

Ra Ximhai

Revista de Sociedad, Cultura y Desarrollo
Sustentable

Ra Ximhai
Universidad Autónoma Indígena de México
ISSN: 1665-0441
México

2012

MEJORAMIENTO VEGETAL USANDO GENES CON FUNCIONES CONOCIDAS

Jesús Quiroz-Chávez; Luz María García-Pérez y Francisco Roberto Quiroz-Figueroa
Ra Ximhai, septiembre - diciembre, año/Vol. 8, Número 3
Universidad Autónoma Indígena de México
Mochicahui, El Fuerte, Sinaloa. pp. 79-92.



e-revist@s

MEJORAMIENTO VEGETAL USANDO GENES CON FUNCIONES CONOCIDAS

PLANT IMPROVEMENT BY KNOWN-FUNCTION GENES

Jesús Quiroz-Chávez; Luz María García-Pérez; Francisco Roberto Quiroz-Figueroa¹

Profesor Investigador. Laboratorio de Fitomejoramiento Molecular, Departamento de Biotecnología Agrícola, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Sinaloa, Instituto Politécnico Nacional (CIIDIR IPN Unidad Sinaloa). Blvd. Juan de Dios Bátiz Paredes No. 250, Col. San Joachin, Guasave Sinaloa, c.p. 81100. fquirozf@hotmail.com.

RESUMEN

El mejoramiento de plantas mediante la inserción de un fragmento de ADN usando ingeniería genética representa una oportunidad para desarrollar cultivares o variedades con características económicamente deseables, como conferir ventajas adaptativas al medio ambiente, mejores propiedades nutrimentales y disminución del uso de agroquímicos. Dada la polémica alrededor de este tipo de tecnologías la justificación de su desarrollo y uso dependerá del entorno socio-cultural y deberá ser estudiado caso por caso. El presente documento tiene el objetivo de plantear un panorama de los Organismos Genéticamente Modificados (OGM), sus ventajas y desventajas, y establecer el porqué constituyen una oportunidad para desarrollar cultivares con características que por métodos tradicionales no podrían obtenerse.

Palabras clave: Fitomejoramiento, gen *nhr1*, planta modificada genéticamente y OGM.

SUMMARY

Plant molecular improvement by recombinant DNA technology represents an advantage to obtain new varieties or traits. This technique is promised for genetic improvement of crop plants. Lines with increased yield, quality, disease resistance, or tolerant to abiotic stress have been obtained, with clear advantages for producers, marketers and consumers. However, they have several limitations in its application to agriculture because of its risk and hazards. The aim of the document is to show the advantages and disadvantages of GM crop plant, to develop represent an opportunity to have new exotic traits.

Key words: Plant molecular improvement, *nhr1*gen and GM crop plant.

INTRODUCCIÓN

El incremento constante de la población ha tenido como consecuencia una demanda cada vez mayor de recursos alimentarios y materias primas. Desafortunadamente la selección y cruce controlada de ejemplares con características de interés solo ha podido resolver esta problemática de manera parcial, por lo que se espera que la implementación de herramientas y estrategias moleculares a los métodos empleados tradicionalmente, permita obtener plantas con una mayor productividad, calidad y nuevos productos agrícolas (Chávez-Araujo, 1993).

El fitomejoramiento, también conocido como mejoramiento de las plantas, es la ciencia del desarrollo de plantas para producir nuevas variedades con características deseables. Durante la mejora de un cultivo, se realizan cruces entre individuos portadores de las características de interés; de las semillas resultantes se seleccionarán las que presenten la o las características que se quieren preservar. Estos individuos se someterán a otra ronda de cruces con la finalidad de obtener una nueva variedad con una característica deseada, tal variedad incluye una serie de pruebas adicionales antes de su liberación al mercado. La obtención de mejores cultivos ha sido una de las principales aplicaciones de la biotecnología y su contribución a la agricultura es significativa pues se han logrado un gran número de cultivos con diversos beneficios (Miyazaki *et al.*, 1987).

El mejoramiento genético se inició cuando el hombre empezó a recolectar las mejores plantas y multiplicarlas, siendo la selección el primer método de mejoramiento. En la actualidad, el mejoramiento convencional o domesticación de cultivos sigue los principios básicos de selección y cruce entre individuos con características deseables (Acquaah, 2006). Además de estas prácticas, se han incorporado nuevas tecnologías para incrementar y facilitar la obtención de plantas con mejores características, aunque actualmente existe una gran controversia sobre el uso y los beneficios a mediano y largo plazo de la aplicación de tales tecnologías y los productos obtenidos, particularmente en caso de los organismos mejorados genéticamente (OMG) mediante ingeniería genética (Parrott, 2010), ya que presentan grandes ventajas en la implementación de plantas con nuevas características que por métodos del mejoramiento convencional no es posible adquirir

(Uzogara, 2000). Como ejemplo, los programas de mejoramiento genético convencional dependen de la presencia de alta variación genética, por lo que se deben asegurar tales fuentes de variación en forma de colecciones denominadas bancos de germoplasma (Chávez-Araujo 1993). En contraste, el mejoramiento empleando técnicas moleculares usa la denominada técnica de mutagénesis (inducción de mutaciones utilizando agentes mutagénicos como radiación, o compuestos químicos) para crear variación genética (Gustafsson *et al.*, 1954).

Fitomejoramiento convencional o tradicional

Inicialmente, la domesticación de los cultivos se describió como un aceleramiento en el proceso de evolución que presentan de forma natural los organismos, en este caso las plantas, resultando en cambios de interés para el hombre con la finalidad de obtener individuos con nuevos rasgos o mejorar los ya existentes (Cong *et al.*, 2008). Una de las técnicas utilizadas ha sido el apareamiento artificial, es decir la cruce entre los parentales seleccionados para producir nuevos individuos en los cuales convergen las características deseadas, este método es restringido a especies con reproducción sexual y compatible entre sí (Acquaah, 2006).

En los inicios de la agricultura las tribus resguardaban aquellas semillas provenientes de las plantas con mejor aspecto para utilizarlas en la siguiente temporada, este proceso gradualmente llevo a las plantas que actualmente cultivamos, de ser individuos silvestres e independientes a ser completamente dependientes del hombre (Acquaah, 2006), con rasgos seleccionados como mayor producción de frutos, tanto en número como en tamaño, color, textura, sabor, maduración, apariencia y la calidad, así como la arquitectura de la planta y su capacidad de resistir estrés abiótico o biótico (Paran *et al.*, 2007; Schubert *et al.*, 2009). Un aspecto importante que se debe tomar en cuenta para el uso de esta técnica, es la compatibilidad de los cultivos, ya que las cruces deben realizarse entre organismos de la misma especie o ser compatibles sexualmente y que a la vez estos produzcan descendencia fértil (Acquaah, 2006).

Casos extremos dentro de la domesticación de los cultivos han tenido gran importancia en la alimentación de la población mundial como en el caso del tomate (*Solanum lycopersicum* L.), perteneciente a la familia de las *Solanaceas*. La domesticación de manera intensiva de este cultivo se inicio en Europa en los siglos XVIII y XIX y fue en este último siglo cuando los mejoradores generaron un gran número de cultivares diferentes a partir de una sola especie (*S. lycopersicum*), la cual es la única especie domesticada. Se piensa que la domesticación se inició en América, muy probablemente en México, y se considera Perú como el centro de diversidad de parentales silvestres (Bai *et al.*, 2007). Las características de interés en este cultivo son la forma, tamaño y color del fruto. Las variedades que actualmente se cultivan producen frutos con un número y tamaño mucho mayor a su ancestral silvestre *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill (Cong *et al.*, 2008) y a los frutos producidos en condiciones silvestres (Bai *et al.*, 2007).

Pero, ¿qué es lo que cambió dentro de las células del tomate que cultivamos respecto a su ancestro y a las plantas que crecen de manera silvestre?, se sabe que el responsable de los cambios observados es un factor transcripcional, en este caso el cambio en la masa del fruto se debe al cambio regulatorio de una proteína que actúa controlando la expresión de otros genes o factor transcripcional llamado YABBI, involucrado en controlar el número de carpelos durante la floración y el desarrollo del fruto (Cong *et al.*, 2008). Este ejemplo muestra como algunas características agronómicas de interés podrían estar controladas por genes que podrían ser potenciados mediante la ingeniería genética en las especies o variedades de interés.

