



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.174>

Artículo de Revisión

Mejoramiento genético acelerado de angiospermas perennes vía inducción floral por sobre-expresión del gen *FT*

Accelerated genetic improvement of angiosperm perennial species via floral induction by over-expression of the *FT* gene

Rafael Urrea-López¹

Abstract

Forests and tropical forests face the challenge of meeting the demand for resources from a growing population, as well as the threat of rapid climate change that exacerbates the magnitude and frequency of biotic and abiotic stresses. For this, it is urgent to accelerate the genetic improvement of forest species. However, its long juvenile stages and floral asynchrony dangerously delay this process. This essay explores biotechnological advances in floral induction and its potential application in forest species; among the identified and characterized genes involved in the flowering signaling path, special attention is given to the *FLOWERING LOCUS T* gene, considered an integrator of highly conserved signaling pathways among angiosperms, which, when over-expressed by genetic engineering, it is able to induce flowering efficiently. This innovative biotechnological strategy has recently been used to segregate disease resistance genes, in a shorter time, in commercial apple and plum germplasm. It allows to avoid natural barriers that have long restricted forest species to breeding by selection, mainly. Among the advantages of this strategy is to be able to restrict it to the process and not to the product, to accelerate the sexual crossings without genetically modifying the progeny; it moves away from the controversy surrounding the release and consumption of genetically modified organisms, and the costs and obligatory procedures in GMOs for monitoring possible risks. It is projected as a technology that can significantly accelerate the improvement of forest species.

Key words: Forest biotechnology, *FLOWERING LOCUS T*, plant genetic engineering, accelerated tree breeding, forest tree breeding, flowering induction.

Resumen

Los bosques y selvas enfrentan el reto de satisfacer la demanda por recursos de una población en crecimiento, así como la amenaza del rápido cambio climático que exagera la magnitud y frecuencia de estreses bióticos y abióticos. Para ello, es urgente acelerar el mejoramiento genético de especies forestales. Sin embargo, sus largas etapas juveniles y asincronía floral retrasan peligrosamente este proceso. El presente ensayo explora los adelantos biotecnológicos en inducción floral y su potencial aplicación en especies forestales. Entre los genes identificados y caracterizados que participan en la ruta de señalización de la floración, especial atención se destina al gen *FLOWERING LOCUS T*, considerado un integrador de rutas de señalización altamente conservado entre las angiospermas, que, al sobre-expresarse por ingeniería genética, es capaz de inducir la floración de forma eficiente. Esta novedosa estrategia biotecnológica se ha utilizado, recientemente, para segregar genes de resistencia a enfermedades, en un menor tiempo, en germoplasma comercial de manzana y ciruela. Permite soslayar barreras naturales que por mucho tiempo han restringido a las especies forestales al mejoramiento por selección, principalmente. Entre sus ventajas está la de poder restringirla al proceso y no al producto, para acelerar las cruza sexuales sin modificar genéticamente la progenie; se aleja así de la controversia alrededor de la liberación y consumo de organismos genéticamente modificados, y de los costos y trámites obligatorios para los OGM para monitoreo de posibles riesgos. Se proyecta como una tecnología que puede acelerar, significativamente, el mejoramiento de especies forestales.

Palabras clave: Biotecnología forestal, *FLOWERING LOCUS T*, ingeniería genética vegetal, mejoramiento acelerado de perennes, mejoramiento de árboles, inducción de floración.

Fecha de recepción/Reception date: 15 de diciembre de 2017

Fecha de aceptación/Acceptance date: 2 de abril de 2018

¹Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, A.C. Unidad Noreste. México. Correo-e: rafaelurrea80@yahoo.es

Crecimiento poblacional y recursos forestales

La población mundial experimenta un continuo crecimiento, y para 2050 se proyecta que aumente 30 % hasta sumar más de 9 000 millones de personas; un incremento que se traduce en una mayor demanda de recursos naturales para cubrir sus necesidades (FAO, 2014). La Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO, por sus siglas en inglés) estima que la demanda de recursos maderables y energéticos para usos industriales y domésticos aumentará 40 % para mediados de 2030.

El crecimiento de la demanda de recursos forestales ha impulsado la extracción selectiva de maderas y la deforestación de selvas y bosques naturales. En la primera década del siglo XXI se estima que se perdieron 40 millones de hectáreas de bosques primarios a nivel mundial (FAO, 2010).

Cambio climático y recursos forestales

En la actualidad, al mismo tiempo que aumenta la demanda de recursos forestales por una población en crecimiento, se experimentan cambios ambientales de gran magnitud por efecto del cambio climático, resultado de la acumulación en la atmósfera de emisiones antrópicas de gases de efecto invernadero (dióxido de carbono, óxido nitroso y metano, principalmente) desde la era preindustrial. El rápido calentamiento global provoca alteraciones en la intensidad y frecuencia de fenómenos climáticos como sequías, lluvias torrenciales e inundaciones; dichas condiciones pueden causar cambios bioquímicos, moleculares, fisiológicos y morfológicos en las plantas, los cuales según su intensidad y duración; así como de la etapa de desarrollo de la planta llegan a tener consecuencias significativas en su crecimiento, desarrollo y reproducción. Con ello, se limita la expresión de su potencial de rendimiento genético y se afecta la distribución geográfica de las especies por la desincronización con el clima, al cual se adaptaron (Doroszuk *et al.*, 2006; Srinivasa *et al.*, 2016).

