del sexo. En los mamíferos y en las moscas las hembras tienen dos cromosomas X y el macho uno Y y otro X. En algunas especies la determinación sexual es ZZ (macho) y ZW (hembra). En otras especies la hembra lleva XX, el macho XO.

Cruza. El apareamiento de un progenitor femenino con otro masculino para realizar la fecundación, al fusionarse sus gametos, para obtener un individuo o población de ellos en la descendencia híbrida, la que puede ser un mismo genotipo heterocigoto si sus progenitores son líneas homocigóticas o muchos genotipos si uno o los dos progenitores son heterocigotos para el o los caracteres en estudio.

Cruza dialélica. Cruzamiento de progenitores en todas las combinaciones tomando dos a la vez; todas las cruzas posibles entre los individuos de un grupo.

Cruza doble. Es la que se obtiene al cruzar dos híbridos simples (cruzas simples), en donde participan 4 líneas puras; por ejemplo (A x B) (C x D). 46

Cruza fraternal. Producto de cruzas entre plantas hermanas de línea pura, de una variedad, etc., mediante polinización controlada (artificial) para fines de reproducción de semillas y conservación de la pureza genética.

Cruza múltiple. Es la que finalmente se obtiene con una serie de líneas puras o de variedades en donde primero se obtienen las cruzas simples, después al cruzarse éstas se forman las cruzas dobles, posteriormente con éstas formar las cruzas cuádruples y por último se forman las cruzas múltiples.

Cruza natural. Polinización cruzada generalmente bajo condiciones naturales, con una planta cuya constitución genética es diferente.

Cruza probadora. Sinónimo de craza regresiva. Es la craza que se hace para identificar el o los genotipos de un fenotipo en caracteres monogénicos con dominancia completa; por ejemplo, $AA \times aa = Aa$ y $Aa \times aa = Aa + aa$. En la primera craza regresiva con «aa», indudablemente el genotipo es AA. En la segunda craza regresiva con «aa», indudablemente el genotipo es Aa. Los genotipos AA y Aa son fenotípicamente iguales pero genotípicamente diferentes que se identifican con la craza probadora.

Cruza recíproca. Denominada también craza directa y craza inversa, en donde, en la primera, un progenitor funge como hembra y el otro progenitor actúa como macho; en la segunda (inversa), los progenitores son de sexos contrarios; el resultado de ambas cruzas (directa e inversa) es genotípicamente igual, excepto si actúan plasmagenes (herencia materna) en tal caso los resultados serán diferentes.

Cruza regresiva. Una craza de híbrido con uno de sus progenitores o con un organismo equivalente genéticamente, o una craza de híbrido con un homocigote recesivo.

Cruza simple. Es la que se obtiene al cruzar dos líneas puras para formar un híbrido doble. La craza simple también se puede realizar entre dos variedades, dos especies, dos razas; y en general, la craza entre dos progenitores.

Cruza superior. Una craza entre una línea de alta consanguinidad y cualquier variedad o raza híbrida.

Cruzas recíprocas. Dos cruzas entre dos plantas o líneas en las que el progenitor masculino de una craza es el progenitor femenino de la segunda craza, por ejemplo, $A \times B$ y $B \times A$.

Cuadro de Punnet. También conocido como cuadro de ajedrez o de doble entrada, que se usa en genética elemental para realizar las combinaciones posibles de gametos en la formación de los genotipos y obtener después las relaciones fenotípicas o genotípicas en la herencia mendeliana.

Cultivar. Planta derivada de una variedad cultivada que se ha generado y persistido como cultivo, no necesariamente se puede referir como una especie botánica, pero tiene importancia hortícola, o botánica, suficiente como para requerir un nombre. Taxonómicamente es la designación agronómica de una variedad (se abrevia «cv»).

Cultivo de embriones. Métodos con asepsia, medio nutritivo y condiciones controladas para obtener un buen desarrollo de embriones que de otra forma no prosperarían; por ejemplo, algunos embriones de cruzas interespecíficas o intergenéricas.

Cultivo de tejidos. Reproducción de células para la formación de tejidos u órganos en un medio *in vitro*; para posteriormente continuar con la diferenciación de tejidos u órganos constituyentes de la planta adulta.

D

Darwinismo. Teoría y explicación propuesta por Carlos Roberto Darwin y publicada en 1859 con el título *El origen de las especies*, cuya síntesis se basa en cuatro principios fundamentales: la variabilidad, la herencia, la selección natural y la lucha por la vida.

Decumbente. Tallos tendidos y encorvados hacia arriba.

Dehiscencia. En botánica, se refiere a la apertura de frutos (vainas, silicuas, etc.), de quillas florales, de anteras, de esporangios, etc. En la madurez de las plantas, la dehiscencia es un medio de dispersión y de propagación de semillas, dispersión de polen o dispersión de esporas de hongo.

Dehiscente. Tipo de fruto seco en el cual el carpelo se parte definitivamente a lo largo en la madurez.

Delección. Mutación cromosómica debida a pérdida de una parte intercalar de un cromosoma.

Depresión endogámica. Es la pérdida de vigor y la aparición de caracteres indeseables en plantas alógamas por efectos de autofecundación, que conduce a la homocigosis recesiva de genes letales, subletales, detrimentales o a interacciones poligénicas.

Depresión por consanguinidad. Pérdida de vigor e incremento de la mortalidad, en generaciones sucesivas, debido a consanguinidad.

Desinfestante. Agente que destruye o inactiva a los patógenos del medio ambiente o de la superficie de una planta y órgano, antes de que se lleve a cabo la infección.

Desoxirribosa. Componente básico del ADN que sirve de unión entre las bases púricas o pirimídicas con intervención de un fosfato inorgánico, para la integración de un nucleótido. La desoxirribosa es un azúcar que ha perdido un oxígeno al ser reemplazado un ox-hidrilo por un hidrógeno.

Desviación genética. De acuerdo con la Ley de Hardy-Weinberg, es un disturbio o desequilibrio en las frecuencias génicas o genotípicas en una población; o bien, debida a un muestreo que no representa la variabilidad genética de una especie.

Dialélica. Cruzas en todas sus combinaciones entre machos y hembras de variedades, líneas puras, razas, subespecies, etcétera.

Dicotiledónea. Grupo de especies de las angiospermas que se caracterizan por tener dos cotiledones envolviendo al embrión de las semillas como en las leguminosas.

Dicotómico. Que se bifurca en dos ramas o segmentos.

Dihaploide. Designación para un gameto proveniente de un autotetraploide o de un alelotetraploide.

Dihíbrido. Individuo heterocigoto para dos pares de genes de herencia independiente que manifiestan dos caracteres diferentes y la gene-ración F₂, produce la relación mendeliana 9:3:3:1 con 4 fenotipos distintos.

Dioica. Tipo de expresión sexual donde la planta produce flores estaminadas y pistiladas en individuos separados.

Diploide. Que tienen dos juegos (genomios) de cromosomas; un número cromosómico de 2n, como en un cigoto. El tejido somático es normalmente diploide, en contraste con las células germinales que son haploides.

Diploide funcional. Especie aloploide, cuya segregación y recombinación cromosómica se comporta como si fuera un verdadero diploide. De hecho, gran parte de los poliploides que se establecen en la naturaleza, multiplicándose normalmente, después se les deno-mina diploides.

División celular. Proceso de reproducción celular por mitosis o por meiosis, normalmente con cariocinesis y con citocinesis.

División meiótica. Proceso de la división celular en la gametogénesis que consiste de profase I con las subfases leptoteno, cigoteno, paquiteno, diploteno y diacinesis. Prometáfase I, metafase I, anafase I y telofase I de la división reduccional o heterotípica; en donde cada una de las dos tiene «n» cromosomas. En la segunda división ecuacional, se continúa con la profase II, prometáfase II, metafase II, anafase II y telofase II; culminando con la formación de tétradas haploides o gaméticas de la división ecuacional.

División mitótica. Proceso genético de la secuencia normal en la división de células somáticas durante la profase, metafase, anafase y telofase; en donde, de una célula somática con 2n cromosomas, las células hijas contienen también sus 2n cromosomas; en otras pala-bras, conservan su misma constitución diploide y en consecuencia, el mismo genotipo.

Doble fecundación. Proceso genético característico de las plantas; en donde un núcleo generatriz del grano de polen se une con la ovocélula u oosfera para formar el embrión (2n cromosomas) y el otro núcleo generatriz del grano de polen se fusiona con los dos núcleos polares para formar el endospermo (3n cromosomas) y finalmente la semilla.

Dominancia. El hecho de ejercer una influencia principal en la com-posición numérica o la dinámica de la energía interna en una co-munidad.

Dominancia incompleta. La producción de un efecto por dos alelos diferentes, que es intermedio entre los efectos producidos por los mismos alelos, en condición homocigótica.

Dominancia parcial. Falta de dominancia completa; la producción de un híbrido intermedio entre los tipos progenitores.

Dominante. Un gene que se manifiesta exclusivamente en un híbrido, con la exclusión de su alelo contrapuesto (recesivo); un carácter que se manifiesta en el fenotipo de un híbrido con exclusión del carácter contrapuesto (recesivo).

Dormancia. Estado de sobrevivencia en condiciones ambientales adversas (frío, fotoperiodo, sequía, etc.), en semillas, esporas u órganos vegetativos; mediante un periodo de actividad mínima en los procesos metabólicos.

Drosophila melanogaster. Nombre científico de la mosca de la fruta o del vinagre, en la que se han realizado la mayoría de las investigaciones genéticas y citológicas, con ello se han aumentado los conocimientos de los mecanismos de la herencia y de la variación. El mapa génico y cromosómico más completo es el de esta mosquita.

E

Ecología. Ciencia que trata y estudia las relaciones entre los organismos (plantas o animales) con el medio ambiente en el que viven.

Ecoespecie. Población adaptada a un medio ambiental determinado que al cruzarse con otras especies con el mismo o diferente número cromosómico, se presenta en la progenie una mayor o menor fertilidad.

Ecotipo. Grupo de organismos o de biotipos que se han adaptado a un medio ecológico particular como subdivisión de una especie y que presentan una morfología o fisiología distintiva.

Efecto de invernadero. Efecto de la atmósfera sobre la radiación entrante y saliente. La radiación solar es predominantemente de longitudes de onda corta y pasa rápidamente a través de la atmósfera. La radiación terrestre es de longitud de onda mucho más larga y queda atrapada o es reflejada por la atmósfera. La atmósfera actúa como un vidrio de invernadero debido a su transmisión selectiva de la energía radiante.

Emascular. La eliminación de anteras de un botón floral o de una flor, antes del derrame del polen. La emasculación es un paso preliminar normal en las cruces, para evitar la autopolinización.

Embriogénesis. En cultivo de tejidos se refiere en general a la formación de embriones y en particular a la regeneración de plántulas derivadas de callos.

Embrión. La planta rudimentaria dentro de una semilla. El embrión se origina a partir del cigoto.

Enanismo. Carácter de poca altura debido a genes específicos, que corresponde al anglicismo: *Dwarfism*; por ejemplo, los trigos, maíces, cocoteros, etc., enanos en variedades mejoradas para aumentar la productividad.

Endogamia. Cruzamiento entre individuos íntimamente emparentados, lo que favorece a la homocigosis, que en algunos casos es perjudicial porque pueden presentarse efectos detrimentales, letales, subletales o deletéreos en algunos caracteres.

Endonucleasa. Enzima que rompe las uniones de hidrógeno del ADN de cualquier organismo en sitios específicos del cromosoma, formando así fragmentos que pueden contener de uno a 10 genes. En la duplicación del ADN, la endonucleasa rompe las uniones del hidrógeno separando así a la doble hélice constituida por los nucleótidos.