Otro caso muy conocido es la domesticación del maíz *Zea mays* L., proveniente de la hierba silvestre teosinte -*Zea mays* ssp. *Parviglumis* Iltis y Doebley o spp. *mexicana*- (Beadle, 1939), cuyo centro de origen se ubica en América Central, muy probablemente México o Guatemala debido a la gran variedad de especies y variabilidad genética que ahí se encuentran, distribuyéndose desde estas regiones al resto del mundo (Acquaah, 2006), en un proceso que demoró cientos de años (Wang *et al.*, 1999) y que llevó a que las variedades de maíz que actualmente se cultivan sean incapaces de sobrevivir por sí mismos en condiciones silvestres. Respecto a los cambios a nivel

molecular, estudios indican que los efectos de selección se reducen a cambios en regiones regulatorias génicas (promotores génicos) ya que no se han encontrado cambios significativos en regiones codificantes (Wang *et al.*, 1999). Por ejemplo, una de las principales características entre los ancestrales teosinte y las variedades actuales son las ramificaciones, en gran número en especies silvestres y nulas en cultivos comerciales; mediante análisis genéticos se determinó que tal proceso es regulado por el gen *teosinte branched -tb1-* (Doebley *et al.*, 1995). Otra característica de los cultivos de maíz actual son las grandes mazorcas con un elevado número y tamaño de granos, obtenidas al parecer a través de procesos de mutaciones adjuntos con el proceso de selección natural y la selección por el hombre (Tsiantis, 2011).

Otros cultivos como el trigo también han sido seleccionados para obtener variedades con una alta producción y un amplio rango de adaptación agroecológico, así como cultivares con un crecimiento de menor tamaño pero con una elevada producción (Acquaah, 2006).

Fitomejoramiento mediante ingeniería genética

La aplicación de las tecnologías de ingeniería genética han permitido el desarrollo de plantas mejoradas como una alternativa más precisa y efectiva. El término fitomejoramiento molecular, es utilizado para describir el uso de diversas herramientas para manipular el ADN de las plantas con el fin de introducir información génica con propósitos específicos; de este modo se han logrado resultados que en el pasado eran imposibles, como la transferencia de un gen deseado de una bacteria a una planta (Acquaah, 2006; Gelvin, 2009). A diferencia del mejoramiento genético convencional en donde las características deseables de una variedad se obtienen mediante la cruce entre individuos de la misma especie, la tecnología transgénica permite la incorporación de atributos provenientes de la misma u otra especie, sin necesidad de la reproducción sexual (Acquaah, 2006); esto fue posible gracias al descubrimiento de las enzimas de restricción, capaces de cortar el ADN en zonas específicas, y las ligasas, que unen dos extremos de ADN, ya que permiten introducir un fragmento de ADN en otro, ganando nueva información genética. En organismos simples como bacterias o levaduras es relativamente fácil obtener un transgénico, sin embargo en organismos multicelulares esto significa un reto mayor (Krebs *et al.*, 2011).

Tecnología transgénica

Un transgénico o también conocidos como organismo genéticamente modificado (OGM) contiene en todas sus células material genético artificialmente introducido. Para la obtención de un transgénico se requiere una serie de pasos (Fig. 1). Inicialmente, se identifica la problemática o las necesidades que justifiquen el desarrollo del transgénico, se localiza el gen o genes que corresponda a la característica que se desea introducir o eliminar, se construye el vector de transformación en el cual también debe ir incluido un gen de selección con el propósito de distinguir y propagar las células transformadas de las no transformadas; se procede a realizar la transformación de las células vegetales ya sea por biobalística, *Agrobacterium tumefaciens* u otra técnica seleccionada. El siguiente paso es el crecimiento y regeneración del tejido vegetal transformado mediante un sistema de regeneración *in vitro* apropiado o por transformación de meristemos, las plántulas desarrolladas serán evaluadas para conocer cuántos eventos de transformación (No. de copias de la construcción en la célula) sucedieron y si la inserción se transcribe y traduce a una proteína. Finalmente se evalúa la funcionalidad de la transferencia génica primero en laboratorio, luego en invernadero y finalmente en campo. Para el caso de las células embrionarias de mamíferos que carecen de pared celular, es factible utilizar la tecnología de micro inyección, en donde el gen de interés es insertado directamente dentro del núcleo, se calcula un 15% de fertilización por este método. Sin embargo, en las células de las plantas, las cuales poseen pared celular es complicado usar esta tecnología.

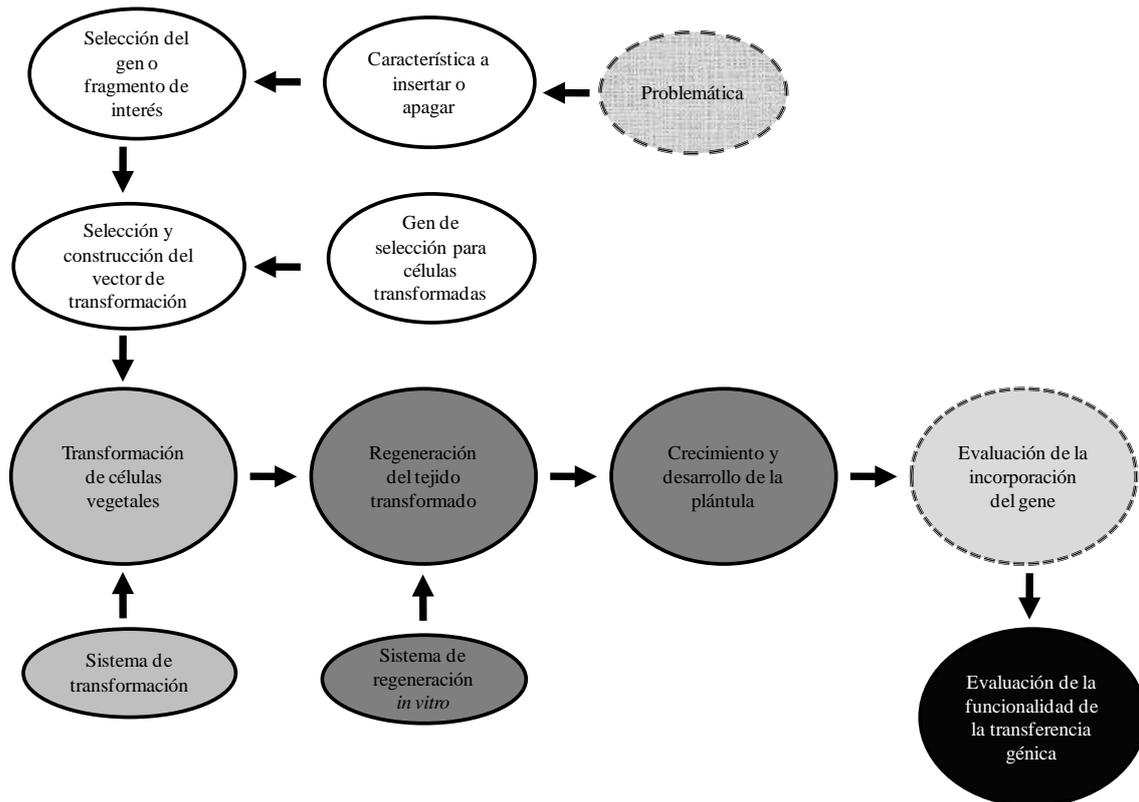


Figura 1. Estrategia general para la obtención de un transgénico.