Adicionalmente, el cambio climático puede exacerbar las amenazas bióticas, por los efectos sobre la biología, fisiología y dinámica de las poblaciones, así como las relaciones ecológicas entre los agentes patógenos con el resto de la biota en su ecosistema (Garrett *et al.*, 2006).

Los efectos directos (precipitación, temperatura), e indirectos (incremento de plagas, enfermedades e incendios) del cambio climático impactan considerablemente la conservación de la biodiversidad y, por lo tanto, la provisión de bienes y servicios para satisfacer las necesidades de una población mundial cada vez mayor (UN-DESA, 2015), principalmente de aquellas especies vegetales con ciclos biológicos más extensos que las demás, como es el caso de las perennes.

Pérdida de biodiversidad de recursos forestales

El cambio climático causa anomalías en la fenología de los taxa perennes, tales como una menor tasa de germinación de brotes florales y vegetativos, un crecimiento menos vigoroso de los brotes, así como una menor fijación y llenado de los frutos (Ramírez y Kallarackal, 2015).

La tala ilegal junto con las amenazas bióticas y abióticas exacerbadas por los efectos del cambio climático suponen una amenaza para la biodiversidad de los ecosistemas, al incidir sobre los tamaños y estructuras de las poblaciones y disminuir la diversidad y riqueza genética de sus especies, lo que induce a la extinción de las mismas.

A nivel mundial, ya se registran importantes repercusiones sobre los recursos forestales asociados a dicho factor, como la muerte masiva de *Pinus edulis* Engelm. en un área de 12 000 km² en el sur-occidente de los Estados Unidos de América (Breshears *et al.*, 2005); la reducción de álamo (*Populus tremuloides* Michx.) en el occidente de los Estados Unidos de América (Rehfeldt *et al.*, 2009), de cedro (*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière) en Marruecos, y de haya común (*Fagus sylvatica* L.) en el sur-occidente de Hungría (Mátyás, 2010).

La velocidad a la cual se manifiesta este problema rebasa la habilidad de los árboles para afrontarlo, lo que se traduce en una reducción en su resistencia y recuperación a eventos climáticos extremos, o del ataque de plagas y enfermedades, lo que representa un grave riesgo para la preservación de la diversidad genética de muchos taxones (Jump y Peñuelas, 2005).

Los diferentes retos y amenazas que impone el cambio climático a los recursos forestales demandan con urgencia acelerar el mejoramiento genético de especies forestales con mayor rendimiento y tolerancia a condiciones de estrés biótico y abiótico. Sin embargo, los taxa perennes se enfrentan a un mismo reto en particular, el extenso periodo de la etapa juvenil antes de la floración, que en las angiospermas suele ser de siete años o más (Häggman *et al.*, 2013).

Gen *FT* en la regulación de la floración en angiospermas

Recientemente, los avances científicos y tecnológicos en genómica han contribuido a revelar la función biológica de los genes presentes en las plantas. Su caracterización funcional se realiza mediante la manipulación deliberada de la expresión positiva o negativa de uno o varios de ellos, para lo cual es indispensable la secuenciación del genoma y el uso de sistemas modelo.

El primer genoma de plantas secuenciado fue el de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., en el año 2000. Esta planta es en la actualidad el sistema modelo más utilizado, debido a su tamaño pequeño, ciclo de vida corto, alta producción y viabilidad de semillas, facilidad para cruzar por autogamia, y genoma pequeño (<200 megabases) (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000).

En la actualidad, las angiospermas constituyen el grupo vegetal terrestre más diverso, pues alrededor de 79 % de las 374 000 especies descritas corresponde a este *phylum* (Christenhusz y Byng, 2016). Son plantas vasculares con tejidos y órganos perfectamente diferenciados; su característica más destacada y factor clave de su éxito evolutivo es su compleja estructura reproductiva (flor), que da lugar a la producción de semillas cubiertas por un fruto.

La planta modelo *Arabidopsis* ha servido enormemente para el estudio del proceso de floración, en el cual la diferenciación del meristemo apical a meristemo floral está regulada por factores genéticos, epigenéticos y ambientales. Entre los principales estímulos que controlan la transición de la etapa vegetativa a la reproductiva en *Arabidopsis* están los estímulos endógenos (rutas autónomas, giberelina, reloj circadiano, edad, niveles de azúcar) y los ambientales (rutas de vernalización, temperatura ambiente y fotoperiodo), organizados en complejas y jerárquicas rutas de señalización. Tanto las rutas desencadenadas por el estado interno de la planta como en respuesta a factores exógenos convergen en genes integradores de floración que activan genes de identidad de los meristemas, entre ellos el *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*; el *FLOWERING LOCUS T (FT)* y el *AGAMOUS-LIKE24 (AGL24)* (Blümel *et al.*, 2015).