Endosperma. Tejido triploide que procede de la fusión triple de un núcleo espermático, con el núcleo polar del saco embrionario. En las semillas de ciertas especies, el endosperma persiste como tejido de almacenamiento de reservas, que se utilizan para el desarrollo del embrión y de la pequeña plántula durante la germinación.

Enfermedad. Cualquier alteración de una planta que interfiere con su estructura normal, funcionamiento o valor económico.

Entomófila. Se dice de las plantas cuya polinización la realizan los insectos.

Entrecruzamiento. Sinónimo del anglicismo *Crossing-over*. Permutación cromosómica en la que se forman diferentes genotipos en la gametogénesis; cuyo intercambio principia a realizarse en la subfase de diploteno de la profase I de la meiosis. El entrecruzamiento se realiza en los quiasmas de los cromosomas homólogos apareados.

Enzimas. Moléculas proteicas que actúan como catalizadores para reacciones bioquímicas específicas.

Epigénesis. Teoría antigua, y ya desechada, que era una alternativa contrapuesta a la preformación, ésta también desechada, cuya idea era que el embrión se desarrolla de materiales indiferenciados y de potencialidades en las células reproductoras.

Epistasis. Impedimento de la expresión de un carácter debido a que un par de genes (epistáticos) no permite que actúe otro par (hipostático). Caso de interacción de genes para un mismo carácter.

Erosión genética. Pérdida o deterioro de la variabilidad genética de una especie o población por procesos naturales, o por la intervención del hombre en la alteración o destrucción de nichos ecológicos o por aplicación de métodos de fitomejoramiento que eliminan genes o alteran sus frecuencias génicas o genotípicas.

Especiación. Proceso evolutivo causado por mutaciones en genes o en cromosomas, formando nuevas especies vegetales o animales, adaptadas a su medio ambiente, para su desarrollo y multiplicación. La explicación saltacional o cuántica es la rápida creación de especies por aislamiento y por deriva genética.

Especie. Grupo de individuos con afinidades genéticas y de comportamiento tales que si se encuentran en el mismo hábitat se reproducen entre sí y generan descendencia fértil.

Especie alógama. Entre otras, se mencionan a las siguientes: maíz, girasol, alfalfa, lúpulo, higuerilla, cocotero, palma africana, centeno, calabaza, cebolla, etcétera.

Especie apomíctica. Es la que se reproduce por apomixis; por ejemplo, pasto Buffel, pasto azul de Kentucky, pasto Bahía, zacate Banderilla, etcétera.

Especie asexual. La que se reproduce vegetativamente; entre otras, las siguientes: caña de azúcar, ajo, papa, camote (batata), maguey, nopal, piña, algunos zacates, algunos frutales, árbol del hule, plátano, etc.

Especie autógena. Entre otras se mencionan: trigo, ajonjolí, arroz, cacahuete, frijol, cebada, café, papa, soya, tabaco, tomate, chícharos, garbanzo, durazno, cítricos, linaza, etc.

Especie dioica. La constituida por plantas sólo masculinas (androceo) y otras sólo femeninas (gineceo); por ejemplo, cáñamo, palma datilera, espinaca, espárrago, lúpulo, álamo, sauce, etc.

Especie dominante. Una especie vegetal o animal que abunda particularmente o controla una parte importante de la corriente de energía en una comunidad.

Especie nativa. Es la original en determinada área.

Esperma. Un gameto masculino.

Espermagonio (o picnio). Cuerpo fructífero de las royas en el que se forman los gametos o gametangios.

Espermateca. Porción alargada del sistema reproductivo femenino de los nematodos que se localiza entre el oviducto y el útero, y en la que se almacena el semen.

Espermátidas. Cada una de las cuatro células haploides formadas durante el proceso de la meiosis; las cuales se convertirán en espermatozoides con su cauda.

Espermatocitogénesis. Designación del principio de la espermatogénesis, en las espermatogonias que desarrollan espermatoцитos primarios, luego los secundarios, después los espermátidas y por último los espermatozoides.

Espermatocito primario. Célula diploide formada en un espermatogonio; la cual, durante la meiosis pasará por la división reduccional, formándose dos células haploides denominados espermatocitos secundarios.

Espermatocito secundario. Derivados de los espermatocitos primarios y que por división ecuacional u homotípica, formarán a las espermátidas.

Espermatofita. División del reino vegetal que incluye plantas que se reproducen por semillas.

Espermatogénesis. Proceso de división celular por meiosis que culmina en la formación de gametos masculinos en los animales y por ende, en el hombre.

Espermatogonio. Neologismo del latín para designar a una célula indiferenciada sexualmente que por mitosis formará a los espermatocitos primarios, y éstos por meiosis formarán finalmente a los espermatozoides.

Espermatozoide. Es una espermátida con cauda, siendo un gameto animal masculino que resulta del final de la meiosis en la gametogénesis.

Esterilidad citoplásmica masculina. Los factores de la herencia extracromosómica se denominan plasmagenes. Se ha aprovechado la interacción de genes y plasmagenes para obtener esterilidad masculina y para restaurar la fertilidad. Esto es muy útil en la producción de híbridos, ya que se evita el trabajo del desespigado en maíz y en general de la emasculación en diversas especies. Se transmite sólo por la madre.

Esterilidad cromosómica. Este tipo de esterilidad puede presentarse en trisómicos, en aloploiploides, en euploides, en aneuploides o en otras anomalías cromosómicas en donde no exista homología completa.

Eucariota. Célula que tiene núcleo, con retículo endoplásmico, mitocondrias y cloroplastos, núcleo con membrana nuclear bien definida y no pueden emplear el nitrógeno atmosférico, siendo la división celular típicamente mitótica en comparación con la división celular amitótica de los procariotas.

Eucromatina. Se aplica a la cromatina recubierta de matriz que va perdiendo su condensación a medida que los cromosomas van llegando a la telofase. Las regiones eucromáticas son donde se localizan más genes.

Euploide. Poliploide cuyo número cromosómico es un múltiplo del original.

Evolución. El proceso mediante el cual se produce un cambio gradual en la genética de una especie, lo que a su vez se ve reflejado en su mejor adaptación a las condiciones del medio ambiente por medio del proceso de selección natural, que permite la supervivencia sólo de los individuos más aptos.

Exogamia. Unión de gametos de individuos no emparentados o de individuos genotípicamente diferentes y que se encuentran en panmixia. Exogamia es lo contrario a endogamia. La exogamia es característica de las especies alógamas con sus genes en estado heterocigótico.

F

F1. Primera generación de descendientes de un determinado cruzamiento. También es la primera generación de una cruce entre dos progenitores homocigotos, denominada como primera generación filial. Todos los individuos de esta población deben ser heterocigotos para el o los caracteres en estudio.

F2. Segunda generación filiar que se obtiene de la autofecundación de la F1 o de la cruce de individuos de esta primera autofecundación. La característica de la F2 consiste en ser la primera generación segregante.

Fago. Virus que ataca a las bacterias; llamado también bacteriófago.

Familia. Es la unidad sistemática en la clasificación taxonómica que se encuentra entre el «orden» y el «género» de acuerdo con el sistema de clasificación de Linneo. Es un grupo de individuos procedentes de un antecesor común.

Fanerógama. Designación taxonómica para las plantas que producen flores y semillas. La división de las fanerógamas, incluye a las angiospermas y a las gimnospermas.

Fasciación. Cambio en la morfología normal en algunas estructuras de las plantas como pueden ser: tallos aplanados, modificación en el número y forma de hojas, ramas y frutos. En el ajonjolí, es frecuente la fasciación de tipo hereditario; se hace esta aclaración porque en ocasiones se presentan mutantes somáticos fasciados no hereditarios o por lesiones en tejidos meristemáticos.

Fase. Estadio o etapa en el proceso de la división celular por mitosis o por meiosis; por ejemplo, interfase, profase, prometafase, metafase, anafase y telofase. En meiosis, la profase I comprende las subfases leptoteno, cigoteno, paquiteno, diploteno y diacinesis. Cada fase o subfase no es estacionaria, sino que toda la división celular es un proceso continuo, pero para fines de enseñanza y de investigación se han definido esas etapas o periodos.

Fase esporofítica. Fase asexual en la alternancia de generaciones. Los núcleos de la fase esporofítica son diploides (2n).

Fase gametofítica. Fase sexual en la alternancia de generaciones que produce gametas. El núcleo gametofítico es haploide (n).

Fecundación. Unión sexual de dos protoplastos que da como resultado o una duplicación del número cromosómico.

Fecundación cruzada. Es la que se realiza en forma natural en las especies alógamas; o la que se efectúa en especies autóгамas realizando la emasculación y la polinización artificial o controlada.

Fecundación doble. Sinónimo de doble fecundación y de doble fertilización característica de las plantas.

Fecundación selectiva. Aquella en que los gametos no se recombinan de acuerdo con las leyes del azar, sino que hay mayor afinidad entre gametos de constitución genética determinada. Se considera como la secuencia de un quimiotropismo selectivo.

Fenocopia. Organismo cuyo fenotipo cambia o se modifica por factores ambientales y que se podría suponer que se debió, erróneamente, a una mutación; en consecuencia, estrictamente la fenocopia no es hereditaria.

Fenología. Es el estudio de la interacción entre los factores climáticos y determinados fenómenos biológicos, en particular los ciclos de las plantas o la migración de los animales.

Fenotipo. Carácter expresado en los individuos como resultado de la interacción genotipo-medio ambiente: es decir, la presencia visual u objetiva que es susceptible de apreciación y de evaluación; sea en caracteres cualitativos o en cuantitativos. La expresión del fenotipo puede ser física, orgánica, bioquímica, fisiológica o de otra naturaleza.

Feromonas. Sustancias emitidas por un animal, las cuales ejercen influencia sobre otros animales de su misma especie.

Fertilidad. Capacidad de producir gametos masculinos o femeninos para integrar descendencias de los individuos. En vegetales se dice que existe fertilidad en la hembra cuando ésta es receptiva sexualmente en su gineceo; o el macho produce granos de polen viables en su androceo.

Fertilización. La unión de un óvulo y un espermatozoide (gametos) para formar un cigoto.

Fertilización cruzada. Es la unión de un óvulo con un espermatozoide de una planta de un clon distinto.

Fertilización doble. Unión de dos gametos masculinos con el gameto femenino y el núcleo polar.

Fitoalexina. Un compuesto vegetal que, en combinación con anticuerpos, ocasiona la destrucción de bacterias y otros antígenos.

Fitogenética. Mejoramiento genético de los vegetales, principalmente de las plantas cultivadas o de especies silvestres con caracteres deseables, respecto de rendimiento,

calidad, morfología, fisiología, etc. Sinónimo de los términos «fitomejoramiento» y «genotecnia vegetal».

Fitomejoramiento. Es la ciencia de cambiar genéticamente algunos caracteres agronómicos en las plantas, para formar nuevas variedades con mayor productividad o calidad en las especies cultivadas, para transferir genes de resistencia a enfermedades o a plagas, para mejorar el tamaño, conformación, coloración, textura y sabor en frutos, etcétera.

Flor hermafrodita. Flor de las plantas superiores que contiene los órganos reproductores, tanto masculino como femenino, es decir, en el mismo individuo.

Fotoperiodo. Es el número de horas luz (u horas oscuridad) necesarias para la inducción de la floración y, consecuentemente, los óptimos resultados, sea en producción, en calidad u otros caracteres agronómicos.

Fotosíntesis. Proceso mediante el cual el bióxido de carbono y el agua se combinan en presencia de luz y clorofila para formar carbohidratos.