Entre los métodos más usados para introducir fragmentos de ADN dentro de una célula vegetal, están la biobalística y el uso de *Agrobacterium tumefaciens*. En el caso de la biobalística, ésta consiste en bombardear a las células que se desean transformar con partículas de metal cubiertas con las moléculas de los genes que se desea introducir dentro de la célula, el bombardeo se realiza a altas velocidades y presión, utilizando aire o helio comprimido. Los tejidos a transformar son fragmentos de hojas, tallos, raíz, meristemos o callos. Debido a la fuerza y presión que se ejerce en esta técnica muchas de las células mueren por el impacto mecánico, en el mejor de los casos las partículas metálicas que contiene el material genético penetran hasta el núcleo de la célula sin dañarlas, estas tienen la posibilidad de que el ADN exógeno se incorpore al material genético de la célula vegetal y sea transformada, para que esto suceda, es necesario que la molécula de ADN envuelta en la partícula de metal se disuelva en el núcleo para que las enzimas del sistema de reparación que se localizan en la célula realicen la inserción dentro del ADN propio de la célula. Entonces el material genético de la célula transformada consiste en ADN original de la célula (secuencias de millones de pares de bases) y ADN exógeno (normalmente de cientos a miles de pares de bases). Cabe mencionar que la inserción del fragmento de ADN exógeno puede darse en cualquier región del ADN (al azar), ya que la técnica no tiene control sobre el sitio de inserción (Batty *et al.*, 1992; Sanford, 2000). El segundo método más usado, es por infección de una bacteria conocida como *Agrobacterium tumefaciens* (Broothaerts *et al.*, 2012), que se encuentra de manera natural en el suelo y es responsable de causar la enfermedad conocida como agalla de la corona en las plantas; esta bacteria introduce un fragmento de ADN, conocido como ADN de transferencia (T-DNA), foráneo en la célula vegetal que se incorpora al ADN genómico de la planta. Naturalmente el T-DNA contiene genes característicos los cuales causan el desarrollo de los tumores durante la infección, induciendo genes involucrados en la proliferación celular (Chilton *et al.*, 1980; Gelvin, 2009). Los científicos han explotado la capacidad de transferencia del fragmento de ADN de la bacteria a la planta mediante la sustitución de los genes que se localizan en el fragmento de T-DNA por genes de interés, como por ejemplo la introducción de un gen con capacidad de resistencia a herbicidas (Senior *et al.*, 2002).

Posterior a la transformación por cualquiera de las técnicas anteriormente descritas, se requiere la regeneración de una planta completa a partir de las células transformadas. La técnica de cultivo de tejidos *in vitro* es comúnmente utilizada para este propósito, en donde las células son manipuladas para que durante su división formen diferentes tejidos y órganos, esto requiere combinar, en un medio de cultivo sintético, diferentes fitoreguladores como por ejemplo auxinas y citoquininas, dando como resultado la división, diferenciación y organización de las células en un órgano, como raíz, hoja o brote (Henry *et al.*, 1994). Es importante resaltar que el nuevo órgano proviene de una nueva célula del fragmento del tejido original. Para distinguir las plantas u órganos provenientes de una célula transformada es necesario introducir un gen que codifique para una proteína que funcione como reportero, comúnmente se utiliza, una proteína que confiere resistencia a un antibiótico, al incluir el antibiótico en el medio de selección únicamente las células que fueron transformadas y que ahora son resistentes a antibióticos, podrán dividirse y formar órganos, mientras tanto aquellas células que no fueron transformadas morirán a causa del antibiótico. Las plantas regeneradas de la transformación no son aún las que se comercializarán, es necesario evaluar la efectividad de las transformaciones y que la característica a insertar sea funcional.

Genética en reversa

Algunos transgénicos con inserción de genes nuevos o mutados son utilizados para identificar funciones génicas, en otras palabras conocer el papel que tiene el gen estudiado en el ciclo de vida, la morfología de la planta o si está involucrado en la síntesis o degradación de algún compuesto, etc. También es posible sustituir o complementar la función de genes “defectuosos” utilizando la tecnología transgénica. La eliminación a nivel transcripcional del producto génico de interés es una estrategia utilizada para conocer su función en la planta, genes que pasan por este proceso se les conocen como mutaciones de eliminación o “Knockout”. Uno de los métodos más utilizados para la obtención de mutantes “Knockout” ha sido la tecnología ARN de interferencia (iRNA, por sus siglas en inglés), para seleccionar y destruir ARN mensajero (ARNm, el que se traducirá a proteína) de interés. La introducción de un ARN de doble cadena dentro de una célula eucariota, dispara los mecanismos de defensa celular para que dicho ARN de doble cadena (dsRNA, por sus siglas en inglés) sea cortado en fragmentos pequeños de aproximadamente 21 pares de bases y desenrollándose en cadenas simples mediante una nucleasa llamada “*Dicer*”, inmediatamente después se utiliza otra enzima llamada “*RISC*” que busca y alinea los ARNm que contengan la cadena complementaria, cuando el ARNm complementario es encontrado, es cortado y destruido. Esto significa que cualquier ARNm puede ser destruido mediante la incorporación de un dsRNA diseñado para alinearse al blanco de interés (Krebs *et al.*, 2011).

Por otro lado las mutaciones que desactivan la función completa de un gen, debido a que este ha sido eliminado, se les llama mutantes pérdida de función o mutaciones nulas. Una mutación nula en un gen esencial es letal en individuos homocigotos o hemicigotos. En casos opuestos, cuando una mutación que tiene como consecuencia una proteína que adquiere una nueva función o los patrones de expresión son mayores o constitutivos, se les llama mutaciones ganancia de función (generalmente las mutaciones son de carácter hereditario dominante). Las mutaciones sin cambio aparente en funciones o fenotipos, son llamadas mutaciones silenciosas (Krebs *et al.*, 2011).

Aplicación del mejoramiento genético en cultivos comerciales

El campo de aplicación de los OGM es muy amplio y se conoce una gran variedad de productos en el mercado en diversas áreas. De manera general se pueden agrupar de la siguiente manera (Fig. 2): Eliminación de plagas como son insectos, virus, hongos, entre otros; eliminación de competencia, tal es el caso de los cultivos tolerantes a herbicidas (TH) como el glifosato; cultivos con un mejor valor nutritivo, como el contenido vitamínico, incremento en aminoácidos y cambio en la calidad del aceite; cultivos con modificación de compuestos ya sea la eliminación de compuestos tóxicos, adición o eliminación de colores y aromas, así como un incremento en el ciclo de vida de las plantas o vida de anaquel de algunos productos como el caso de tomates con una postergación del ablandamiento de la pared celular y finalmente, cultivos que presentan tolerancia a factores ambientales, como por ejemplo tolerancia a sequía, salinidad, altas y bajas temperaturas

implementados con la finalidad de cubrir las necesidades en aquellas zonas donde el agua y las temperaturas extremas son un limitante en la producción agrícola.

Cultivos tolerantes a salinidad

En áreas en donde la salinidad del suelo o del agua es un problema potencial, los cultivos tolerantes a salinidad pueden convertirse en una opción atractiva, siendo el fitomejoramiento molecular una alternativa para obtener variedades con dicha característica. Incrementar la tolerancia a salinidad en especies sensibles tendría un gran beneficio económico, ya que permitiría a los agricultores sembrar en zonas donde las variedades actuales no han podido cultivarse. A través de los años el interés por incrementar la tolerancia de los cultivos a la salinidad se ha incrementado potencialmente mediante la utilización del mejoramiento convencional, introgresión de cultivos de los cuales sus progenitores silvestres poseen tolerancia a salinidad, domesticación de especies que habitan en regiones salinas (halófitas), estrategias en donde los genes para la tolerancia a salinidad son identificados, clonados y manipulados usando técnicas de biología molecular (Shannon, 1997). Por técnicas de ingeniería genética se ha obtenido plantas transgénicas de tomate tolerantes a salinidad que sobre expresan el gen *AtNHX1* de *Arabidopsis thaliana* que codifica para canales en vacuola Na^+/H^+ ; estas plantas fueron capaces de crecer y desarrollar frutos en condiciones salinas (NaCl), a pesar que en hojas se detectó una elevada concentración de sodio, los frutos contenían bajas cantidades de sodio. En contraste a lo que se obtiene mediante mejoramiento convencional en donde se integran múltiples caracteres para obtener cultivos tolerantes bajo estas condiciones, usando esta tecnología se logró el objetivo de la adición de un solo carácter (Zhang *et al.*, 2001).