La transición a través de los diferentes ciclos de vida en las plantas está regulada de forma transcripcional y postranscripcional por secuencias cortas de ARN no codificantes (miRNA) que afectan la expresión de factores de transcripción claves. En el caso de la transición de la etapa juvenil a adulta, miR156 controla negativamente la expresión de 11 de los 17 factores de transcripción *SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE (SPL)*, lo que incide, a su vez, en la expresión del gen integrador de la ruta de floración *FT* (Spanudakis y Jackson, 2014).

En *Arabidopsis*, la transcripción de *FT* es promovida por el factor de transcripción *CO (CONSTANS)*, el cual se rige por el reloj biológico de la planta al ser expuesta a más de 12 horas de luz, durante los días largos (Calviño *et al.*, 2005). El gen *FT* está muy conservado entre las angiospermas; participa en la transición a la floración en plantas neutrales a la extensión del día como tomate (Lifschitz *et al.*, 2006) y banana (Chaurasia *et al.*, 2017), así como en plantas que requieren de vernalización (Yan *et al.*, 2006), por lo que se le considera como un integrador de rutas de señalización.

Una vez que las condiciones que activan la transición de la fase vegetativa a reproductiva son percibidas por la planta, se desencadena la expresión del gen *FT* en los tejidos vasculares de las hojas.

La proteína *FT* resultante (~20 KDa), de la familia de las proteínas de unión a fosfatidiletanolamina (Kardailsky *et al.*, 1999), es transportado a través del floema hasta los meristemas apicales. Sobresale como uno de los pocos ejemplos de macromoléculas en plantas que recorren grandes distancias para desempeñar una función en los tejidos receptores (Abe *et al.*, 2015; McGarry y Kragler, 2013). Una vez en el ápice del brote, la proteína *FT* interactúa con el factor de transcripción *FLOWERING LOCUS D (FD)*. El heterodímero *FT/FD* desencadena una cascada de señales transcripcionales positivas que activan varios factores de transcripción de genes como *APETALA1 (AP1)*, *FRUITFULL (FUL)*, *SOC1* y *LEAFY (LFY)* que conducen a la reprogramación del primordio para producir órganos reproductivos, en lugar de vegetativos (Abe *et al.*, 2005; Teper y Samach, 2005).

Adicionalmente, las proteínas tipo *FT* se han relacionado como factores reguladores en un gran número de procesos de desarrollo, incluidos la formación del fruto, el crecimiento vegetativo, control estomatal y tuberización (Wickland y Hanzawa, 2015). Esta diversidad de funciones es el resultado de eventos de duplicación de genes, seguidos por sub- o nueva- funcionalización.

La evolución de las proteínas *FT* ha tenido consecuencias en la diversificación de las plantas, la adaptación y la domesticación; lo que demuestra que la plasticidad molecular de un solo gen esencial puede direccionar la evolución de las plantas y proveer evidencia clave de los mecanismos involucrados. La duplicación de *FT*, a veces resulta en la presencia de muchas copias de parálogos de *FT* en una sola especie, los cuales pueden tener diferentes patrones de expresión espacio-temporales, así como diferentes funciones (Pin y Nilsson, 2012). Aparentemente, algunos homólogos de *FT* han adquirido la función de supresión de la floración durante la evolución, lo que antagoniza la función de los parálogos de *FT* que la inducen (Blackman *et al.*, 2010).

En la actualidad, el gen *FT* se reconoce como un integrador fundamental en la ruta de floración en las angiospermas, que responde a estímulos endógenos y

ambientales (Wigge, 2011). Diferentes ortólogos de *FT* inducen la floración en un gran número de ejemplares, desde , gramíneas, leguminosas, ornamentales hasta perennes leñosas.

Función de *FT* en especies perennes

Las especies perennes tienen un ciclo de vida similar a las plantas anuales, como *Arabidopsis*, con algunas modificaciones que les permiten vivir por múltiples años, entre ellas una etapa juvenil que se mide en años y no en días, además de varios ciclos reproductivos a lo largo de su vida, antes de morir (reproducción policárpica); en el caso de los taxones de las zonas templadas, un periodo de dormancia que les permite sobrevivir bajo condiciones desfavorables (Callahan *et al.*, 2016). Aunque los hábitos de crecimiento entre las plantas perennes y anuales son distintos, al igual que hay una gran diversidad de flores entre las especies de un grupo y otro, la similitud en el uso de *FT* como integrador en el proceso de floración evidencia que este es muy conservado entre las angiospermas (Klintonäs *et al.*, 2012).

La función del gen *FT*, como integrador de la señalización de las rutas de floración capaz de desencadenar la transición de la etapa vegetativa a la reproductiva, se ha evaluado a través de estrategias de ingeniería genética en especies perennes de tallo leñoso, que naturalmente demoran varios años (Cuadro 1).



Cuadro 1. Especies perennes de tallo leñoso en las que el gen *FT* ha sido descrito funcionalmente, a través de sobre-expresión por ingeniería genética.