Fototropismo. Inclínación de las plantas en dirección a la luz más intensa o hacia la luz, si ésta es irradiada desde un solo punto.

Frecuencia génica. Proporción en que se presentan un par de alelos (gene dominante o recesivo) en una población.

Frecuencia genotípica. Proporción o porcentaje de genotipos (homocigotos dominantes, recesivos o de heterocigotos) en una población.

Fusión. Se puede referir a la unión del gameto masculino con el femenino, al apareamiento de cromosomas homólogos, o en general, a la unión de tejidos, de esporas o de órganos.

G

G1. Etapa pasiva de crecimiento en la interfase.

G2. Etapa asignada con esta nomenclatura al segundo intervalo de la interfase en la duplicación celular.

Gametangio. Órgano en el que se forman los gametos o células sexuales.

Gametocito. Célula diploide que en meiosis puede ser el gametocito primario o célula madre; o bien el o los dos gametocitos secundarios. En células animales se denominan espermatoцитos u oocitos, en vegetales, microsporocitos o megasporocitos, respectivamente, en las gametogénesis masculina o femenina.

Gametofito. Generación sexual haploide, de cuya unión de gametos masculinos y femeninos se produce una nueva generación diploide que son los esporofitos y éstos producirán otra generación gametofítica, lo que se designa como alternancia de generaciones en las plantas.

Gametogénesis. Proceso de generar gametos en plantas (microesporogénesis o megaesporogénesis), o en los animales (espermatogénesis u oogénesis).

Gametos. Células reproductivas masculinas o femeninas o los núcleos que se encuentran en el interior del gametangio.

Ganancia genética. Es la adquisición o aumento de caracteres favorables, obtenidos en la aplicación de métodos de mejoramiento genético de una población a través de la variación hereditaria.

Gemación. Forma de reproducción asexual (vegetativa) de las plantas que consiste en la formación de yemas a partir de la planta original sobre un rizoma.

Gemelos dicigóticos. Gemelos formados de dos gametos masculinos que fecundaron a dos gametos femeninos, por lo que no son fraternales idénticos.

Gemelos monocigóticos. Gemelos provenientes de un solo óvulo fecundado, que al formar el cigoto diploide, en la primera división celular por mitosis, se separan las dos células formando cada una un hijo idéntico genotípicamente.

Gene (o gen). Unidad estructural de los cromosomas que determina o condiciona uno o más caracteres hereditarios. La unidad funcional más pequeña del material genético localizada en el cromosoma; por la interacción con otros genes, el citoplasma y el medio ambiente, afecta o controla el desarrollo de un carácter.

Gene aditivo. Genes que contribuyen sumatoriamente en su expresión para un carácter cuantitativo y que no incluyen las interacciones por dominancia, ni por epistasis. En estudios de heredabilidad, la varianza por aditividad se puede cuantificar aparte de la varianza por dominancia y de la varianza por epistasis.

Gene deletéreo. Aquel que impide la supervivencia de individuos.

Gene duplicado. Gene con la misma expresión y que no son alélicos entre sí.

Gene epistático. El que es impedido en su manifestación por otro gene no alélico.

Gene estable. Gene que tiene una baja frecuencia de mutación; por ejemplo, en maíz, el gene «Wx» muta a «wx» en casi cero veces por cada 10 000 gametos.

Gene estructural. Gene constituido por una molécula de ADN que determina la síntesis de un polipéptido, cuya información se traduce y transmite en la integración de una molécula de proteína.

Gene hipostático. Es el que es impedido en su manifestación de un carácter por otro gene no alélico designado éste como epistático o complementario.

Gene holándrico. Es el que se localiza en el cromosoma sexual «Y»; en consecuencia, se trasmite de padre a hijo.

Gene inestable. Gene que tienen una alta frecuencia de mutación; por ejemplo, en maíz, «R» muta a «r» en 492 veces por cada 10 000 gametos.

Gene intensificador. Es el que aumenta la expresión de un carácter debido a otro gene no alélico; propiamente, es un gene modificador.

Gene letal. Gene que en estado homocigótico dominante o en homocigosis recesiva causan la muerte en estado gamético, cigótico, embrio-nario o en el adulto. En general, el concepto es que no llega a reproducirse. En diploides sólo viven y se reproducen los individuos heterocigotes.

Gene marcador. Gene de herencia simple (monogénico) que se encuentra con gran ligamiento factorial; de tal manera que el intercrucamiento entre esos dos genes es mínimo o no existe, y al seleccionar por un carácter, prácticamente se está seleccionando por el otro carácter, aprovechándose esta acción en fitomejoramiento genético.

Gene modificador. Gene que interfiere o afecta a la expresión de un carácter dado por otro gene no alélico. Generalmente modifican caracteres cualitativos; ejemplo, la dehiscencia de las cápsulas de ajonjolí.

Gene mutable. Gene que muta con gran frecuencia debido a su constitución inestable del ADN en relación con el medio ambiente. Existen genes con alta frecuencia de mutación y otros con baja frecuencia de mutación, cuyos efectos se aprovechan en el mejoramiento genético.

Gene mutador. Gene que induce cambios heredables en otros genes como fuente natural en la variabilidad de las poblaciones.

Gene no alélico. El que no es homólogo de otro por estar en locus diferentes.

Gene operador. Gene que forma parte de un operón, el cual controla la actividad de uno o más genes estructurales.

Gene recesivo. El gene es un grupo de pares de base en la molécula del ADN que determina los caracteres hereditarios; recesivo es un término que se aplica al miembro de un par alelomórfico que carece de la aptitud para manifestarse, total o parcialmente, en presencia del otro miembro del par dominante; carácter alelomórfico que se manifiesta en el heterocigoto.

Gene regulador. El que expresa una proteína represora o controla la intensidad de síntesis y expresión de otro gene.

Gene restaurador. Gene restaurador de la fertilidad en casos de androesterilidad masculina.

Gene subletal. Gene que en estado homocigótico dominante o en homocigosis recesiva, originan la muerte de un individuo después de nacer y sin llegar a la reproducción. Sólo viven y se multiplican los individuos heterocigotos.

Gene supresor. Es el que puede revertir o cambiar un efecto fenotípico de una variedad por mutación de otros genes.

Genecología. Rama de la genética que estudia las relaciones entre la expresión de los mensajes genéticos (ADN y RNA) con las condiciones ecológicas en cuanto a la manifestación de los caracteres morfológicos y fisiológicos.

Generación fraternal. Designación para la descendencia de la cruce entre plantas hermanas.

Generación M1. Es la generación mutante uno, correspondiente a la población cuyas semillas o formas de reproducción vegetativa, fue-ron irradiadas originalmente. La descendencia de la M1 se designa como M2 hasta la enésima generación (Mn).

Generación progenitora. Generación constituida por los padres (Generación paterna) designada como P1.

Género. Categoría taxonómica situada entre la familia y por encima de la especie y formada por especies relacionadas entre sí; por ejemplo, el *Amanita muscaria* es un miembro del género *Amanita*.

Genes homólogos ligados al sexo. Aquellos que son alelos en los cromosomas sexuales «X» y «Y».

Genes múltiples. Dos o más pares de genes independientes, que producen efectos complementarios o acumulativos, sobre un solo carácter del fenotipo.

Genética. Ciencia que estudia la herencia y la variación de los individuos, de sus descendientes y de sus ascendientes en poblaciones vegetales, en poblaciones animales o en poblaciones humanas.

Genética aplicada. Es el mejoramiento genético en las especies vegetales (fitogenética) o en las especies animales (zoogenética).

Genética cuantitativa. Rama de la genética que estudia los caracteres debidos a la expresión de muchos genes.

Genética de poblaciones. Esta especialización hace uso intensivo de modelos matemáticos para explicar o entender los mecanismos de las frecuencias génicas o genotípicas en las poblaciones respecto a los métodos de selección, herencia independiente, herencia con ligamiento factorial, efectos de emigración o de inmigración, tamaño de la muestra en poblaciones, procesos evolutivos y sus consecuencias, descendencias de progenitores que se hibridan, etc.

Genética ecológica. Estudia los cambios en las frecuencias génicas que ocurren en las poblaciones en función de variables ambientales.

Genética general. Ciencia que estudia y establece las leyes de la herencia mendeliana, las bases morganianas; en la actualidad, la genética molecular.

Génico. Perteneciente o relacionado con uno o varios genes.

Genitor. El progenitor o ascendiente paterno o materno de un individuo o de una descendencia. A los genitores se les designa como generación P1.

Genocentro. Centro primario de origen que coincide con la teoría de N. I. Vavilov; según la cual es la región geográfica en donde existe la mayor diversidad génica y es en donde se originó una especie. Vavilov estableció a nivel mundial ocho centros primarios de origen, en cuyas regiones puede asignarse el origen de cualquier especie vegetal.

Genomio (o genoma). Una serie completa de cada uno de los cromosomas diferentes característicos de cada especie. En los diploides normales, un genomio proviene del padre y otro genomio de la madre. En los euploides existen múltiplos de genomios; por ejemplo, autotetraploide.

Genotecnia. Parte de la genética que aplica o estudia las técnicas y aprovechamiento de las bases de la genética misma para el mejoramiento de los individuos o de las poblaciones. Genotecnia vegetal es el mejoramiento genético de las plantas, aplicando la metodología adecuada en autógamas, en alógamas y en especies asexuales.

Genotipo. La composición genética de un organismo, suma total de sus genes, tanto dominantes como recesivos.

Germoplasma. Conjunto de material genético de una especie e inclusive de varias especies, razas, grupos, individuos o, en general, la colección más completa de la variabilidad genética en las poblaciones para constituir los “bancos genéticos” que

Giberelina. Biorregulador químico orgánico que determina a la elongación celular.

Gimnospermas. Plantas que tienen sus semillas descubiertas y sin fruto verdadero (sin pericarpio); por ejemplo, los pinos. Como contraparte, las angiospermas forman flores, frutos y semillas cubiertas.

Gineceo. Botánicamente es un pistilo formado por estilo, estigma y ovario; órgano femenino en las plantas compuesto estructuralmente por uno o más carpelos.

Ginogénesis. Desarrollo haploide de un individuo partenocárpico. Puede ser por apomixis directa o por indirecta debida a pseudogamia.

Gónada. Órgano o glándula sexual masculino (testículos) o femenino (ovario) o en una anomalía sexual (hermafrodita).

Gradiente genético. Incremento o decremento, en forma gradual y genotípica de una población, en relación con las condiciones ecológicas.

Grados de libertad. En bioestadística, es el número de tratamientos en estudio menos uno; por ejemplo, si en un experimento fitogenético se comparan o ensayan en rendimiento diez variedades, los grados de libertad son nueve.

Grupo de ligamiento. Grupo de genes distribuidos linealmente en un cromosoma.

Guanina. Base nitrogenada que constituye a una purina; la cual se une con la citosina para integrar uno de los múltiples enlaces de nucleótidos que formarán el ADN o el RNA.

H

Halógamas. Poblaciones de especies de plantas muy heterocigóticas y, casi sin excepción, la consanguinidad prolongada produce una disminución del vigor y otros efectos perjudiciales. La heterocigosis parece ser una característica esencial de las variedades comerciales de estas especies y, por tanto, debe conservarse durante el programa de mejora o restaurarse como una etapa final del mismo.

Haplodiploidia. Determinación sexual en la que los machos son haploides (zánganos en abejas) y las hembras son diploides (obreras o reina). Los zánganos no tienen padre, pero sí abuelo del lado materno. Debida a la no reducción del número de cromosomas durante la espermatogénesis.