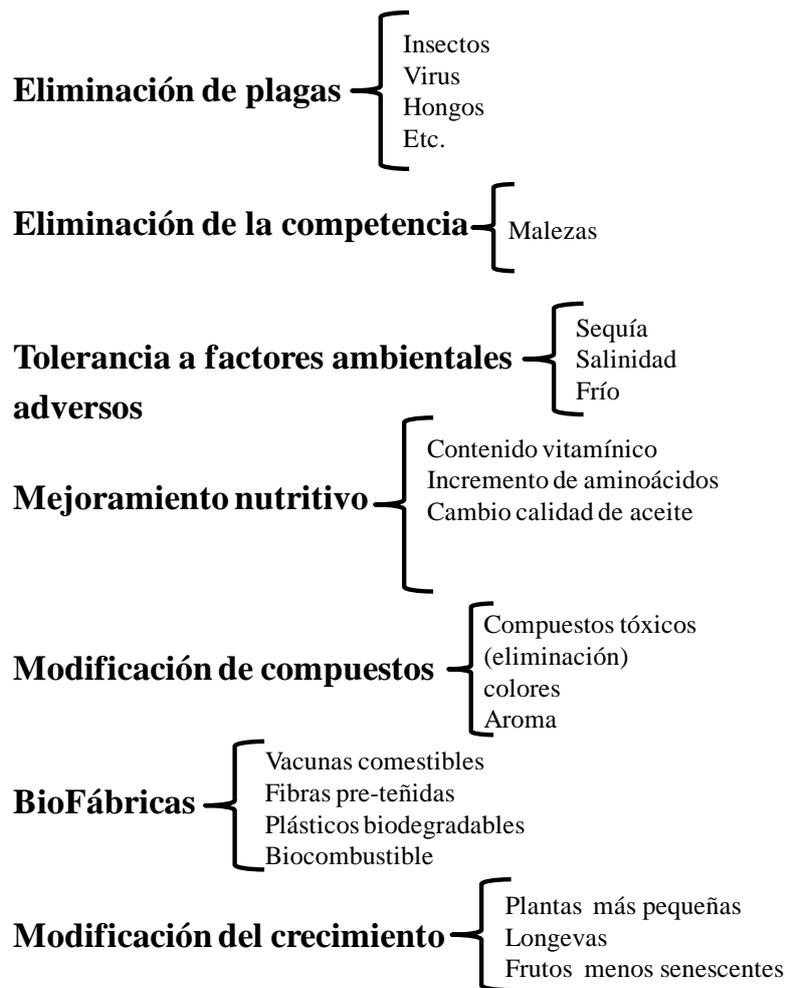


Figura 2. Aplicaciones del mejoramiento genético. En el esquema se muestran agrupadas de forma general las líneas de investigación en el cual se enfoca el desarrollo y uso de organismos genéticamente modificados.

Experimentos utilizando líneas mutantes pérdida de función por T-DNA en un gen que codifica a una proteína conocida como Amino Oxidasa (AO) de *Arabidopsis thaliana* presenta una mayor sobrevivencia en comparación a plantas silvestres al ser evaluadas bajo condiciones de alta salinidad -100 mM NaCl- (Fig. 3). Se ha reportado que la hormona vegetal ácido abscísico (ABA) modula una gran variedad de procesos en el crecimiento y desarrollo así como procesos de respuesta a estrés abiótico como sequía, salinidad y frío (Grill *et al.*, 2007). Cuando las plantas se enfrentan a condiciones de estrés, ABA actúa como un regulador clave para la apertura y cierre de estomas, restringiendo la transpiración y evitando la excesiva pérdida de agua. Se ha visto que la enzima AO se involucra en la producción de peróxido de hidrogeno (H_2O_2). También la producción de H_2O_2 y la activación de los canales de Ca^{+} en la membrana plasmática son mecanismos importantes en la inducción del cierre de estomas regulados por ABA (Pei *et al.*, 2012). La enzima AO en células guarda es esencial para la producción de H_2O_2 en los procesos de inducción de cierre de estomas mediada por ABA, en donde el ión calcio actúa como mensajero intermediario esencial en este proceso (An *et al.*, 2008). Los datos obtenidos con las líneas mutantes por T-DNA no pueden ser explicados, por lo que es necesario ampliar las investigaciones en torno a la mutante AO. Sin embargo, las búsqueda de genes ortólogos de AO en plantas de interés económico y utilizar la tecnología para desactivar el gen y estudiar el efecto del silenciamiento podría ser de utilidad en cultivares en donde la salinidad es un problema que limita la producción agrícola para tener cultivos más tolerantes con una mejor adaptación.

Plantas con maduración retardada

Una de las primeras variedades comerciales modificadas genéticamente fue el tomate *Flavr Savr*; para crearlo se utilizó la tecnología anti-sentido para inhibir a la enzima poligalacturonasa que está asociada al ablandamiento de la pared celular –degradación de los polímeros de pectina-. El tomate *Flavr Savr* presentó un ablandamiento retardado en comparación a los cultivos normales, permitiendo cosechar en etapas posteriores de maduración cuando el sabor del tomate se ha desarrollado mejor, lo que resultó en tomates de mejor calidad (Kramer *et al.*, 1994). Al mismo tiempo una variedad heterocigota resultado de una mutación génica natural en el gen *rin* (inhibidor de la maduración, por sus siglas en inglés) ha suplido en el mercado al cultivo *Flavr Savr*, debido a que la variedad *rin* tiene mayor tiempo de vida útil (Vrebalov *et al.*, 2002). Estos ejemplos muestran como la introducción de variaciones mediante transgénesis ocurre de manera natural inducida por mutaciones. Por lo tanto considerando los problemas de aceptación de los productos OMG por parte de los consumidores, se considera la utilización de ésta tecnología únicamente cuando no se tenga una alternativa mediante el fitomejoramiento convencional.

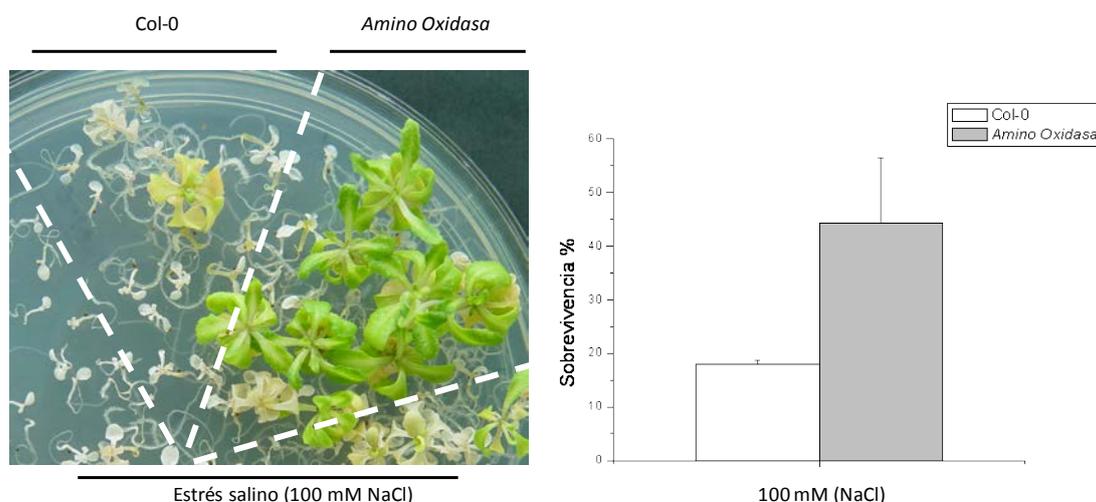


Figura 3. La Amino oxidada es resistente a estrés salino (NaCl) a los 47 días después de la siembra. En la imagen del lado izquierdo, se muestra el comportamiento fenotípico de la línea AO T-DNA, y silvestre bajo condiciones de salinidad (100 mM NaCl). En la imagen de la derecha se muestra el análisis cuantitativo, a los 47 días de germinación en medio salino.

Plantas con valor nutricional mejorado

Otra característica de interés, ha sido el incremento de las propiedades nutricionales de los cultivos. La metionina es un aminoácido esencial que se encuentra en bajos niveles en las plantas y semillas, limitando el valor de las plantas como una fuente de proteínas. Actualmente se realizan esfuerzos para incrementar el contenido de metionina en las semillas de las plantas mediante la utilización de métodos de ingeniería genética, como la expresión de proteínas de almacenamiento en semillas ricas en metionina (Altenbach *et al.*, 1990; Avraham *et al.*, 2005). Sin embargo, resultados obtenidos a través de diversos estudios no han mostrado un incremento significativo en el contenido de metionina de las plantas (Avraham *et al.*, 2005), por lo que se requerirían estudios adicionales con la finalidad de incrementar las propiedades nutrimentales de las plantas.