Especie	<i>FT</i> endógeno	<i>FT</i> exógeno
<i>Malus domestica</i> Borkh. (manzana)	Kotoda <i>et al.</i> , 2010; Tränkner <i>et al.</i> , 2010	Yamagishi <i>et al.</i> , 2011; Wenzel <i>et al.</i> , 2013; Tränkner <i>et al.</i> , 2010
<i>Populus deltoides</i> W. Bartram ex Marshall (álamo)	Böhlenius <i>et al.</i> , 2006; Hsu <i>et al.</i> , 2006	Böhlenius <i>et al.</i> , 2006; Zhang <i>et al.</i> , 2010; Tränkner <i>et al.</i> , 2010
<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf. (naranja espinoso)	Endo <i>et al.</i> , 2005	
<i>Pyrus communis</i> L. (pera)		Matsuda <i>et al.</i> , 2009
<i>Prunus domestica</i> L. (ciruela)		Srinivasan <i>et al.</i> , 2012
<i>Eucalyptus grandis</i> W. Hill ex Maiden (eucalipto)		Klocko <i>et al.</i> , 2016

En estas especies, la sobre-expresión de los genes ortólogos de *FT*, de naturaleza endógena o exógena, ha logrado reducciones significativas de hasta menos de un año en la etapa juvenil. Lo anterior sugiere que el gen *FT* juega un papel indispensable en la manipulación del tiempo de floración, al acortar la fase juvenil, y puede utilizarse como herramienta de investigación y mejoramiento de especies perennes leñosas (van Nocker y Gardiner, 2014).



Mejoramiento biotecnológico acelerado de árboles

El conocimiento de los mecanismos moleculares que controlan la floración y la tecnología para manipularlos por ingeniería genética abren la posibilidad de acortar el tiempo necesario para las cruzas, en programas de mejoramiento de especies perennes. El potencial del mejoramiento acelerado vía inducción biotecnológica de la floración, se ha demostrado en el desarrollo de nuevas variedades de manzana (*Malus domestica* Borkh.) con mayor resistencia a enfermedades como el fuego bacteriano, o contra hongos como el oídio, y la sarna, características introducidas en germoplasma comercial.

La estrategia utilizada en *M. domestica* consistió en generar primero un cultivo transgénico con floración inducida y luego polinizarlo con individuos silvestres que presentaran *locus* de un carácter cuantitativo (*QTL* por sus siglas en inglés) específicos de resistencia a enfermedades. Las semillas obtenidas de las cruzas se tamizaron con marcadores moleculares y se cruzaron con germoplasma comercial, siempre monitoreados por diagnósticos moleculares de la presencia del *locus* responsable de dicha resistencia. De esta manera, fue posible combinar ese tipo de genes en tan solo tres años, cuando por el método tradicional se hubiesen requerido más de 10 y una población de plántulas mucho mayor (Flachowsky *et al.*, 2011; Le Roux *et al.*, 2012).

Sin embargo, la estrategia de ingeniería genética utilizada puede tener repercusiones importantes en la morfología y fisiología de la planta. El uso de potentes promotores constitutivos, como el del virus de mosaico de tabaco (35S), provoca la formación continua de flores que no son soportadas por la plántula y, como consecuencia, ocurre la caída de muchos frutos; también, se puede afectar la dominancia de crecimiento apical a favor de un mayor desarrollo de ramas y de un hábito de crecimiento tipo arbustivo (Flachowsky *et al.*, 2011; Le Roux *et al.*, 2012). Con el fin de evitar esos inconvenientes se han incorporado promotores que permiten un control temporal en la expresión del gen, como el inducible por calor *Gmhsp 17.5-E* de soya. Mediante el uso de este promotor para controlar la

expresión heteróloga del gen *PtFT1* y *PtFT2* de álamo (*Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray ex. Hook.) en plántulas de manzana, se logró la inducción de la floración en seis de siete líneas transgénicas al someter las plántulas por 60' a 42 °C diariamente durante 28 días (Wenzel *et al.*, 2013).

Aunque los resultados demostraron, claramente, la eficiencia de ambos genes de *FT* en la inducción de la floración, las plántulas de *M. domestica* sometidas al tratamiento por calor presentaron contrastes en los mismos. Las plántulas estaban en igual estado de desarrollo, pero el porcentaje con floración por línea y el número de flores por planta varió considerablemente entre cada línea transgénica y entre las diferentes líneas transgénicas. Esa variación puede deberse a disimilitudes en el número de copias del transgen y al sitio de integración del transgen (efecto de posición) (Wenzel *et al.*, 2013).

Otra especie perenne de tallo leñoso en la cual la inducción de floración ha permitido acelerar su mejoramiento genético es la ciruela (*Prunus domestica* L.). El cultivo de ciruela *HoneySweet*, altamente resistente a la enfermedad de *Sharka*, causada por el *plum pox virus* (PPV) (Scorza *et al.*, 2013) se cruzó con plántulas de ciruela pasa tipo California, con el fin de segregar en estas últimas el gen de resistencia. Para acelerar las cruza sexuales se sobre expresó el gen *FT1* de *Populus trichocarpa* (*PtFT*) en plántulas de ciruela (Srinivasan *et al.*, 2012); se obtuvo floración en menos de un año. Las plántulas obtenidas de estas cruza se analizaron por medio de marcadores moleculares para el transgen de resistencia a PPV y el gen de inducción de floración *FT*, las positivas se cruzaron con ciruela pasa tipo-California para segregar la resistencia a PPV de *HoneySweet*.