Haploide. Es una célula gamética que tiene un solo juego completo (genomio) de cromosomas en una célula o un individuo; el número reducido (n), como un gameto.

Haplonte. Organismo que no tiene cambio en su generación haploide.

Haplopoliploide. Gameto, célula o individuo que contiene la mitad de los cromosomas de un poliploide. Un haplopoliploide se forma por partenogénesis, por apogamia o por reducción cromosómica de un poliploide.

Haustorio. Proyección de las hifas de un hongo que actúa como órgano de penetración y absorción en las células del hospedero.

Heliotropismo. Fototropismo como respuesta o estímulo de la luz solar. Por ejemplo, el girasol realiza el heliotropismo positivo al girar sus inflorescencias hacia el sol.

Hemicigoto. Término que se refiere a un gene ligado al cromosoma sexual X que se manifiesta sólo en el varón por no existir un alelo correspondiente en el cromosoma Y. En este caso, el gene dominante o recesivo manifestará su expresión.

Heredabilidad. Capacidad de ser heredado; la porción de la variación observada en una progenie, que se debe a la herencia.

Herencia cualitativa. La que está determinada por factores que se manifiestan en forma bien definida, generalmente de tipos contras.

tados, como el color de la flor. En general se trata de caracteres poco afectados por el medio ecológico.

Herencia cuantitativa. La que está determinada por una serie de factores que tienen efectos individuales pequeños. El efecto final está afectado generalmente en forma notable por el medio ecológico, dando por resultado que los caracteres no se manifiestan claramente separados, sino dentro de una amplia gama de variación que puede apreciarse cuantitativamente.

Herencia incompleta. En la generación F1, aparecen individuos con caracteres más o menos parecidos al progenitor masculino o al progenitor femenino, pero no intermedios a ambos progenitores.

Herencia monofactorial. Transmisión de un carácter por la acción de un solo par de genes alélicos.

Herencia multifactorial. Transmisión de un carácter por la contribución de más de un par de genes.

Hermafrodita. Individuo que presenta órganos reproductivos funcionales tanto masculinos como femeninos. En vegetales, el androceo y el gineceo están dentro de la misma flor

Heterocigótico. Que tiene genes contrastantes de un par genético presente en el mismo organismo.

Heterosis. Aumento de vigor, crecimiento, tamaño, rendimiento o actividad funcional de una progenie híbrida sobre sus progenitores, que resulta al cruzar organismos distintos genéticamente; el aumento de vigor o crecimiento de una progenie híbrida, en relación al promedio de sus progenitores.

Heterostilia. Caso de polimorfismo en los estilos de plantas de una especie; también puede referirse a los estambres, respecto a su forma, tamaño o posición, del androceo o del gineceo.

Hexaploide. Célula o individuo que contiene seis genomas, pudiendo ser un autohexaploide o un alohexaploide.

Hibridación. Cruzamiento entre individuos de constitución genética distinta. Método para la creación de nuevas variedades, que utiliza las cruzas para obtener recombinaciones genéticas.

Híbrido. La descendencia de una cruce entre dos individuos que difieren en uno o más genes. Progenie de una cruce entre especies del mismo género o de géneros distintos.

Híbrido ADN-RNA. Apareamiento de bases complementarias con uniones de hidrógeno de una cadena de ADN con otra cadena de RNA formándose una doble hélice.

Híbrido interespecífico. Es el que se obtiene de cruzar dos especies taxonómicas diferentes; por ejemplo, la cruce de la especie *mays* (maíz) con mexicana (*teocintle*).

Híbrido intergenérico. Es el que se obtiene de cruzar dos géneros taxonómicos distintos; por ejemplo, la cruce de *Triticum aestivum* (trigo) con *Secale cereale* (centeno), cuyo producto es el *Triticale octoploide*.

Hiperplasia. Crecimiento excesivo de una planta debido a un aumento en su división celular.

Hipertrofia. Crecimiento excesivo de una planta debido a una elongación celular anormal.

Hologamia. Tipo de fecundación en organismos monocelulares en el que los individuos inferiores se fusionan como si fueran los gametos propiamente dichos.

Hologénico. Designación para un carácter transmitido por un gene en el cromosoma sexual femenino.

Holotipo. Espécimen que se usa como modelo original o primario para la designación de la especie, variedad, etc.

Homeólogo. Designación para cromosomas en homología parcial que se presenta en cruces interespecíficas o intergenéricas por contener genomas diferentes.

Homeostasis. Mecanismo de equilibrio que permiten a un sistema mantener su estado general a pesar de alteraciones eventuales.

Homeostasis genética. Se refiere al restablecimiento de las frecuencias génicas y genotípicas en varias generaciones, después de que en una población natural determinados genotipos fueron eliminados.

Homocigótico. Que tiene genes semejantes en los locus correspondientes de los cromosomas homólogos. Un organismo puede ser homocigótico para uno, varios o todos los genes.

Homocigoto. Célula o individuo en cuyos pares de cromosomas se encuentran sus dos genes dominantes o sus dos genes recesivos en un mismo locus; por ejemplo, AA o aa. La homocigosis puede ser en uno o en varios pares de genes, siendo esa condición genética característica en las especies autóгамas. En las alógamas se obtiene la homocigosis por autofecundaciones controladas.

Homocigoto dominante. Es un par de genes dobles dominantes en un mismo locus.

Homocigoto recesivo. Es un par de genes dobles recesivos en un mismo locus.

Homogamético. Individuo que produce un solo tipo de cromosomas sexuales; por ejemplo, en la especie humana, la mujer es la homo-gamética porque sólo produce óvulos con cromosoma X.

Homología. Similitud de las estructuras debida a un origen evolutivo común. Por ejemplo, las aletas de las ballenas, las alas de los murciélagos y los antebrazos humanos, que son órganos homólogos por poseer la misma estructura ósea básica.

Homólogos. Par de cromosomas iguales respecto a su morfología, tamaño, posición del centrómero (constricción primaria), satélites o nudos cromosómicos y, lo más importante, respecto a que todos sus loci genéticos coinciden en sus posiciones o lugares a lo largo de cada cromosoma; por esa coincidencia se designan como cromosomas homólogos (iguales), pero sus genes pueden ser diferentes por ser dominantes o ser recesivos.

Hormona. Derivación del griego que significa excitar o mover, y que se refiere a un compuesto químico-orgánico como una auxina, que se produce en una parte del individuo (planta o animal), que induce reacciones fisiológicas o anatómicas en otras partes del organismo.

Hospedero. Planta que es invadida por un parásito y de la cual éste obtiene sus nutrientes.

Huso acromático. Es el constituido por filamentos que van de los centrómeros hacia los polos celulares, cuya función es conducir los cromosomas de la metafase a la anafase y terminar en la telofase. A estos filamentos se les designa fibras discontinuas que junto con las fibras continuas (circundan de polo a polo) forman el huso acromático.

I

Ideotipo. Es la programación o un proyecto sobre los caracteres más favorables que debe contener una planta o variedad, de acuerdo con las condiciones ecológicas de una región y con su manejo agronómico (temporal, número de riegos, fertilización, herbicidas) y en general qué prácticas de cultivo se darán de modo que el genotipo sea el óptimo y así se manifieste el fenotipo de la variedad que se desea formar con la metodología de fitomejoramiento, la cual después se usará según sea el ideotipo proyectado.

Idiograma. Secuencia por tamaño y morfología de cromosomas en los genomios de las especies por ser diferentes sus cariotipos. Sinónimo de Cariograma.

Incompatibilidad. Imposibilidad de obtener fertilización y formación de semilla por medio de la autopolinización, generalmente debida a un crecimiento lento del tubo polínico en el tejido del estilo.

Información genética. Secuencia definida de nucleótidos consistentes en bases púricas y pirimídicas que constituyen a los aminoácidos, y éstos ordenados para integrar a una molécula de ADN o RNA específico y encadenado como código genético.

Ingeniería genética. Ciencia que estudia el material genético a nivel intracelular o intercelular con el objeto de transferir genes o complementos cromosómicos por sustituciones, mutaciones, adiciones y otras metodologías, principalmente en microorganismos (bacterias, virus, etc).

Inhibidor. En casos de epistasis es el gene que impide la manifestación de un carácter determinado por otro par de genes (no son alelomorfos). El gene inhibidor es epistático. El otro gene que es impedido en la manifestación del carácter se denomina gene hipostático.

Inmune. Individuo que no es dañado por un patógeno porque su genotipo le proporciona esa característica. La inmunidad puede ser por reacciones fisiológicas o mecánicas contra el agente causal.

Interacción de genes. Modificación de la acción de genes por genes no alélicos.

Interacción diferencial de Person. Una técnica matemática para demostrar la existencia de una relación gene a gene entre el huésped y la plaga.

Interacción génica. Si se refiere a «interacción factorial», es la formación de nuevos fenotipos por genes no alélicos para un carácter determinado.

Interalélica. Expresión de un carácter condicionada por más de un par de alelos.

Intercambio homólogo. Un intercambio de segmentos entre las cromátidas de dos cromosomas homólogos, durante la meiosis.

Intercelular. Que se localiza entre las células.

Intercinesis. Es el periodo de reposo entre mitosis o entre meiosis. Este término, a veces se confunde con el de «interfase» o se toma co-mo sinónimo.

Interfase. Periodo entre divisiones mitóticas, consiste de G1, fase de síntesis pre-ADN;

Introgresión. Infiltración del germoplasma de una especie a otra. La introgresión se presenta con frecuencia en los lugares donde dos especies, un tanto afines, coinciden parcial o totalmente en su época de floración y crecen una junto a la otra.

Intron. Segmento de ADN de un gene que no codifica a un polipéptido.

In vitro. Lo que se desarrolla y multiplica fuera del cuerpo vivo; ejemplo, cultivo de tejidos, embrioides u organismos en forma artificial. 101

In vivo. Lo que se desarrolla y multiplica por sí mismo, sin necesidad de cultivo artificial.

Isocromosoma. Término que significa cromosomas iguales. En este caso, en un cromosoma formado por dos brazos exactamente iguales derivados de una división longitudinal de un brazo y al unirse por el centrómero los dos brazos son idénticos genóticamente; por lo tanto, ésta es una anomalía cromosómica.

Isogénica. Se refiere a líneas puras con el mismo genotipo para el o los caracteres considerados y que sólo difieren en que una línea es androfértil y la otra es androestéril, para poder realizar la producción de semillas androestériles que se usarán en la producción masiva de híbridos sin necesidad de realizar la emasculación.

Isótopo. Dos o más formas de un elemento químico con el mismo número de protones, pero con distinto número de masa atómica, debido a que tienen un número distinto de neutrones en su núcleo.

J

Ji cuadrada. Es un método estadístico que permite comparar los valores obtenidos con los valores teóricos, y que sirve para definir si una hipótesis planteada en una investigación se acepta o se rechaza, de acuerdo con el grado o porcentaje de confiabilidad de aceptación, o rechazo que se establezca.

Juego cromosómico. Se puede referir a un diploide o a un poliploide; en donde, dos (diploide) o más (poliploide) cromosomas o genomios se aparean homológamente. Un genomio proviene del progenitor masculino y otro del progenitor femenino. En algunos organismos inferiores que no tienen diferenciación sexual por su mínima evolución, la homología de sus juegos cromosómicos haploides se realiza para formar sus diploides.

Jugo citoplásmico. Es el contenido celular que se encuentra incluido entre la membrana celular y el núcleo. La designación de jugo citoplásmico es poco usual, siendo más concreto y definido el término citoplasma.