Ingeniería genética en cultivos tolerantes a insectos o plagas

Los cultivos tolerantes a insectos son una de las aplicaciones más exitosas de la ingeniería genética en plantas; el algodón *Gossypium hirsutum* L. resistente a la larva de lepidóptera (orugas) y el Maíz (*Zea mays* L.) resistente a lepidópteros y coleópteros (gusanos de la raíz) han sido utilizados de forma extensiva en la agricultura, lo que ha permitido disminuir la utilización de pesticidas y reducción del costo de producción (Gatehouse, 2008). La identificación de la toxina natural con potencial insecticida en la bacteria *Bacillus thuringiensis* (*Bt*), hizo posible introducir una nueva característica de tolerancia contra insectos en los cultivos. Las cepas de *B. thuringiensis* constituyen un gran reservorio de genes que codifican para proteínas insecticidas, las cuales son acumuladas como inclusiones cristalinas por la bacteria en esporulación (proteína Cry y proteínas Cyt), o proteínas que se expresan durante el crecimiento bacteriano -proteínas Vip- (Sanahuja *et al.*, 2011). El mecanismo de acción involucra la proteólisis alcalina en el intestino del insecto posterior a su ingesta, y su interacción con células del intestino. Este reconocimiento específico ocasiona la oligomerización de la proteína, formando un canal a través de la membrana celular, lo que resulta en pérdida de iones que destruyen la célula, y provoca la descomposición del intestino por la proliferación bacteriana y finalmente la muerte del insecto (Bravo *et al.*, 2007). Las proteínas Cry son inocuas para otros organismos, incluyendo el humano debido a que nuestro tracto digestivo a condiciones ácidas no permite su activación por lo que la toxicidad no se manifiesta. La tecnología de los transgenes permite la utilización de dicha proteína sin la necesidad de aplicaciones de pesticidas para el control de ciertas plagas. La resistencia de algunos sectores en el uso de cultivos *Bt* se debe a que tales cultivos podrían afectar especies de insectos no blanco, es decir insectos que presenten susceptibilidad al cultivo *Bt* sin ser plagas (se alimenten del tejido de la planta). Sin embargo la implementación de cultivos *Bt* disminuye el uso de insecticidas químicos y su liberación al ambiente, por lo tanto la fauna benéfica que no se alimenta del cultivo se ve beneficiada. Otro inconveniente es la probabilidad de que los insectos blanco desarrollen resistencia a la toxina *Bt*; la compañía Monsanto® reveló que algunos insectos han desarrollado tolerancia a los cultivos con la toxina *Bt*, el líder en biotecnología reveló que se ha encontrado una sobrevivencia inusual del gusano rosado que se alimenta de algodón genéticamente modificado que contiene el gen *Cry1* (Bagla, 2010). Sin embargo, existen estrategias para evitar o disminuir la velocidad para el desarrollo de la resistencia, como la siembra del cultivo transgénico y su equivalente en porcentaje con cultivo no transgénico con la finalidad de disminuir la presión de parte de la toxina insecticida ante los insectos. El objetivo es que aquellos insectos que posiblemente desarrollen tolerancia a la toxina que surjan en el cultivo *Bt* tengan la posibilidad de cruzarse con individuos no resistentes que habitan en el cultivo no transgénico, sin embargo esta estrategia solamente reduce la velocidad del surgimiento y establecimiento de la resistencia a la toxina *Bt*. Otra opción es el uso de combinaciones de diferentes proteínas Cry, pues se ha visto que reduce el tiempo de resurgimiento de tolerancia o resistencia a la toxina (Zhao *et al.*, 2005). Otra posible consecuencia es la transferencia de la resistencia a antibióticos de las bacterias del suelo en los campos donde se cultivan variedades *Bt*, ya que durante la construcción del vector para generar las plantas transgénicas se incluye un gen de resistencia a antibiótico para seleccionar las células transformadas. Sin embargo, investigación realizada en poblaciones de bacterias en campos de cultivos *Bt*, no han encontrado diferencias entre estas bacterias y las localizadas en campos de cultivos normales en cuanto a resistencia a antibióticos (Demanéche *et al.*, 2008), aunque las poblaciones de bacterias de ambos cultivos resultaron diferentes.

Un caso de éxito en la historia de los OMG fue la liberación en el mercado de la papaya transgénica tolerante al virus PRSV (Papaya ringspot virus) en Puna, Hawaii. Este virus causó estragos en la producción de papaya en el año de 1995 (Gonsalves *et al.*, 2004); el desarrollo de dos cultivos genéticamente modificados mediante la ingeniería genética utilizando la técnica de bombardeo de tejido con un gen de la proteína de la cápside del virus *-cp-* (Fitch *et al.*, 1992), permitió el desarrollo de la resistencia al virus, el control de la enfermedad y, un incremento en la producción (Gonsalves *et al.*, 2004). El cultivo de la papaya transgénica ocasionó que los títulos viables del virus se redujeran, permitiendo plantar nuevamente papaya no transgénica en áreas libres de plantas infectadas por el virus reduciendo la presión del inoculo causada por la gran escala de campos sembrados con papaya transgénica en Puna. El cultivo de papaya transgénica también permitió expandir sus áreas de producción en donde los cultivos aun no estaban afectados por el virus (Ferreira *et al.*, 2002; Gonsalves *et al.*, 2004).

Cultivos resistentes a herbicidas

La implementación de los cultivos tolerantes a herbicidas ha permitido la utilización de ciertos compuestos para la eliminación de malezas, con la certeza que el cultivo no sufrirá daños por su aplicación, pues el uso inadecuado de los herbicidas puede afectar el desarrollo normal del cultivo. La introducción del gen bacteriano (*CP4*) de resistencia al herbicida glifosato, provee un eficiente método de control de malezas, además de incrementa la producción, debido a que las plantas crecen en un ambiente libre de malezas (Service, 2007). El glifosato es un compuesto que inhibe el funcionamiento de la enzima 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate de la planta (EPSPSp), involucrada en la síntesis de aminoácidos aromáticos, vital para la producción de metabolitos clave de la planta, sin la enzima la planta muere rápidamente (Service, 2007), sin embargo, el glifosato no afecta a insectos o animales ya que carecen de esta enzima. Aquellos cultivos transgénicos que presentan tolerancia al glifosato, contienen un gen de origen bacteriano que codifica para una proteína bacteriana (EPSPSb) el cual realiza la misma función que la enzima EPSPSp de la planta, pero con la diferencia que la de origen bacteriano no es inhibida por el glifosato, por lo que las plantas transgénicas poseedoras de la proteína EPSPSb bacteriana presentan resistencia al glifosato. Cuando los campos son asperjados con glifosato no se lixivia fácilmente hacia el sistema acuático, en su lugar permanece adherido a las partículas de suelo y en cuestión de semanas se convierte en sub productos inofensivos (Service, 2007). Además de los cultivos tolerantes a glifosato, existen también cultivos a los que se les introdujo el gen *bar* con tolerancia a glufosinato, dicho compuesto inhibe la función de la enzima Gln sintetasa lo que causa una acumulación de amonio tóxico derivado de la fotorespiración, un disturbio en el sistema de transporte de electrones de cloroplastos y mitocondria e induce la producción de radicales libres, causando peroxidación de lípidos (especialmente en membranas), daño a otros constituyentes celulares y finalmente la muerte (Ahn, 2008). Las plantas transformadas con el gen *bar*, que codifica la enzima fosfinotricina acetiltransferasa (PAT) desactivan químicamente el glufosinato mediante la adición de un grupo acetilo haciéndolo inactivo (Botterman *et al.*, 1991).