El uso de la estrategia de inducción de floración en ciruela por sobreexpresión de *PtFT* permitió reducir significativamente el tiempo necesario para segregar por cruza sexuales los genes de resistencia a PPV (de 4 a 1 año en cada cruza). Otra ventaja importante de la inducción biotecnológica de la floración, además de la reducción significativa del tiempo necesario en el proceso de mejoramiento genético vegetal, es la posibilidad de usarla en el proceso y no en el producto; es decir, segregar afuera, a través de las cruza, el transgen necesario para inducir la floración y de esta manera no incluirlo en el producto (Callahan *et al.*, 2016).

Los ejemplos de transformación estable en manzana y ciruela para sobreexpresar el gen *FT* podrían ser difíciles de replicar en otras especies perennes, debido a desventajas tales como las bajas eficiencias de transformación y regeneración (plantas recalcitrantes) que dificultan la caracterización funcional de genes y las aplicaciones biotecnológicas. Es el caso del Kiwi (*Actinidia eriantha* Benth.), en el cual no fue posible realizar la caracterización funcional del gen endógeno *FT*, por el bajo número de líneas transgénicas que se lograron obtener (Varkonyi *et al.*, 2013).

Para superar las dificultades propias de las especies perennes, se han propuesto técnicas modernas como la edición de genes con CRISPR/Cas9 (Fan *et al.*, 2015), así como el uso de vectores virales con los cuales se hacen transformaciones transitorias que soslayan el cultivo de tejidos (Gleba *et al.*, 2004; Yamagishi *et al.*, 2011).

Bioseguridad de la inducción de floración

Una de las principales ventajas en temas de bioseguridad de la estrategia de inducción de floración vía manipulación de genes *FT* consiste en la posibilidad de la aplicación de ingeniería genética en el proceso, pero no en el producto. La reducción a menos de un año en la floración de especies perennes permite trabajar con plántulas en invernadero, cruzándolas y evaluándolas en ambientes controlados y aislados, para contener el posible flujo de polen.

Dada la capacidad móvil del estímulo (*FT*) a través de los conductos vasculares desde las hojas hasta meristemas, la estrategia de inducción de floración puede aplicarse mediante el uso de injertos (Notaguchi *et al.*, 2008), en el que el portainjerto es el sobreexpresor del gen *FT*, lo que garantiza que los frutos y semillas no tengan modificaciones en su genoma. Cuando se emplean transformaciones estables para acelerar el proceso de cruza sexuales, es posible segregar el gen fuera de las plantas (Hoenicka *et al.*, 2014). También es factible el empleo de transformaciones transitorias en hojas distantes, con el fin de generar el

estímulo que viajará hasta los meristemas y producirá flores y semillas libres de modificaciones genéticas.

Con relación a la inducción de la floración mediante la sobreexpresión transitoria del gen *FT*, se ha documentado el uso de vectores virales modificados que aprovechan las capacidades inherentes del virus para transferir y replicar el material genético, en particular, en aquellas especies en las que es difícil emplear técnicas de ADN recombinante. Un ejemplo fue el uso del vector *Apple latent spherical virus* (ALSV) para sobreexpresar el gen *FT* de *Arabidopsis* en plántulas de manzana, inoculado por biobalística en cotiledones después de la germinación (Yamagishi *et al.*, 2011).

La flexibilidad y bioseguridad que ofrece esta estrategia promete soslayar barreras naturales que por mucho tiempo restringieron a las especies forestales del mejoramiento por selección; además de, reducir, significativamente, el tiempo necesario para mejorarlas por cruza sexuales.

La inducción de floración permitirá aprovechar la diversidad genética disponible entre los taxa forestales sexualmente compatibles; asimismo, la posibilidad de emplear las estrategias biotecnológicas en el proceso y no en el producto permitirán evitar los costos y demoras de los tramites obligatorios en los organismos genéticamente modificados para el monitoreo de posibles riesgos, en los que el costo total para el descubrimiento, desarrollo y autorización de un nuevo cultivo puede superar los USD \$100 millones (McDougall, 2011).

Perspectivas para el sector forestal

En la actualidad, más de 30 000 especies de plantas están amparadas por la Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Silvestres (CITES, 2017) contra la explotación excesiva debido al comercio internacional; con ello, los países productores se comprometen de forma prioritaria a garantizar su manejo sustentable. Sin embargo, en el caso de especies perennes las prolongadas etapas juveniles dificultan su reproducción y mejoramiento. Para los taxa forestales como la caoba (*Swietenia macrophylla* King.) y el cedro (*Cedrela odorata* L.),

consideradas la base de la industria maderable tropical de América Latina e incluidas en los apéndices de la CITES, las estrategias de inducción biotecnológica de la floración constituyen una posibilidad para acelerar el mejoramiento de variedades con características comerciales, y con ello se impulse la reforestación comercial que disminuyan la presión sobre los bosques naturales; lo que contribuirá al aprovechamiento de su diversidad y al mismo tiempo a su conservación.