Jugo nuclear. Es el contenido del núcleo, en donde se encuentran inmersos los cromosomas y el nucleolo. La denominación de jugo nuclear no es usual, siendo más definido el término nucleoplasma, cariolinfa o carioplasma

K

Know-how. Conocimiento teórico y técnico para el desarrollo de tareas específicas.

L

Lábil. Gene con alta frecuencia de mutación; por lo cual se le designa como inestable, pues muta de dominante a recesivo y viceversa, siendo ésta la causa de que en algunos en vegetales causen cambios fenotípicos, que son más visibles o detectables en caracteres cualitativos o dados por pocos pares de genes.

Ley de Hardy Weinberg. Una población en panmixia mantiene constantes sus frecuencias génicas de generación en generación en especies alógamas, siempre y cuando, no se presenten: *a*) selección (ni natural ni artificial), *b*) mutación (ni natural ni inducida), *c*) migración (ni emigración ni inmigración) y *d*) no exista deriva genética (error por muestreo en bajas poblaciones que no incluyan todos los genotipos).

Leyes de Mendel. La primera ley de la separación o segregación de los factores; la segunda ley de la asociación o recombinación independiente de los factores.

Ligamiento. La relación entre dos o más genes que tienden a heredarse juntos debido a que están localizados en el mismo cromosoma. Esto determina que la combinación de genes iguales a las de los progenitores en los gametos, sean más frecuentes que las recombinaciones de dichos genes.

Ligamiento factorial. Se refiere a dos o más pares de genes que se encuentran en un mismo par de cromosomas, en los que al no realizarse el intercruzamiento sus genes se conservan en el mismo estado dominante o recesivos en sus respectivos cromosomas.

Ligaza. Enzima que une a los fragmentos o filamentos complementarios del ADN durante el proceso de la duplicación celular.

Línea autofecundada. Línea pura originada generalmente por autopolinización y selección; el producto de autofecundaciones.

Línea pura. Individuos que contienen los mismos genes homocigóticos para el o los caracteres favorables que se desean establecer o mejorar.

Loci. Lugares en que se encuentran situados varios genes. Plural de locus.

Locus. Posición determinada de un gene en un cromosoma. Singular de loci.

M

Mapa cromosómico. Es un diagrama que muestra la posición relativa de los genes en los grupos de ligamiento, tal como se determinan por observación de la frecuencia de entrecruzamiento o por otros medios.

Mapa de ligamiento. Diagrama de un cromosoma, indicando la posición de los genes.

Mapa genético. Esquema del idiograma cromosómico haploide, con su configuración, por tamaño relativo, su morfología, constricciones primarias, secundarias, y principalmente por la “situación de sus genes y la distancia relativa entre éstos en cada cromosoma”.

Matriz citoplásmica. Constituye el medio interno de la célula. Contiene lo esencial para efectuar funciones biosintéticas; es el sitio de diferenciación en células especializadas.

Matriz cromosómica. Compuesto químico-orgánico condensado y homogéneo que recubre a los cromosomas; cuyo origen procede del contenido del nucleolo. Cuando los cromonemas de un cromosoma se separan y se recubren de matriz, ahora se designan como cromosomas hijos.

Matriz mitocondrial. Contenido denso y homogéneo de proteínas solubles constituyentes de la mitocondria.

Megagametofito. Gametofito femenino.

Megáspora. Una de las cuatro esporas haploides que se originan de las divisiones meióticas de la célula madre, megáspora diploide en el ovario y la cual da origen al megagametofito.

Megasporocito primario. Célula diploide que en la gametogénesis femenina en plantas produce en la división reductora dos megasporocitos secundarios.

Megasporocitos secundarios. En la gametogénesis femenina, los dos megasporocitos secundarios; en la meiosis, se divide cada uno en forma ecuacional, formándose así cuatro megasporas.

Megasporogénesis. Proceso de la formación de gametos femeninos en plantas. La formación de gametos masculinos se designa microsporogénesis.

Meiosis. Proceso de división reductora de $2n$ cromosomas a n cromosomas en la gametogénesis masculina o femenina. Consiste en dos divisiones: reduccional (separación de cromosomas paternos y maternos) y ecuacional (separación de cromátidas hermanas).

Meiosporas. Macrosporas en proceso de meiosis.

Mejoramiento citogenético. Técnicas de mejoramiento que implican la manipulación o alteración del material genético celular, por ejemplo, la exposición a radiaciones o la aplicación de sustancias químicas, como la colchicina.

Mendeliano. Carácter que segrega en sus genes en forma independiente y en la generación F2 se representan las relaciones genotípicas o fenotípicas obtenidas por Mendel; además, se cumplen las leyes fundamentales de la segregación y recombinación.

Meristemo. Tejido en activa multiplicación celular para formar y diferenciar los órganos de una planta (hojas, ramas, flores, frutos, semi-llas, etc.). El meristemo puede o no ser apical.

Meristemo apical. Zona de crecimiento terminal.

Meristemo primario. Es el tejido que se localiza en el ápice del tallo (meristema apical) o de la raíz, en donde las células se encuentran en plena actividad de reproducción para la formación y diferenciación de los órganos de la planta.

Metafase. Etapa de la división celular por mitosis o meiosis; en donde los cromosomas se sitúan alrededor de la placa ecuatorial.

Metamorfosis. Cambio estructural de un organismo al pasar por transición durante ciclos vitales del desarrollo; por ejemplo, en insectos huevo, larva, pupa, adulto.

Método masal-genealógico. Método genotécnico, consistente en realizar un cruzamiento intervarietal, reproducir masalmente por varias generaciones para obtener la máxima segregación y recombinación genotípica hasta la F5 o más generaciones (en especies autógamias), después, seleccionar genotipos homocigotos para los caracteres favorables de los progenitores originales y por último evaluar el rendimiento, calidad u otros caracteres adaptados a las condiciones ambientales de la región hasta determinar y recomendar la nueva variedad.

Microesporofito. Fase diploide en plantas con alternancia de generaciones que se ubica en la antera hasta la formación de esporas (fase haploide-formación de gametofito).

Microesporogénesis. Proceso de la división celular por meiosis para formar gametos masculinos hasta culminar en la integración de granos de polen.

Mildeú. Enfermedad de las plantas en la que el micelio y las esporas del hongo tiene una apariencia vellosa sobre la superficie del hospedero; y que es ocasionada por los hongos de la familia *Peronospora-ceae*.

Mitocondrias. Organelos celulares en cuyo interior se llevan a cabo reacciones bioquímicas de liberación de energía de los alimentos, mediante la respiración.

Mitosis. Un proceso de división nuclear, en el que los cromosomas se dividen longitudinalmente, formando dos núcleos de hijas cada una de las cual tiene un complejo cromosómico igual al del núcleo original.

Monofactorial. Carácter controlado por un solo par de genes con relaciones típicamente mendelianas.

Monogénico. Carácter debido o controlado a un par de genes. Sinónimo de monofactorial.

Monohíbrido. Individuo o generación resultante de la cruce entre progenitores que difieren por un gene específico.

Monoica. Planta que contiene flores masculinas y femeninas separadas (unisexual) o dentro de una misma estructura floral se encuentran el androceo y gineceo (hermafroditas).

Monoploide (haploide). Individuos que tiene un solo juego de cromosomas o un genomio (n).

Multigénico. Carácter debido a la acción de varios pares de genes en la herencia cuantitativa. Sinónimo de poligénico.

Multilíneo. Un cultivo o siembra originada a partir de una mezcla de semillas de varias líneas resistentes: así, se opone a las plagas de insectos una mezcla de genotipos huéspedes.

Mutación. Una variación inesperada en el material genético de una célula. Las mutaciones pueden ser génicas o cambios cromosómicos. Una mutación génica consiste en el cambio de un gene de una forma alélica a otra. Los cambios cromosómicos consisten en duplicaciones, inversiones, intercambios, etcétera.

Mutagénico. Agente físico por irradiaciones o químico que induce cambio en los genes o en los cromosomas.

Mutágenos. Compuestos químicos que inducen mutaciones, entre los más comunes: etilmetano sulfonato, etileno sulfonato, nitrosoguanidina, gas mostaza, bromouracilo, aminopurina, proflavina y naranja de acridina.

N

Nanómetro. Unidad de medida (nm) equivalente a 1×10^{-9} m, que se aplica para la evaluación; por ejemplo, de microplasmas que varían de tamaño de 100-800 nm.

Núcleo. Estructura protoplasmática que es el centro de gran parte de la actividad fisiológica de la célula y funciona en la transmisión de las características hereditarias.

Núcleo del tubo. Uno de los núcleos del grano de polen, se piensa que influye en el crecimiento y desarrollo del tubo polínico.

Núcleo generativo. Núcleo de los granos de polen que, por división, forman el esperma.

Núcleo polar. Dos núcleos centrales localizados en el saco embrionario, los cuales se unen con el segundo esperma en una fusión triple. En ciertas semillas, el producto de esta triple fusión da lugar al endos-perma.

Nucleoide. Constituyente interno de una partícula viral de RNA envuelta por una cubierta icosaédrica de proteína. Otra acepción, se refiere a una estructura dentro de bacterias, que contiene ADN y que es equivalente a un núcleo, pero no es un núcleo verdadero.

Nucléolo. Cuerpo protoplásmico denso que contiene RNA ribosómico y proteínas, y se encuentra en el interior del núcleo.

Nucleoproteína. Compuesto químico-orgánico básico, en los cromosomas, para la integración del ADN.

Nucleósido. En un ácido nucleico, es la combinación de un azúcar y una base orgánica.

Nucleótidos. Sustancias químicas formadas a partir de C, O, H, N y P, que constituyen las unidades de construcción de los ácidos nucleicos.

Nulisómico. Individuo al que le faltan los dos miembros de un par de cromosomas específicos en el juego diploide, tiene $2n-2$ cromosomas, por tanto, es aneuploide.

Número diploide. Número somático de cromosomas, representado por « $2n$ »; el cual proviene de la unión de dos gametos (masculino y femenino) para constituir al cigoto y formar un individuo. El número diploide es constante y con el mismo código genético en la división por mitosis.

Número haploide. Número gamético de cromosomas, representado por « n », después de pasar por meiosis o reducción cromosómica.

O

Octoploide. Poliploide con ocho genomas ($8n$).

Oleoplastos. Plastidos (organelos o corpúsculos) con acumulación y almacenamiento de aceites o grasas; los que se encuentran localizados en el citoplasma celular.

Oligogene. Término aplicado a un gene mayor en la expresión de un carácter cualitativo con relaciones 1:2:1 o 3:1.

Oligogénico. Determinado por unos cuantos genes.

Oncogene. Gene que altera la multiplicación celular normal, causando la formación de tejidos cancerosos.

Oogamia. Proceso de la unión del gameto femenino con el masculino durante la fecundación.

Oogénesis. Proceso de gametogénesis femenina en cuyo final se forman los gametos.

Oogonio. Gametangio femenino de algunos ficomicetos (Oomicetos), que contiene uno o varios gametos.

Oomiceto. Hongo que produce oosporas. Un orden de los ficomicetos.

Opaco-2. Gene mutante en maíz que aumenta la lisina, aminoácido esencial en la alimentación; el cual, se ha transferido a las nuevas variedades o en híbridos de maíz.

Operon. Gene que actúa como interruptor de otro gene denominado estructural. Su función es permitir o impedir, según el caso, la producción de enzimas o la manifestación de algunos caracteres morfológicos o fisiológicos.

Organogénesis. Formación de órganos durante la embriogénesis.

Ortogénesis. Evolución filogenética orientada en una sola dirección.

Ovario. Parte basal engrosada del pistilo, en la que se forman las semillas.

Óvulo. La estructura que contiene el gameto femenino y se convierte en semilla después de la fertilización.