El uso de los OGM ha sido altamente explotado y se prevé que la introducción de rasgos únicos en diversos cultivos se incrementará, particularmente aquellos que benefician al consumidor. Como se ha mencionado anteriormente el uso de la tecnología de los OGM presentan grandes beneficios tanto económicos y ecológicos, como una disminución en el uso de pesticidas en el control de diversas plagas y enfermedades que resultan contraproducentes en la salud humana con la aparición de nuevas enfermedades ocasionadas por estos químicos (Parrott, 2010), ya que las variedades que presentan resistencia a plagas no requieren de la aplicación de tales pesticidas (Gatehouse, 2008), reduciendo así la necesidad de arduas y costosas aplicaciones químicas; se beneficia el ambiente con la liberación de menos contaminantes en el suelo, aire o agua, y al productor al reducir los costos de producción. Por ejemplo la utilización de los cultivos tolerantes a herbicidas, permiten la utilización de un solo tipo de herbicida que elimine todo tipo de malezas, sin la necesidad de aplicar diferentes combinaciones de estos para eliminar cada una de las diferentes hierbas no deseadas, disminuyendo así la cantidad de productos químicos liberados al ambiente y que resultan en beneficios económicos para el productor, además de evitar laboriosos trabajos de aplicación

durante el ciclo de cultivo. Hay que resaltar también que una vez terminado el ciclo de cada cultivo y durante la preparación de las tierras para la siguiente temporada, el agricultor no requiere del arado en sus parcelas, simplemente se plantan las semillas y se rocía el campo con el herbicida poco después de su germinación limpiando así el campo de malezas competidoras (Service, 2007). De modo que el cultivo no compite por recursos contra malezas durante su desarrollo por lo que el rendimiento y productividad también podrían verse beneficiados.

Utilización del gen *nhr1* en programas de mejoramiento genético

En 2003 se reportó una mutante en *Arabidopsis thaliana* conocida como mutante *sin respuesta hidrotópica 1 -nhr1-* (Eapen *et al.*, 2003), la cual tiene la capacidad de desarrollar el sistema radicular en condiciones con baja disponibilidad de agua. Experimentos usando plantas *nhr1*, presentaron mayor tolerancia a la deshidratación y sequía –estrés abiótico (Salazar-Blass, 2008). Se ha reportado que plantas con un incremento en la tolerancia a sequía y otros tipos de estrés, está asociado con un retardamiento en el crecimiento de la planta (Kasuga *et al.* 1999; Seo *et al.* 2009). El fenotipo con lento crecimiento de la mutante *nhr1* y que al parecer es el tolerante a sequía, presenta un retardamiento en la transición de la fase vegetativa a la reproductiva -emisión del escapo-, plantas silvestres presentan un tiempo de emisión de escapo alrededor de los 25 días, mientras que la mutante *nhr1* a los 40 días aproximadamente emite su escapo (Fig. 4), así como un ciclo de vida más largo (Quiroz-Figueroa *et al.*, 2010). Cuando el ciclo de vida normal de plantas de *A. thaliana* es alrededor de las 8 semanas, la mutante *nhr1* presenta un ciclo de vida mucho mayor, alrededor de 12 semanas (Datos no mostrados). Además la *nhr1* presentó un mayor contenido de ABA en comparación con la plantas silvestres (Quiroz-Figueroa *et al.*, 2010), lo que podría estar ocasionando el alargamiento del ciclo de vida. Algunas plántulas *nhr1* crecidas *in vitro*, en medio normal, presentan poca o nulas raíces laterales, abatiéndose en número cuando las raíces son expuesta a ABA (Quiroz-Figueroa *et al.*, 2010). Xiong *et al.*, (2006) reportaron que la presencia de raíces laterales cortas está íntimamente asociada a una respuesta adaptativa de los mecanismos de estrés por sequía. Todas estas observaciones sugieren que el gen *nhr1* en las plantas, esta regulando el crecimiento, desarrollo y la tolerancia a sequía u otro tipo de estrés abiótico, probablemente por la regulación positiva en la biosíntesis de ABA o inhibiendo su degradación. La utilización del gen *nhr1* en el sector ornamental mediante la utilización de técnicas de fitomejoramiento molecular permitirá desarrollar estrategias para desarrollar plantas más longevas y a su vez tolerantes a sequía.

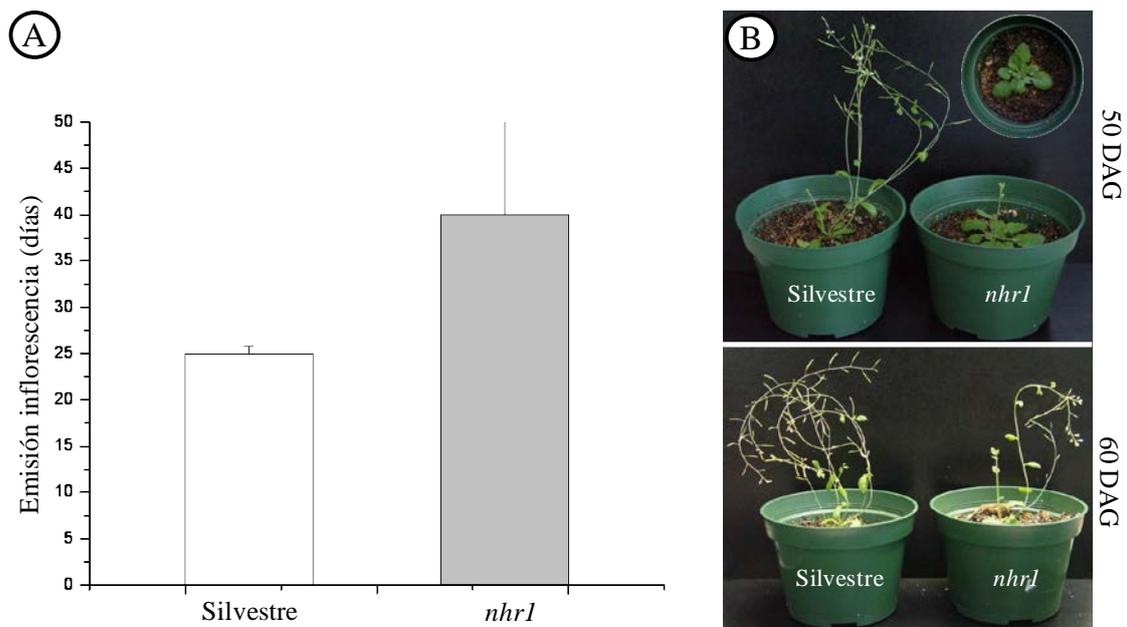


Figura 4. Tiempo de la floración de la mutante *nhr1* y plantas silvestre *Arabidopsis thaliana*. **A)** Análisis cuantitativo del tiempo de floración (emisión de escapo) de plantas silvestres y la mutante *nhr1*. **B)** Análisis

cualitativo de la floración a los 50 días después de la siembra (parte de arriba) y a los 60 días después de la siembra (parte de abajo).

Resistencia a antibióticos

Debido a que la tecnología para generar un organismo transgénico requiere la utilización de genes resistentes; además del gen de interés, a diversos tipos de antibióticos que sirven para resolver el problema de selección y regeneración de células transformadas, se tiene preocupación entre la población humana del resurgimiento de la resistencia a ciertos antibióticos de algunas bacterias patógenas, principalmente aquellos cultivos de consumo humano, ya que se teme que por los mecanismos de transferencia o movimiento horizontal la adquieran –de una planta a una bacteria– (Nielsen *et al.*, 1997). Se ha debatido que la transferencia de genes de resistencia a antibióticos de los transgénicos hacia bacterias que habitan en intestinos de animales pudiera ocurrir (Goldstein *et al.*, 2005), resultados indican que es muy poco probable que las bacterias que se localizan en el intestino pudieran adquirir la tolerancia a antibióticos por la transferencia horizontal de fragmentos del gen de resistencia a antibióticos ya que no se encontró tal gen en el intestino de los animales evaluados (Chambers *et al.*, 2002). Además la transferencia horizontal de un gen del tracto digestivo a células bacterianas es muy poco probable, debido a la cocción de algunos alimentos que degradaran el ADN y en el caso de consumo de productos frescos el proceso digestivo degradaría el ADN transferible.