La exportación de madera en rollo a nivel mundial en 2015 ascendió a 121 mil millones de m³, con un valor cercano a cinco mil millones de dólares; de este total, las especies que no son coníferas produjeron 34 % del volumen y 51 % del valor total (FAO-STAT, 2017).

La capacidad de acelerar el mejoramiento genético de las angiospermas forestales, mediante la inducción biotecnológica de la floración es una tecnología disruptiva que permitirá añadir valor al sector forestal de una manera diferente, al favorecer ir más allá del mejoramiento por selección al que se restringían las especies forestales, por sus largas etapas juveniles, ya que puede segregar en germoplasma comercial genes de resistencia a estrés biótico y abiótico.

La estrategia de inducción de la floración también tiene el potencial de contribuir al aprovechamiento de la diversidad biológica de las angiospermas perennes a una velocidad que nunca antes había experimentado el sector forestal, con el potencial de aumentar los actuales volúmenes de producción de especies diferentes a las coníferas para satisfacer las necesidades de recursos maderables y energéticos para usos industriales y domésticos, así como incrementar el flujo de divisas por exportación de recursos forestales, y al mismo tiempo, dinamizar la economía de los sectores rurales asociados al aprovechamiento forestal.

A pesar de los avances alcanzados en la caracterización funcional del gen *FT* en un amplio intervalo de taxones perennes, para aprovechar la estrategia biotecnológica de inducción de su floración en programas de mejoramiento genético se requiere avanzar en la obtención de su información genómica; así como en el desarrollo y

validación de técnicas rápidas, económicas y eficientes que permitan soslayar las dificultades propias de las especies perennes; entre ellas, las bajas eficiencias de transformación y regeneración.

Agradecimientos

El autor expresa su agradecimiento al Conacyt y al Ciatej por el apoyo proporcionado para la realización de esta investigación.

Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Rafael Urrea López: responsable del diseño y ejecución del estudio y de la elaboración y corrección del manuscrito.

Referencias

Abe, M., Y. Kobayashi, S. Yamamoto, Y. Daimon, A. Yamaguchi, Y. Ikeda, H. Ichinoki, M. Notaguchi, K. Goto and T. Araki. 2005. *FD*, a *bZIP* protein mediating signals from the floral pathway integrator *FT* at the shoot apex. *Science* 309(5737): 1052–1056.

Abe, M., H. Kaya, A. Watanabe T., M. Shibuta, A. Yamaguchi, T. Sakamoto, T. Kurata, I. Ausín, T. Araki and C. Alonso B. 2015. *FE*, a phloem-specific Myb-related protein, promotes flowering through transcriptional activation of *FLOWERING LOCUS T* and *FLOWERING LOCUS T INTERACTING PROTEIN 1*. *Plant Journal* 83(6): 1059–1068.

Blackman, B. K., J. L. Strasburg, A. R. Raduski, S. D. Michaels and L. H. Rieseberg. 2010. The role of recently derived *FT* paralogs in sunflower domestication. *Current Biology* 20(7): 629–635.

Blümel, M., N. Dally, and C. Jung. 2015. Flowering time regulation in crops-what did we learn from *Arabidopsis*? *Current Opinion in Biotechnology* 32: 121–129.

Böhlenius, H., T. Huang, L. Charbonnel C., A. M. Brunner, S. Jansson, S. H. Strauss and O. Nilsson. 2006. *CO/FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science* 312 (5776): 1040–1043.

Breshears, D. D., N. S. Cobb, P. M. Rich, K. P. Price, C. D. Allen, R. G. Balice, W. H. Romme, J. H. Kastens, M. L. Floyd, J. Belnap, J. J. Anderson, O. B. Myers and C. W. Meyer. 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(42): 15144–15148.

Callahan, A. M., C. Srinivasan, C. Dardick and R. Scorza. 2016. Rapid cycle breeding: application of transgenic early flowering for perennial trees. *Plant Breeding Reviews* 40: 299–334.

Calviño, M., H. Kamada and T. Mizoguchi. 2005. Is the role of the short-day solely to switch off the *CONSTANS* in *Arabidopsis*? *Plant Biotechnology* 22(3): 179–183.

Chaurasia, A. K., H. B. Patil, B. Krishna, V. R. Subramaniam, P. V. Sane and A. P. Sane. 2017. Flowering time in banana (*Musa* spp.), a day neutral plant, is controlled by at least three *FLOWERING LOCUS T* homologues. *Scientific Reports* 7(1): 1–14.

Christenhusz, M. and J. W. Byng. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201–217.

Convención sobre Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Silvestres (CITES). 2017. Especies CITES.
<https://cites.org/esp/disc/species.php> (1 de octubre de 2017).