P

P1. Primera generación paterna que interviene en un cruzamiento entre individuos, variedades, poblaciones o entre dos líneas puras (homo-cigóticas).

Pandémica. Enfermedad (también puede referirse a plagas) muy infecciosa que se propaga epifíticamente con rapidez a muchos países.

Panmixia. Apareamiento sin restricción en todas las combinaciones posibles y totalmente al azar entre los individuos de una población; cuya acción es característica de las especies típicamente alógamas como el maíz.

Parasexual. Caso de recombinación genética sin que intervengan mecanismos sexuales por meiosis y fecundación con gametos. Es un caso de recombinación genética en células somáticas; por ejemplo, casos de transducción, sexducción o de transformación.

Parasexualismo. Mecanismo por medio del cual la recombinación de las propiedades hereditarias se basa en la mitosis.

Parasitismo. Relación simbiótica en la que una de las especies (huésped) es perjudicada pero no muerta inmediatamente, en tanto que la otra especie que se alimenta de ella (parásito) se beneficia.

Parásito obligado. Parásito que en la naturaleza sólo puede crecer y multiplicarse sobre organismos vivos.

Partenocarpia. Producción de frutos sin haber fecundación, puede ser natural por apomixis o por pseudogamia; o bien, se puede inducir con la aplicación de compuestos químicos específicos.

Partenogénesis. El desarrollo de un individuo a partir de un gameto sin fertilización.

Partes por millón (ppm). Son concentraciones que representan una relación de uno en

Patógeno vegetal. Microorganismo que provoca una enfermedad en la planta.

Patosistema. Un subsistema ecológico definido por el fenómeno de parasitismo. Un patosistema vegetal puede abarcar una o más especies de plantas más las diversas especies de parásitos: insectos, hongos, bacterias y otros, que utilizan a las plantas. Sin embargo, las aves y mamíferos herbívoros no se consideran parásitos.

Patotipo. Una población de parásito (es decir, una plaga) en la que todos los individuos tienen una capacidad parasitaria en común.

Pentaploide. Célula u organismo que contiene cinco genomas o series monoploides de cromosomas. El pentaploide se designa como « $5n$ ».

Pirimidina. Base orgánica nitrogenada, como la citosina y la timina que constituyen nucleótidos con uniones de azúcar desoxirribosa y un fosfato inorgánico, siendo los nucleótidos básicos en la formación del ADN al unirse secuencialmente la adenina-timina y la guanina-citocina con 2-H en la primera y 3-H en la segunda unión.

Planta C3. Planta en la cual el primer producto de la fijación de CO_2 es el ácido fosfoglicérido compuesto de tres carbonos. Este grupo incluye a la mayor parte de los cultivos, excepto los pastos.

Planta C4. Planta en la cual el primer producto de fijación de CO_2 es el ácido oxaloacético compuesto de cuatro carbonos. Las plantas C4 incluyen a muchos pastos tropicales, el maíz, la caña de azúcar y algunas especies de maleza.

Planta de día corto (noche larga). Planta que requiere de un día más corto que su duración crítica (o con mayor precisión de una noche más larga que su periodo crítico de oscuridad) para florecer.

Planta de día largo (noche corta). Planta que requiere de días más prolongados que su duración crítica de iluminación (o con mayor exactitud de una noche más corta que periodo de oscuridad crítico) para poder florecer.

Planta de día neutro. Planta que florece bajo cualquier condición de iluminación.

Plantas CAM. Las plantas CAM o MAC (Metabolismo Ácido de las Crusuláceas) llevan los dos ciclos; es decir, C3 y C4. Dichas plantas son capaces de tolerar una sequía extrema.

Plasmido. Porción del DNA que se autoduplica y que se hereda establemente en un estado extracromosomal; por lo general no es necesaria para la supervivencia de un organismo.

Sinónimo de banano, cuyo nombre científico es *Musa paradisiaca sapientum*.

Pleiotropía. Efecto de un par de genes sobre varios caracteres; por ejemplo, en chícharo (*Pisum sativum*), el color de los tegumentos de la semilla y el color de la flor, dependen de un mismo par de genes (pleiotropía directa). Se pueden presentar casos de pleiotropía indirecta; en donde un par de genes afecta o actúa drásticamente sobre un carácter y por causas o efectos secundarios otros caracteres son alterados

Población. Comunidad de individuos de una especie o raza que se desarrollan y reproducen en un área ecológica determinada. En genética conjunto de fenotipos. En estadística, es una cantidad infinitamente grande de individuos o de observaciones de la que se puede tomar muestras representativas para su estudio.

Población en equilibrio. Es en la cual las frecuencias génicas y genotípicas se conservan de generación en generación.

Población homogénea. Conjunto total de individuos fenotípicamente iguales, pudiendo referirse a una población homogénea y homocigótica (líneas puras); o bien, a una población homogénea y heterocigótica (híbridos).

Población mendeliana. Aquella que se caracteriza por su herencia independiente, monogénica para cada carácter y que segrega de acuerdo con las relaciones fenotípicas y genotípicas obtenidas por Mendel, y cumplen con sus leyes fundamentales de la segregación y la recombinación de los factores al estudiar las poblaciones P1, F2 y F1.

Policruza. Un grupo aislado de plantas o clones distribuidos en tal forma, que permiten la interpolinización al azar.

Polidactilia. Carácter congénito y heredable en humanos y en animales que presenta un número mayor de lo normal de dedos en los pies o en las manos.

Polígamas. Poseen flores hermafroditas y unisexuales.

Poligénico. Carácter que se expresa por la acción de muchos genes, y los individuos de una población se distribuyen matemáticamente en curva normal.

Polimorfismo. Ocurrencia en la misma especie de dos o más formas corporales o fenotipos diferentes como en las abejas que puede ser la reina, los zánganos y las obreras

Polinización. Transferencia del polen de la antera al estigma, dentro de la misma flor o entre dos flores distintas.

Polinización anemófila. Traslado de polen por viento para aumentar o asegurar la fecundación en algunas plantas alógamas como en el maíz, cocotero, etc., incluso en especies dioicas.

Polinización cruzada. Transferencia de polen al estigma. Transferencia de polen de la antera de una planta al estigma de una flor de una planta distinta.

Polinización entomófila. Traslado de polen por medio de insectos para aumentar o asegurar la fecundación en algunas plantas alóga-mas como en el girasol, la alfalfa, etc., incluso en algunas especies dioicas.

Polipéptidos. Cadenas cortas formadas por aminoácidos.

Poliploide. Característica de los individuos que tienen más de dos juegos de cromosomas en sus células.

Poliploidía. Cuando existen más cromosomas de los correspondientes al número diploide básico.

Polisómico. Núcleo u organismo que contiene uno o más cromosomas de un diploide normal, pero no series completas de cromosomas ca-racterísticos de los euploides con múltiplos de genomios completos.

Procariota. Células características de las bacterias y de las algas verde azules, con una organización menos compleja que las eucariotas. El núcleo, si está presente, es de estructura relativamente simple y sin membrana que lo delimite. Su división celular es amitótica. Célula sin membrana nuclear, con ribosomas y uno o varios cromosomas; carecen de retículo endoplasmático, mitocondrias y cloroplastos. Los individuos son monocelulares.

Profase. Primer estadio de la división celular en donde los cromosomas se hacen visibles como finas estructuras.

Progenie. Descendencia del cruzamiento entre los progenitores masculinos y femeninos; la cual manifiesta determinadas relaciones ge-notípicas y fenotípicas.

Progenitor recurrente. Aquel que se cruza consecutivamente con las descendencias para recuperar sus características favorables, por lo cual se le designa también como progenitor donante.

Prometáfase. Estado de la división celular, comprendido entre la desaparición de la membrana nuclear y la congregación de los cromosomas a la placa metafásica.

Protandria. Producción de granos de polen visibles antes de que sean receptivos los estigmas, lo que impide que se realice la fecundación. Es lo contrario de protoginia. Ejemplo de protandria parcial es el maíz y en muchas especies alógamas.

Protección cruzada. Fenómeno mediante el cual los tejidos vegetales infectados por una cepa de un virus contrarrestan la infección por otras cepas del mismo virus.

Proteína. Compuesto de alto peso molecular constituido por aminoácidos y que puede ser una enzima o una proteína estructural.

Protoginia. Receptividad de los estigmas antes de la producción de polen. Es un caso de dicogamia que impide la fecundación por no existir coincidencia en tiempo en la gametogénesis femenina en relación con la masculina. Lo contrario de protoginia es la protandria. Ejemplo de protoginia, es en mijo perla y en aguacate con respecto a una misma planta.

Prueba de progenie. Una progenie o grupos de progenies que se cultivan con la finalidad de evaluar el fenotipo del progenitor.

R

Racimo. Una inflorescencia usualmente de forma cónica, que consta de un eje central largo del cual salen pequeños tallos donde se implantan las flores.

Rad. Forma de medida de la cantidad de radiación ionizante absorbida por los tejidos. Definido por 100 ergs por gramo de tejido; en general, se refiere a la cantidad de radiaciones retenidas.

Radiación. Una de las formas en que se trasfiere la energía. La radiación se caracteriza tanto por su longitud de onda como por su frecuencia e incluye desde la longitud de onda corta y alta energía (como los rayos gamma) a longitudes de onda larga y baja energía (por ejemplo las ondas de radio). La luz visible es una pequeña parte del espectro total de radiación.

Radiación UV. Es la emitida por rayos ultravioleta (UV) con intensidades entre 1 000 y 4 000 angstroms.

Raza. En una especie, es un grupo de apareamiento genéticamente distinto (con frecuencia también en el aspecto geográfico); representa también un grupo de patógenos que infectan a una serie dada de variedades de planta.

Raza ecológica. Población de una especie aislada por condiciones ecológicas locales, que están adaptadas y toleran ambientes similares.

Raza fisiológica. Patógenos de la misma especie y variedad que son similares estructuralmente, pero diferentes en sus características fisiológicas y patológicas y especialmente en su capacidad para parasitar a las distintas variedades de un huésped determinado.

Raza local. Una variedad desarrollada en forma local por los nativos de una región, sin la aplicación del conocimiento científico sobre la cruce y selección de plantas.

Recesivo. La condición de un gene de tal naturaleza que no se manifiesta en presencia de un alelo (dominante) contrapuesto.

Recombinación. Formación de nuevas combinaciones de genes, como resultado de la fertilización cruzada entre individuos que difieren en su genotipo.

Recurrente. Dícese del progenitor que se cruza consecutivamente en mejoramiento genético por retrocruzas (cruza BC1, BC2, etc.).

Reistencia del huésped. La capacidad genética relativa de una raza o variedad para producir cosechas de mayor volumen o mejor calidad o para producir más descendencia comparada con otras razas o variedades que sufren el mismo grado de infestación.

Relación fenotípica. Proporción de individuos diferentes o fenotipos en la descendencia de una cruce entre dos progenitores respecto a uno o más caracteres.

Relación genotípica. Proporción de genotipos diferentes en la descendencia de una cruce entre dos progenitores homocigóticos dominantes y homocigóticos recesivos en una generación F2.

Relación mendeliana. Es la proporción o relación genotípica o fenotípica característica de la herencia independiente obtenida por Mendel.

Reproducción. Es la formación y multiplicación de individuos por medio sexual (gametos y fecundación) o asexual (vegetativa).

Reproducción asexual. Proceso reproductivo en el que no interviene la unión de gametos. La reproducción asexual puede ser por yemas, rizomas, bulbos, estolones, tuberculos, apomixis, etcétera.