Flujo genético

La transferencia genética de características hacia las plantas silvestres compatible de cruzarse con los OGM y que se desarrollan de manera natural en los alrededores de los cultivos transgénicos, es una de las preocupaciones como consecuencia de esta tecnología. Debido a que todas las células en las plantas transgénicas incluyendo el polen en las plantas de polinización cruzada, poseen los genes insertados, existe la posibilidad de que estos fueran acarreados por el viento polinizando a otras plantas sexualmente compatibles. Sin embargo hay que considerar que el tiempo de vida de un polen es relativamente corto. Existen reportes de algunas malezas en campos de soja tolerantes a glifosato, el resurgimiento de súper malezas que también presentan tolerancia al herbicida, sin embargo se argumenta que la transferencia de la tolerancia al glifosato se puede evitar modificando las técnicas de transformación como por ejemplo la transformación en cloroplastos o mitocondrias, lo que evitaría la dispersión de la resistencia al glifosato mediante la polinización por el viento o insectos (Service, 2007). Otra preocupación es la alteración de la diversidad genética en regiones en donde ciertas plantas son centro de origen o diversidad, debido a la posibilidad de transferencia por polinización, pues son estos lugares, la fuente más importante de nuevas características potencialmente útiles (Nielsen *et al.* 1998).

Mitos y realidades

En el peor de los casos los mitos evitan la utilización de los OGM para resolver algunos problemas que afectan a la humanidad; entre estos se ha dicho que los transgénicos pueden contaminar las áreas de centro de origen destruyendo la biodiversidad y sus asociaciones a culturas tradicionales, sin embargo, se ignora que el flujo genético del cual derivó el actual maíz de consumo ha tenido lugar por cientos de años y que contrariamente a la idea de pérdida de diversidad, fue gracias a este flujo entre diferentes individuos que tenemos al maíz actual.

Otro mito es que los cultivos son naturales y no han sido modificados por los humanos, o si lo han sido el mejoramiento no altera el ADN, esta idea ignora el hecho que es imposible modificar la apariencia de los cultivos sin alterar el ADN. De hecho el movimiento del ADN en el genoma de plantas de cultivos es un proceso normal que permite reparar la cadena de doble de ADN, como los resultados que se llevan a cabo alrededor de los sitios de inserción de los transgénicos. El ambiente tienen la capacidad de mutar los genes para generar nuevas características o eliminar una existente, tales cambios permiten a los individuos tener una adaptación en la evolución y selección por los humanos (Parrott 2010).

Otro de los mitos es que los OGM pueden producir alergias. Los productos naturales pueden ocasionar alergias espontáneas en individuos que por años consumían el alimento, varias veces hemos escuchado que un conocido desarrolló alergia al consumo de camarón a pesar de estarlo consumiendo previamente. Hasta la fecha existen varios estudios que han demostrado que las plantas transgénicas, poseen las mismas posibilidades que las plantas no transgénicas para inducir algún tipo de alergias. Sin embargo, cada cultivo transgénico pasa por una serie de análisis minuciosos antes de ser liberados al mercado como cultivo comercial.

CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS

La tecnología OGM ha destacado significativamente en el desarrollo del mejoramiento vegetal, debido a que es posible enriquecer el genoma de las plantas con ADN de cualquier organismo, introduciendo así variación dentro de una poza genética. Considerando la problemática de la aceptación de los consumidores por los productos genéticamente modificados, se recomienda que solamente se utilice esta tecnología en el mejoramiento vegetal cuando se requiera y no exista otra alternativa de mejoramiento genético convencional (Zamir, 2001). La modificación genética de las plantas es una alternativa de los métodos de genética molecular en desarrollo que permite acelerar el proceso de mejoramiento molecular vegetal, combinado con técnicas de mutagénesis. El mejoramiento molecular involucra ambos procesos tanto asistencia de marcador como ingeniería genética, inicialmente se utilizaban marcadores morfológicos para isoenzimas y recientemente se utilizan marcadores para ADN (Xu *et al.*, 2012). Hoy en día la tecnología de fitomejoramiento molecular es una de las estrategias más utilizadas por las grandes compañías de semillas. Los logros por parte de los fitomejoradores son amplios, estos pueden agruparse en: cultivares con mayor producción, mejoramiento de la composición en las características y cultivos de adaptación. La tecnología de los transgénicos para generar cultivos más eficientes es una alternativa muy atractiva y poderosa. Sin embargo su uso es determinado por el tipo de cultivo con la característica de interés en el lugar y momento adecuado.

LITERATURA CITADA

- Acquaah, 2006. **Principles of plant genetics and breeding**. Wiley-Blackwell. Malden, MA, USA. p. 1-584.
- Ahn, I. P. 2008. **Glufosinate ammonium-induced pathogen inhibition and defense responses culminate in disease protection in bar-transgenic rice**. *Plant Physiology*. 146(1): 213-227.
- Altenbach, S. B. and Simpson, R. B. 1990. **Manipulation of methionine-rich protein genes in plant seeds**. 156-160.
- An, Z., Jing, W., Liu, Y. Y Zhang, W. 2008. **Hydrogen peroxide generated by copper amine oxidase is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba***. *Journal of Experimental Botany*. 59(4): 815-825.
- Avraham, T., Badani, H., Galili, S. Y Amir, R. 2005. **Enhanced levels of methionine and cysteine in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.) plants over-expressing the Arabidopsis cystathionine synthase gene**. *Plant Biotechnology Journal*. 3(1): 71-79.
- Bagla, P. 2010. **Hardy cotton-munching pests are latest blow to GM Crops**. *Science*. 327(5972): 1439-1439.
- Bai, Y. and Lindhout, P. 2007. **Domestication and Breeding of Tomatoes: What have We Gained and What Can We Gain in the Future?**. *Annals of Botany*. 100(5): 1085-1094.
- Batty, N. and Evans, J. 1992. **Biological ballistics-no longer a shot in the dark**. *Transgenic Research*. 1(3): 107-113.
- Beadle, G. W. 1939. **Teosinte and The Origin of Maize**. *Journal of Heredity*. 30(6): 245-247.
- Botterman, J., Gosselé, V., Thoen, C. Y Lauwereys, M. 1991. **Characterization of phosphinothricin acetyltransferase and C-terminal enzymatically active fusion proteins**. *Gene*. 102(1): 33-37.
- Bravo, A., Gill, S. S. Y Soberón, M. 2007. **Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control**. *Toxicon*. 49(4): 423-435.
- Broothaerts, W., Mitchell, H. J., Weir, B., Kaines, S., Smith, L. M. A., Yang, W., Mayer, J. E., Roa-Rodriguez, C. Y Jefferson, R. A. 2012. **Gene transfer to plants by diverse species of bacteria**. *Nature*. 433(7026):629-633.
- Chambers, P. A., Duggan, P. S., Heritage, J. Y Forbes, J. M. 2002. **The fate of antibiotic resistance marker genes in transgenic plant feed material fed to chickens**. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*. 49(1):161-164.