- Doroszuk, A., M. W. Wojewodzic and J. E. Kammenga. 2006. Rapid adaptive divergence of life-history traits in response to abiotic stress within a natural population of a parthenogenetic nematode. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1601): 2611–2618.
- Endo, T., T. Shimada, H. Fujii, Y. Kobayashi, T. Araki and M. Omura. 2005. Ectopic expression of an FT homolog from *Citrus* confers an early flowering phenotype on trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.). *Transgenic Research* 14(5): 703–712.
- Fan, D., T. Liu, C. Li, B. Jiao, S. Li, Y. Hou and K. Luo. 2015. Efficient CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis in *Populus* in the first generation. *Scientific Reports* 5: 12217. doi: 10.1038/srep12217.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2010. *Global Forest Resources Assessment 2010*. New York, NY, USA. 340 p.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2014. *The state of the world's forest genetic resources*. Rome, Italy. 276 p.
- Flachowsky, H., P. M. Le Roux, A. Peil, A. Patocchi, K. Richter and M. V. Hanke. 2011. Application of a high-speed breeding technology to apple (*Malus x domestica*) based on transgenic early flowering plants and marker-assisted selection. *New Phytologist*. 192: 364–377.
- Garrett, K. A., S. P. Dendy, E. E. Frank, M. N. Rouse and S. E. Travers. 2006. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 44(1): 489–509.
- Gleba, Y., S. Marillonnet and V. Klimyuk. 2004. Engineering viral expression vectors for plants: The “full virus” and the “deconstructed virus” strategies. *Current Opinion in Plant Biology* 7(2): 182–188.

- Hägglman, H., A. Raybould, A. Borem, T. Fox, L. Handley, M. Hertzberg, M. Z. Lu, P. Macdonald, T. Oguchi, G. Pasquali, L. Pearson, G. Peter, H. Quemada, A. Séguin, K. Tattersall, E. Ulian, C. Walter and M. McLean. 2013. Genetically engineered trees for plantation forests: Key considerations for environmental risk assessment. *Plant Biotechnology Journal* 11(7): 785–798.
- Hoenicke, H., D. Lehnhardt, O. Nilsson, D. Hanelt and M. Fladung, 2014. Successful crossings with early flowering transgenic poplar: interspecific crossings, but not transgenesis, promoted aberrant phenotypes in offspring. *Plant Biotechnology Journal* 12(8): 1066-1074.
- Hsu, C. Y., Y. Liu, D S. Luthe and C. Yuceer. 2006. Poplar *FT2* shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering. *The Plant Cell* 18: 1846-1861.
- Jump, A. S. and J. Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8(9): 1010-1020.
- Kardailsky, I., V. K. Shukla, J. H. Ahn, N. Dagenais, S. K. Christensen, J. T. Nguyen, J. Chory, M. J. Harrison and D. Weigel. 1999. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science* 286(5446): 1962–1965.
- Klintonäs, M., P. a. Pin, R. Benlloch, P. K. Ingvarsson and O. Nilsson. 2012. Analysis of conifer *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER1*-like genes provides evidence for dramatic biochemical evolution in the angiosperm *FT* lineage. *New Phytologist* 196(4): 1260–1273.
- Klocko, A., C. Ma, S. Robertson, E. Esfandiari, O. Nilsson and S. Strauss. 2016. *FT* overexpression induces precocious flowering and normal reproductive development in *Eucalyptus*. *Plant Biotechnology Journal* 14(2): 808–819.
- Kotoda, N., H. Hayashi, M. Suzuki, M. Igarashi, Y. Hatsuyama, S. I. Kidou, T. Igasaki, M. Nishiguchi, K. Yano, T. Shimizu, S. Takahashi, H. Iwanami, S. Moriya and K. Abe. 2010.

Molecular characterization of *FLOWERING LOCUS T*-like genes of apple (*Malus x domestica* Borkh.). *Plant and Cell Physiology* 51(4): 561–575.

Le Roux, P. M., H. Flachowsky, M. V. Hanke, C. Gessler and A. Patocchi. 2012. Use of transgenic early flowering approach in apple (*Malus x domestica* Borkh.) to introgress fire blight resistance from 'Evereste'. *Molecular Breeding* 30:857–874.

Lifschitz, E., T. Eviatar, A. Rozman, A. Shalit, A. Goldshmidt, Z. Amsellem, J. P. Álvarez and Y. Eshed. 2006. The tomato *FT* ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(16): 6398–6403.

Matsuda, N., K. Ikeda, M. Kurosaka, T. Takashina, K. Isuzugawa, T. Endo and M. Omura. 2009. Early flowering phenotype in transgenic pears (*Pyrus communis* L.) Expressing the *CiFT* Gene. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 78(4): 410–416.

Mátyás, C. 2010. Forecasts needed for retreating forests. *Nature* 464(7293): 1271. doi: 10.1038/4641271a.

McDougall, P. 2011. The cost and time involved in the discovery, development and authorization of a new plant biotechnology derived trait. Consultancy Study for Crop Life. International Midlothian. Midlothian, UK. 24 p.