Reproducción sexual. Formación y multiplicación de individuos, por medio de la unión de un gameto masculino con otro femenino que integran al cigoto con «2n» cromosomas

y éste por divisiones mitó-sicas sucesivas, diferenciación y desarrollo se forma un nuevo individuo.

Reproducción somática vegetativa. Reproducción asexual en la que no intervienen gametos, es decir, células reproductoras, propia de muchos hongos basidiomicetos.

Resilencia. Capacidad de un ecosistema para recuperar su estado general después de sufrir una alteración.

Resistencia. Capacidad que tiene un organismo para superar, totalmente o en parte, el efecto de un factor desfavorable del medio ambiente.

Resistencia aditiva. Resistencia regulada por más de un gene, cada uno de los cuales se expresa independientemente, pero cuyo efecto se refuerza mediante la expresión de cada uno de los genes adicionales.

Resistencia complementaria. Resistencia que depende de dos o más genes, que independientemente son ineficaces.

Resistencia de campo. Resistencia observada en condiciones de campo y que se diferencia de la observada en el laboratorio o invernadero.

Resistencia de la planta adulta. La resistencia, en general horizontal de las plantas adultas, también conocida como resistencia de edad o resistencia de la planta madura.

Resistencia específica del biotipo. Resistencia que sólo es eficaz para un biotipo determinado de la especie dañina. A menudo, pero no necesariamente, esta resistencia es vertical.

Resistencia fisiológica. Tipo de resistencia debida a una incompatibilidad protoplasmática o fisiológica entre la planta huésped y el agente patógeno.

Resistencia general. Análoga a resistencia horizontal; resistencia no específica del biotipo.

Resistencia horizontal. Resistencia de las plantas a una enfermedad, por efecto o acción de varios genes (poligénica).

Resistencia vertical. Es la debida a la acción de un solo par de genes en la respuesta de las plantas a enfermedades específicas (herencia monogénica).

Retículo endoplasmático. Estructura que se extiende a través de unidades enteras de citoplasma y se encarga del transporte de los productos celulares, como también de aportar una superficie para la síntesis de proteínas por los ribosomas; interviene la separación de las enzimas, en las reacciones enzimáticas y en el desplazamiento de los componentes de la membrana celular, así como en la división celular.

Retrocruza. Apareamiento de un híbrido con alguno de sus progenitores para reforzar o aumentar la frecuencia génica de una característica deseable.

Ribonucleoproteína. Un compuesto complejo combinado de RNA y de proteína.

Ribonucleótido. Es el que está compuesto por una base de purina o de pirimidina ligada al azúcar ribosa y con un fosfato.

Ribosa (y desoxirribosa). Azúcares con cinco carbonos, componentes estructurales de los ácidos nucleicos.

Ribosoma. Organelo subcelular que interviene en la síntesis de las proteínas.

RNA mensajero. Es el que sirve de matriz para sintetizar proteínas. El triplete codón del ADN y el triplete único de RNA mensajero, son idénticos, con la diferencia que la timina del ADN es sustituida por el uracilo en el RNA.

RNA ribosómico. Es el que interviene en la traducción del código genético durante la construcción de cadenas polipeptidas.

RNA trasmisor. RNA que transmite aminoácidos al ribosoma para formar proteínas.

Roentgen. Unidad de radiación ionizante, que expresa la cantidad de ionizaciones producidas por los rayos X o gamma al pasar a través de los tejidos. Roentgen se define como la cantidad de radiación necesaria para producir una unidad de carga electrostática en un centímetro cúbico de aire seco.

S

S. Denominación general para una serie de genes alelomorfos múltiples; por ejemplo, los alelos múltiples, para autoincompatibilidad parcial o total en los procesos de fecundación S1, S2, S3, S4, etc.

S0. La letra «S» también se usa para designar las autofecundaciones sucesivas; por ejemplo, S0 símbolo que se utiliza para designar la planta autofecundada original.

S1, S2, etc. Símbolos para designar la semilla obtenida en las generaciones autofecundadas después de la autofecundación en la planta S0. Para que no exista confusión, S0 es la planta seleccionada originalmente, S1 es la semilla obtenida en la S0, S2 es la semilla de segunda autofecundación obtenida y cosechada en la primera autofecundación y así sucesivamente.

Saco embrionario. Típicamente un gameto femenino de ocho núcleos. El saco embrionario se origina a partir de la megáspora por divisiones meióticas sucesivas.

Segregación. Se refiere a la separación independiente de los factores hereditarios después de un cruzamiento de progenitores con caracteres contrastables (alto o enano, rojo o

blanco, etc.), para uno o más pares de genes de manifestación cualitativa. Si los progenitores son líneas puras (homocigóticas) para sus alelos dominantes o recesivos y contrastantes, la generación F1, será 100% heterocigota y ésta al autofecundarla o cruzarla con ella misma, producirá la generación F2 en donde se manifestará la máxima segregación genética. Si los progenitores no son homocigotos contrastantes, la segregación se manifestará en la F1.

Segregación independiente. Primera ley de la herencia mendeliana, en la cual, los gametos son diferentes después del proceso de meiosis por separarse los cromosomas paternos y los maternos. Separación de genes alelos en cromosomas diferentes, característicos de la herencia monofactorial.

Segregación transgresiva. La segregación de individuos en la F2 o en generaciones posteriores de una cruce, que manifiestan una intensidad más extrema de un carácter que la de cualquiera de los progenitores. Es una de las formas de manifestación de heterosis.

Selección. Cualquier proceso natural o artificial que permite un incremento de la proporción de ciertos genotipos o grupos de genotipos en generaciones sucesivas; planta o línea que se origina por un proceso de selección.

Selección acumulativa. Selección por aptitud combinatoria general o por aptitud combinatoria específica de una serie de líneas puras, dejar éstas en polinización libre (ejemplo, en maíz) y repetir este método genotécnico para formar variedades sintéticas o formar líneas puras superiores genotípicamente.

Selección artificial. Método de fitomejoramiento por selección designada de progenitores que formarán una mejor generación. Existen dos formas de selección en las especies: la natural en procesos evolutivos, y la artificial para el mejoramiento genético.

Selección convergente-divergente. Método de fitomejoramiento que básicamente consiste en tomar muestras de semillas de varias localidades, después formar un compuesto balanceado, dejarlo en polinización libre y enviar estas semillas segregantes genotípicamente a cada una de las localidades para su selección y formación de nuevas variedades. Se requieren varios ciclos de convergencia y divergencia del germoplasma.

Selección de progeñe. Selección de individuos con caracteres favorables en generaciones segregantes. A este tipo de selección de plantas autóгамas, también se le denomina «selección genealógica».

Selección diferencial. Es la que se realiza considerando el promedio de la población con respecto al promedio de la muestra seleccionada; la diferencia entre ambos promedios será mayor en cuanto la heredabilidad del carácter seleccionado tenga más alto su valor de heredabilidad amplia o de heredabilidad estrecha.

Selección direccional. La que favorece a uno o más fenotipos, por lo mismo cambian las frecuencias genéticas.

Selección en masa. Un sistema de mejoramiento en el que se selecciona semilla de plantas individuales, sobre la base del fenotipo y se mezcla y utiliza para producir la siguiente generación.

Selección estabilizadora. Selección natural que tiende a mantener un equilibrio dinámico establecido entre las poblaciones de huéspedes plagas.

Selección familiar. Selección de plantas dentro de familias segregantes superiores genotípicamente, originadas de plantas individuales.

Selección indirecta. Selección de un rasgo, que no es el deseado, debido a la existencia de una correlación genética entre los dos rasgos.

Selección individual. Selección de plantas principalmente en especies autógamas para formar variedades con líneas homocigóticas, siguiendo el método de selección genealógica. En especies alógamas, la selección individual también se realiza para formar variedades sintéticas, por recombinación de plantas individuales seleccionada; también se utiliza para formar líneas puras que entrarán en la formación de cruza simples o cruza dobles.

Selección intraespecífica. Es la que se realiza en forma natural o por métodos de fitomejoramiento dentro de una especie.

Selección masal. Selección de plantas con caracteres favorables y posterior recombinación al dejarlos en polinización libre (ejemplo maíz); repetir esta técnica hasta formar «variedades sintéticas» de mayor rendimiento, mejor calidad o los caracteres deseables de acuerdo con el ideotipo previamente proyectado. Actualmente el mejor método de selección es estratificado o modificado en donde se minimizan los errores por heterogeneidad del suelo u otros factores, al corregir el peso por plantas considerando el promedio general y el promedio por parcela.

Selección masal estratificada. Método de mejoramiento genético propuesto por Gardner en 1961, que consiste en llevar a cabo la selección individual de plantas dentro de pequeños sublotos de un lote general para minimizar la interacción genotipo-medio ambiente. Actualmente, la «selección masal estratificada» es uno de los mejores métodos para la formación de «variedades sintéticas», originalmente designadas «variedades estabilizadas».

Selección natural. Aquella en donde las condiciones ecológicas eliminan genotipos inadaptados o en donde existe competencia entre individuos. La selección natural y las mutaciones son los dos factores básicos de la evolución de las especies. Se refiere a la

eliminación de individuos cuyos genotipos no se adaptan a las condiciones ecológicas de un hábitat local.

Selección negativa. Detección de plantas con caracteres indeseables que no corresponden al ideotipo o arquetipo de una variedad, las que se eliminan para impedir la dispersión de su polen, evitando así su cruzamiento con las plantas de la población deseable en trabajos de mejoramiento genético, o en la depuración para la multiplicación de semillas certificadas.

Selección recurrente. Un sistema de mejoramiento destinado a aumentar la frecuencia de genes favorables para el rendimiento u otras características, mediante ciclos repetidos de selección.

Selección recurrente recíproca. Un sistema de mejoramiento por selección recurrente, en el que se conservan grupos diferentes genéticamente y en el que en cada ciclo de selección se aparean los individuos de los diferentes grupos, para probar su aptitud combinatoria.

Semilla. Botánicamente es un óvulo desarrollado y maduro; por ejemplo, el grano de frijol, de ajonjolí, etc. En forma común se designa a algunos frutos con el nombre de semillas; ejemplo, el maíz; y algunas formas de reproducción asexual como en la papa (tubérculo).

Semilla base. Existencia de semillas manejadas para mantener la identidad genética, casi específica, y la pureza, con métodos de producción supervisados, aprobados y certificados por la agencia.

Semilla básica. La que se obtiene por la multiplicación de la semilla original, a través de métodos que garanticen su más alto grado de identidad genética y pureza de una variedad.

Semilla del criador. Semilla controlada directamente por el productor original o responsable de la misma.

Semilla del genetista. Semilla (o material de propagación vegetativa) producida por el fitogenetista o la institución patrocinadora de la de forma original y que se utiliza como fuente para la producción de semilla básica.

Semilla híbrida. Semilla de cruce simple o de cruce doble.

Semilla original. La semilla resultante de los trabajos de mejoramiento o formación de variedades.

Semilla pura. Semilla que conserva su constitución genotípica para certificación y que no contiene materias extrañas a la misma semilla, como pueden ser residuos de hojas, basura, tierra, etcétera.

Semilla pura viable. Es la que se determina multiplicando el porcentaje de germinación por el porcentaje de pureza.

Semilla registrada (o certificada). La progenie de una semilla básica, registrada o certificada, que se produce y usa de tal forma, que se mantenga una pureza e identidad genética satisfactoria y que ha sido aprobada por un organismo oficial de certificación.

Senescencia. Etapa avanzada de envejecimiento de un individuo o de parte de su organismo que se caracteriza por deterioros celulares o por su muerte, perdiendo la capacidad de automantenimiento y de reproducción, cuyos mecanismos anabólicos y catabólicos desestabilizados son debidos a genes que se manifiestan por espacios y por tiempo.