- Chávez-Araujo 1993. **Mejoramiento de Plantas I**. Trillas. Mexico. pp. 1-136.
- Chilton, M. D., Saiki, R. K., Yadou, N., Gordon, M. P. Y Quetier, F. 1980. **T-DNA from agrobacterium ti plasmid is the nuclear DNA fraction of crown gall tumor cells**. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 77, 4060-4064.
- Cong, B., Barrero, L. S. Y Tanksley, S. D. 2008. **Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication**. Nat Genet. 40(6): 800-804.
- Demanéche, S., Sanguin, H., Poté, J., Navarro, E., Bernillon, D., Mavingui, P., Wildi, W., Vogel, T. M. Y Simonet, P. 2008. **Antibiotic-resistant soil bacteria in transgenic plant fields**. Proceedings of the National Academy of Sciences. 105(10): 3957-3962.
- Doebley, J., Stec, A. Y Gustus, C. 1995. **Teosinte branched1 and the origin of maize: Evidence for epistasis and the evolution of dominance**. Genetics. 141(1): 333-346.
- Eapen, D., Barroso, M. L., Campos, M. E., Ponce, G.; Corkidi, G., Dubrovsky, J. G. Y Cassab, G. I. 2003. **A no hydrotropic response root mutant that responds positively to gravitropism in arabidopsis**. Plant Physiology. 131, 536-546.
- Ferreira, S. A., Pitz, K. Y., Manshardt, R., Zee, F., Fitch, M. Y Gonsalves, D. 2002. **Virus coat protein transgenic papaya provides practical control of papaya ringspot virus in Hawaii**. Plant Disease. 86(2): 101-105.
- Fitch, M. M., Manshardt, R. M.; Gonsalves, D., Slightom, J. L. Y Sanford, J. C. 1992. **Virus resistant papaya plants derived from tissues bombarded with the coat protein gene of papaya ringspot virus**. Biotechnology. 10, 1466-1472.
- Gatehouse, J. A. 2008. **Biotechnological prospects for engineering insect-resistant Plants**. Plant Physiology. 146(3): 881-887.
- Gelvin, S. B. 2009. **Agrobacterium in the Genomics Age**. Plant Physiology. 150(4): 1665-1676.
- Gonsalves, D., Gonsalves, C., Ferreira, S., Fitch, M., Manshardt, R. Y Slightom, J. 2004. **Transgenic virus resistant papaya: from hope to reality for controlling papaya ringspot virus in Hawaii**. APSnet 3340 1-12.
- Grill, E. and Christmann, A. 2007. **A plant receptor with a big family**. Science. 315, 1676-1677.
- Gustafsson, Å. and Tedin, O. 1954. **Plant-breeding and mutations**. Acta Agriculturae Scandinavica. 4(1): 633-639.
- Henry, Y., Vain, P. Y Buysler, J. 1994. **Genetic analysis of in vitro plant tissue culture responses and regeneration capacities**. Euphytica. 79(1): 45-58.
- Kasuga, M., Liu, Q., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K. Y Shinozaki, K. 1999. **Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor**. Nature Biotechnology. 17(3): 287-291.
- Kramer, M. G. and Redenbaugh, K. 2004. **Commercialization of a tomato with an antisense polygalacturonase gene: The FLAVR SAVRGáo tomato story**. Euphytica. 79(3): 293-297.
- Krebs, G. and Kilpatrick. 2011. **Lewin's GENES X**. Jones and Bartlett Publishers, LLC. USA. p. 1-930.
- Miyazaki, J. H. and Yang, S. F. 1997. **The methionine salvage pathway in relation to ethylene and polyamine biosynthesis**. Physiologia Plantarum. 69, 366-370.
- Nielsen, K., Sorensen, P. G. Y Hynne, F. 1998. **Chaos in glycolysis**. Journal of Theoretical Biology. 186, 303-306.
- Nielsen, K. M., Bones, A. M., Smalla, K. Y van Elsas, J. D. 1998. **Horizontal gene transfer from transgenic plants to terrestrial bacteria -a rare event?** FEMS Microbiology Reviews. 22(2): 79-103.
- Paran, I. and Van der Knaap, E. 2007. **Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper**. Journal of Experimental Botany. 58(14): 3841-3852.
- Parrott, W. 2010. **Genetically modified myths and realities**. New Biotechnology. 27(5): 545-551.
- Pei, Z.-M., Murata, Y., Benning, G., Thomine, S., Klusener, B., Allen, G. J., Grill, E. Y Schroeder, J. I. 2012. **Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells**. Nature. 406(6797): 731-734.
- Quiroz-Figueroa, F., Rodríguez-Acosta, A., Salazar-Blas, A., Hernandez-Dominguez, E., Campos, M.; Kitahata, N., Asami, T., Galáz-Ávalos, R. Y Cassab, G. 2010. **Accumulation of high levels of ABA regulates the pleiotropic response of the *nhr1* arabidopsis mutant**. Journal of Plant Biology. 53(1): 32-44.
- Salazar-Blass, M. A. 2008. **Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y desarrollo en las mutantes *nhr-1* (no hydrotropic response) y *suh-1* (superhydrotropic) de *Arabidopsis thaliana* ecotipo Columbia-0**. 1-38.
- Sanahuja, G., Banakar, R., Twyman, R. M., Capell, T. Y Christou, P. 2011. ***Bacillus thuringiensis*: a century of research, development and commercial applications**. Plant Biotechnology Journal. 9(3): 283-300.

- Sanford, J. C. 2000. **The development of the biolistic process.** In *In Vitro Cell Developmental Biology-Plant*. 36(5): 303-308.
- Schubert, S., Neubert, A., Schierholt, A., Sümer, A. Y Zörb, C. 2009. **Development of salt-resistant maize hybrids: The combination of physiological strategies using conventional breeding methods.** *Plant Science*. 177(3): 196-202.
- Senior, I. J. and Dale, P. J. 2002. **Herbicide-tolerant crops in agriculture: oilseed rape as a case study.** *Plant Breeding*. 121(2): 97-107.
- Seo, P. J., Xiang, F., Qiao, M., Park, J. Y., Lee, Y. N., Kim, S. G., Lee, Y. H., Park, W. J. Y Park, C. M. 2009. **The MYB96 Transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in arabidopsis.** *Plant Physiology*. 151(1): 275-289.
- Service, R. F. 2007. **A growing threat down on the farm.** *Science*. 316(5828): 1114-1117.
- Shannon, M. C. 1997. **Adaptation of plants to salinity.** Volume. 60, 75-120.
- Tsiantis, M. 2011. **A transposon in tb1 drove maize domestication.** *Nature Genetics*. 43(11): 1048-1050.
- Uzogara, S. G. 2000. **The impact of genetic modification of human foods in the 21st century: A review.** *Biotechnology Advances*. 18(3): 179-206.
- Vrebalov, J., Ruezinsky, D., Padmanabhan, V., White, R., Medrano, D., Drake, R., Schuch, W. Y Giovannoni, J. 2002. **A MADS-Box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (Rin) Locus.** *Science*. 296(5566): 343-346.
- Wang, R. L., Stec, A., Hey, J., Lukens, L. Y Doebley, J. 1999. **The limits of selection during maize domestication.** *Nature*. 398(6724): 236-239.
- Xiong, L.; Wang, R. G.; Mao, G. Y Koczan, J. M. 2006. **Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid.** *Plant Physiology*. 142(3): 1065-1074.
- Xu, Y.; Li, Z. K. Y Thomson, M. 2012. **Molecular breeding in plants: moving into the mainstream.** *Molecular Breeding*. 29(4): 831-832.
- Zamir, D. 2001. **Improving plant breeding with exotic genetic libraries.** *Nat Rev Genet*. 2(12): 983-989.
- Zhang, H. X. and Blumwald, E. 2001. **Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit.** *Nature Biotechnology*. 19, 765-768.
- Zhao, J. Z., Cao, J., Collins, H. L., Bates, S. L., Roush, R. T., Earle, E. D. Y Shelton, A. M. 2005. **Concurrent use of transgenic plants expressing a single and two *Bacillus thuringiensis* genes speeds insect adaptation to pyramided plants.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102(24): 8426-8430.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la beca PIFI-IPN y la otorgada por CONACYT No. 419903 a J.Q.C., a los apoyos al estímulo de investigación EDI-IPN y COFAA-IPN a F.R.Q.F. así como el financiamiento económico de los proyectos SIP-IPN No. 20101221 y 20110319 en el trabajo de la *nhrl*.

Jesús Quiroz Chávez

Es Licenciado en Biología por la Universidad de Occidente (UdO). Actualmente es estudiante de Maestría en el Programa de Maestría en Recursos Naturales y Medio Ambiente opción Biotecnología Agrícola y becario Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Su trabajo de Investigación versa en la búsqueda de genes con aplicación en la industria ornamental.

Luz María García Pérez

Cursó la licenciatura en Biología y la Maestría en Ciencias por la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Ha realizado diversos trabajos de investigación en el área de Bioquímica y Biología Molecular en plantas y bacterias. Actualmente se encuentra desarrollando trabajos de investigación en Plantas vinculado a empresas.

Francisco Roberto Quiroz Figueroa

Es Ingeniero Bioquímico por el Instituto Tecnológico de Mérida y Doctor en Ciencias y Biotecnología por el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Actualmente es Profesor Investigador en el Departamento de Biotecnología Agrícola del CIIDIR Unidad Sinaloa, Instituto Politécnico Nacional (IPN), y desarrollando investigación principalmente en la búsqueda de genes con potencial aplicación en el área agrícola.