McGarry, R. C. and F. Kragler. 2013. Phloem-mobile signals affecting flowers: Applications for crop breeding. *Trends in Plant Science* 18(4): 198–206.

Notaguchi, M., M. Abe, T. Kimura, Y. Daimon, T. Kobayashi, A. Yamaguchi, Y. Tomita, K. Dohi, M. Mori and T. Araki. 2008. Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis FLOWERING LOCUS T* protein to promote flowering. *Plant Cell Physiology* 49(11): 1645-1658.

Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación – División de Estadística (FAO-STAT). 2017. Producción forestal y comercio. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/FO> (1 de octubre de 2017).

Pin, P. A. and O. Nilsson. 2012. The multifaceted roles of *FLOWERING LOCUS T* in plant development. *Plant, Cell and Environment* 35(10): 1742–1755.

Ramírez F. and J. Kallarackal. 2015. Responses of fruit trees to global climate change. *Springer Brief in Plant Science*. New York, NY, USA. 47 p.

Rehfeldt, G. E., D. E. Ferguson and N. L. Crookston. 2009. Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258(11): 2353–2364.

Scorza, R., A. Callahan, C. Dardick, M. Ravelonandro, J. Polak, T. Malinowski, I. Zagrai, M. Cambra and I. Kamenova. 2013. Genetic engineering of plum pox virus resistance: HoneySweet plum—from concept to product. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 115(1): 1–12.

Spanudakis, E. and S. Jackson. 2014. The role of microRNAs in the control of flowering time. *Journal of Experimental Botany* 65(2): 365–380.

Srinivasan, C., C. Dardick, A. Callahan and R. Scorza. 2012. Plum (*Prunus domestica*) trees transformed with poplar *FT1* result in altered architecture, dormancy requirement, and continuous flowering. *PLoS ONE* 7(7): 1–11.

Srinivasa R., N. K., R. H. Laxman and K. S. Shivashankara. 2016. Physiological and Morphological Responses of Horticultural Crops to Abiotic Stresses. *In*: Srinivasa R., N. K., K. S. Shivashankara and R. H. Laxman (eds.). *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops*. New York, NY, USA. pp. 3–18.

Teper B., P. and A. Samach. 2005. The flowering integrator *FT* regulates *SEPALLATA3* and *FRUITFULL* accumulation in *Arabidopsis* leaves. *The Plant Cell* 17(10): 2661–2675.

The *Arabidopsis* Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408(6814): 796–815.

- Tränkner, C., S. Lehmann, H. Hoenicka, M. V. Hanke, M. Fladung, D. Lenhardt, F. Dunemann, A. Gau, K. Schlangen, M. Malnoy and H. Flachowsky. 2010. Over-expression of an *FT*-homologous gene of apple induces early flowering in annual and perennial plants. *Planta* 232(6): 1309–1324.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, and Population division. (UN-DESA) 2015. World Population Prospects: The 2015 Revision, Key Findings and Advance Tables (No. No. ESA/P/WP.241.). New York, NY, USA. 59 p.
- van Nocker, S. and S. E. Gardiner. 2014. Breeding better cultivars, faster: applications of new technologies for the rapid deployment of superior horticultural tree crops. *Horticulture Research* 1(14022):1-8.
- Varkonyi G., E., S. M. A. Moss, C. Voogd, T. Wang, J. Putterill and R. P. Hellens. 2013). Homologs of *FT*, *CEN* and *FD* respond to developmental and environmental signals affecting growth and flowering in the perennial vine kiwifruit. *New Phytologist* 198(3): 732–746.
- Wenzel, S., H. Flachowsky and M.-V. Hanke. 2013. The fast-track breeding approach can be improved by heat-induced expression of the *FLOWERING LOCUS T* genes from poplar (*Populus trichocarpa*) in apple (*Malus X domestica* Borkh.). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 115(2): 127–37.
- Wickland, D. and Y. Hanzawa. 2015. The *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1* Gene Family: Functional Evolution and Molecular Mechanisms. *Molecular Plant* 8(7): 983–997.
- Wigge, P. A. 2011. FT, a mobile developmental signal in plants. *Current Biology* 21(9): R374–R378.
- Yamagishi, N., S. Sasaki, K. Yamagata, S. Komori, M. Nagase, M. Wada, T. Yamamoto and N. Yoshikawa. 2011. Promotion of flowering and reduction of a generation time in apple seedlings by ectopical expression of the *Arabidopsis thaliana FT* gene using the *Apple Latent Spherical Virus* vector. *Plant Molecular Biology* 75: 193-204.

Yan, L., D. Fu, C. Li, A. Blechl, G. Tranquilli, M. Bonafede, A. Sanchez, M. Valarik, S. Yasuda and J. Dubcovsky. 2006. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(51): 19581–19586.

Zhang, H., D. E. Harry, C. Ma, C. Yuceer, C. Y. Hsu, V. Vikram, O. Shevchenko, E. Etherington and S. H. Strauss. 2010. Precocious flowering in trees: the *FLOWERING LOCUS T* gene as a research and breeding tool in *Populus*. *Journal of Experimental Botany* 61(10): 2549–2560.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales**—sin excepción—se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.