Serie alelica. Sinónimo de serie génica y de alelos múltiples.

Serie cromosómica. Número normal de cromosomas de un genomio.

Sexual. Que interviene en la unión de núcleos en la que se lleva a cabo la meiosis; producto que se forma de esa unión.

Sinérgidas. Núcleos o células adyacentes a la célula del huevo en el extremo micropilar del saco del embrión.

Sintético. Una línea o variedad producida mediante la combinación de genes poco usuales en la naturaleza; líneas que tienen una elevada capacidad general de combinación.

Somático. Que se refiere a células diploides, normalmente con un juego de cromosomas procedente del progenitor masculino y otro juego del progenitor femenino.

Somatogamia. Fusión de un micelio positivo con un micelio negativo en la reproducción de hongos.

Somatoplasma. Parte de la teoría de Weismann que se refiere a la parte mortal que desaparece en los individuos, o sea, la parte discontinua de la vida (células diploides), en relación con el germo-plasma (células gaméticas).

Subespecie. Unidad taxonómica posterior a la de especie de acuerdo con caracteres diferenciados por su constitución morfológica, fisiológica o químico-orgánica; por ejemplo, el maíz es del género *Zea*, especie *mays*, con las subespecies: *zacharata* (dulce), *everta* (reventador), *amilácea* (almidón suave), *indurata* (duro), *indentata* (dentado) entre otras subespecies.

Subunidad proteica. Pequeña molécula de proteína que constituye la unidad química y estructural de la cubierta proteica de un virus; es un capsómero.

Susceptibilidad. Incapacidad de una planta para resistir el efecto de un patógeno u otro factor perjudicial.

Susceptible. La característica de una planta huésped, que la hace incapaz de evitar o retardar el efecto de un patógeno u otro factor nocivo.

T

Taxonomía. Ciencia que se ocupa de la clasificación sistemática de los seres vivos según sus características y semejanzas.

Telofase. Estadio de la división celular que empieza cuando los cromosomas hijos llegan a los polos de la célula en división y termina cuando las dos células hijas entran en interfase.

Telómero. Componente estructural localizado en el extremo de un cromosoma.

Testosterona. Es una hormona sexual masculina.

Tetraploide. Células somáticas con cuatro juegos de cromosomas, cuyas células sexuales tienen dos juegos de cromosomas; organismo con cuatro juegos básicos (X) o haploide (n) de cromosomas (cuatro genomas = 4n).

Tetrasómico. Euploide perteneciente a una célula u organismo diploide que tiene cuatro miembros de uno de sus cromosomas, el resto de los cuales es diploide (2n+2).

Timina. En genética molecular, es la base de pirimidina que se une a la adenina por medio de dos átomos de hidrógeno como parte constituyente del ADN. La timina es reemplazada por el uracilo en la constitución del RNA.

Tolerancia. Es la capacidad de los organismos para subsistir, aun en ambientes (interno y externo) poco favorables, bajo tensiones, con función normal. Es también la cantidad

Totipotencia. Capacidad de generar o regenerar un organismo completo a partir de una parte.

Transcripción. Mecanismo o proceso que traslada la información genética del ADN de los cromosomas al RNA mensajero.

Transducción. Transferencia de material genético de una bacteria a otra mediante la participación de un bacteriófago.

Transferencia. Es la técnica de introducir genes o cromosomas de una especie a otra, o de una variedad a otra, para mejorar caracteres deseables en fitogenética. La transferencia se realiza por medio de cruzamientos controlados (hibridación) o en la actualidad por medio de la ingeniería genética, como puede ser el «bombardeo de genes», la «hibridación somática», la «conjugación de protoplastos», etc.

Transferencia nuclear. Introducción de un núcleo somático (diploide) en un huevo desnucleado artificialmente cuya transferencia se ha realizado en ranas.

Transformación. Cambio que sufre el DNA de una bacteria debido a la absorción e incorporación de fragmentos de DNA liberados por otras bacterias. Es también el cambio que sufre una célula normal para transformarse en una maligna.

Transgénico. Individuo que porta genes de otra especie.

Translocación. Mutación originada por el cambio de un segmento cromosómico a otro cromosoma o al mismo cromosoma en diferente posición.

Transversión. Sustitución en un par de bases de una pirimidina por una purina o viceversa en la secuencia del encadenamiento de nucleótidos en el ADN mutante.

Traslación. Es el proceso de conversión de una secuencia de aminoácidos para formar una proteína de acuerdo con la información genética del RNA.

Trasmutación. En genética se refiere a una mutación cromosómica (no en genes) debida a no disyunción, translocaciones, deleciones, duplicaciones, pérdidas o adiciones de cromosomas.

Trasposición cromosómica. Mutación por cambio traslacional de un segmento cromosómico de un lugar a otro sin realizar el intercambio recíproco.

Trasposición de genes. Metodología de la ingeniería genética para realizar la transferencia de genes de una especie a otra; por ejemplo, genes fijadores de nitrógeno de una bacteria a una planta superior, para lo cual se requiere conocer la estructura y regulación de estos genes.

Trihíbrido. Producto de la cruce entre dos progenitores que difieren en tres pares de genes heterocigóticos. Tradicionalmente, el concepto de trihíbrido es para la herencia mendeliana.

Triplex. Se refiere a que en un autotetraploide existen tres genes dominantes iguales; por ejemplo, AAAa.

Triploide. Organismo cuyas células contienen tres dotaciones haploides (monoploides) de cromosomas, que tiene tres juegos (genomas) de cromosomas; número cromosómico $3n$. Generalmente estériles.

Trisómico. Es un aneuploide constituido por un diploide con un cromosoma de más ($2n+1$); por ejemplo, el síndrome de Down es un caso de trisomía por contener las células tres cromosomas denominados 21.

Trisómico secundario. Célula u organismo con un cromosoma de más pero que éste es un isocromosoma.

U

Unisexual. Individuo con órganos reproductivos de un solo sexo.

Uracilo. Base pirimídica característica del RNA que se enlaza con la base púrica adenina. En el ADN la base adenina se enlaza con la timina.

V

Valor de ligamiento factorial. El tanto por ciento de intercambio homólogo en una población híbrida; término utilizado principalmente para la determinación del tanto por ciento de ligamiento, principalmente para el establecimiento de los mapas cromosómicos.

Variabilidad. Propiedad o capacidad que tienen los organismos para cambiar sus características de generación en generación.

Variabilidad fisiológica. Es la formada por las diferencias entre las capacidades de fotosíntesis, transpiración, asimilación, de resistencia a sequía, al frío, al calor a insectos o a enfermedades.

Variabilidad genética. Es el conjunto de recursos genéticos que se encuentra básicamente en los centros primarios de origen de las especies o en los hábitats en donde se han dispersado. Es la fuente principal de la evolución natural de las especies y los recursos genéticos que se aprovechan en los métodos fitogenéticos.

Variación. Es la presencia de individuos diferentes debido a su constitución genotípica derivada por recombinaciones génicas, cromosómicas, ligamiento, etc. Por otra parte, la variación también se presenta por el medio ecológico que interactúa con el genotipo para expresar el fenotipo.

Varianza. Es un valor obtenido por la sumatoria de las desviaciones de la media al cuadrado, sobre el número total de observaciones.

Varianza aditiva. Valor estadístico que se obtiene por la acción de genes con efectos acumulativos en caracteres cuantitativos, sin incluir genes con dominancia, con sobredominancia, con epistasis y otras interacciones génicas.

Varianza fenotípica. Es el resultado de la suma de la varianza genética con la varianza ambiental, también denominada varianza total o varianza de la F2.

Varianza genotípica. Valor estadístico de gran importancia para predecir los avances en los métodos de fitomejoramiento. La varianza genotípica se calcula restando a la varianza genotípica la varianza ambiental (ecológica).

Variación. Taxonómicamente es una subdivisión de una especie, ya sea formada en los procesos evolutivos por la selección natural (variedades criollas o regionales), o por fitomejoramiento (variedad mejorada, híbridos simples, dobles, etc., en especies

alógamas o, líneas puras, compuestos multilineales, etc. en autógamias), para siembras comerciales.

Variedad botánica. Se abrevia como «var» y se refiere a la designación taxonómica que en algunos casos va después de «especie» y en otros después de «subespecie».

Variedad compuesta. También se designa como «compuesto multilineal» en especies autógamias, que está constituida por la mezcla física de líneas con caracteres fenotípicamente iguales, pero genotípicamente diferentes respecto a la resistencia genética a varias razas fisiológicas de un fitopatógeno.

Variedad diferencial. Líneas puras o variedades que por su resistencia o susceptibilidad sirven para identificar específicamente a las razas fisiológicas de un patógeno.

Variedad sintética. Las generaciones avanzadas de mezclas de semillas de polinización libre de un grupo de líneas, clones o líneas auto-fecundadas o de los híbridos entre ellos.

Variegado. Individuo u órgano que presenta tejidos de distinta coloración, distribuidos en forma de mosaico por genotipos diferentes.

Vernalización. Requerimiento de un periodo frío, en ciertas plantas, antes de florecer. Tratamiento que se da a semillas, bulbos o plántulas para acortar su periodo vegetativo y que de esa manera florezcan y fructifiquen a más corto plazo.

Viroides. Pequeñas moléculas de ácido ribonucleico de bajo peso molecular que infectan a las células vegetales, se autoduplican y producen enfermedades.

Virus. Parásito obligado, infeccioso y submicroscópico compuesto por ácido ribonucleico y proteínas.

X

X. Letra que designa al cromosoma sexual femenino cuando éste es homogamético (XX) y el masculino es el sexo heterogamético (XY). El cromosoma Y es el paterno. Letra que simboliza el número básico de cromosomas, que corresponde al número básico de cromosomas característico de varias especies; por ejemplo, el *Triticum monococcum* ($2n=14$), el *Triticum durum* o Dicotoides ($2n=28$) y el *Triticum aestivum* ($2n=42$), el número básico es $x=7$. El número básico es igual al mínimo gamético (n) cuando de un género existe sólo una especie.

Xenia. El efecto inmediato del polen sobre las características del endosperma.

Xenotrasplante. Trasplante de órgano de una especie a otra especie.

Y

Y. Letra con que se designa al cromosoma sexual masculino en los humanos en cromosomas heterogaméticos (XY).

Yema axilar. Yema que se origina lateralmente en el tallo, en la axila de la hoja.

Yema mixta. Yema que contiene tejido primordial tanto para las hojas como para las flores.

Yema simple. Yema primordialmente foliar o floral, pero no ambas.

Yema terminal. Yema grande y vigorosa ubicada en el ápice del tallo, responsable del crecimiento terminal.

Z

Zigoteno. Subfase de la primera metafase de meiosis, en la cual se realiza el apareamiento de cromosomas homólogos. El zigoteno es posterior a la subfase de leptoteno y anterior a la de paquiteno.

Zogospora. Espora sexual y de resistencia de los zigomicetos que se forma por la fusión de dos gametangios morfológicamente semejantes.

Zoogamia. Acción y efecto del transporte de los granos de polen por especies animales. En el caso específico del transporte del polen por medio de insectos, se denomina polinización entomófila, para diferenciarla de la que realiza por traslado del polen por medio del viento, denominada polinización entomófila.

Zoogenética. Sinónimo de genotecnia animal, es el mejoramiento genético de especies animales respecto de la producción en cantidad, en calidad o en caracteres morfológicos y fisiológicos.

Zoogermoplasma. Término específico asignado al germoplasma de especies animales.

ISBN: 978-9942-33-898-3



9 789942 338983

Compás
capacitación e investigación