



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Genética de la arquitectura de plantas: caso mango Aaulfo

José Apolonio Gómez-Estrada, Raymundo Rosas-Quijano, Miguel Salvador-Figueroa, Alfredo Vázquez-Ovando, Didiana Gálvez-López*

Instituto de Biociencias, Universidad Autónoma de Chiapas. Tapachula, Chiapas, México.

Resumen

El estudio de la arquitectura de las plantas es complejo, sin embargo, su importancia radica en que el control de la arquitectura de estas, principalmente en árboles frutales de gran talla, puede ser una alternativa tecnológica a adoptar para fines de mejorar la productividad agrícola en áreas de menor superficie, facilitar el manejo tecnificado, y reducir significativamente costos de producción. En México el control de la arquitectura de los árboles frutales se realiza mayormente por poda mecánica, y no se tienen registros de mejora genética en alguna especie sobre este tema. Particularmente en mango, un frutal de importancia agrícola en el país, el control de la arquitectura se realiza por poda, no obstante, lograr obtener árboles enanos o de menor talla por mejoramiento genético, representa un reto. El conocimiento actual del control genético de la arquitectura de plantas es escaso, pero ha sido un tema de interés para varios investigadores en el mundo, dado que mejorar genéticamente a los frutales, impactaría de forma positiva en la producción de especies de importancia agrícola. En este sentido, la revisión presente tuvo como objetivo reunir y discutir información sobre los principales mecanismos genéticos asociados al control de la arquitectura de las plantas, se abordan estudios pioneros en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, en otras especies de importancia en el sector alimentario como arroz, maíz, tomate, entre otros; también se revisaron trabajos sobre la genómica de la arquitectura de árboles frutales, y se explica cómo ocurre el control de la arquitectura del mango Aaulfo en México.

Palabras clave:

Inflorescencia
Mangifera indica L.
Raíces
Ramificación
Red de señales

Keywords:

Inflorescence
Mangifera indica L.
Roots
Branch
Signal network

Genetic of plant architecture: Aaulfo mango case

Abstract

The study of the architecture of the plants is a complex, however, its importance is that the control of the architecture of these, mainly in fruit trees of great size, can be a technological alternative to be adopted for the purpose of improving agricultural productivity in short areas surface, facilitate technical management, and significantly reduce production costs. In Mexico, the control of the architecture of fruit trees is carried out mostly by mechanical pruning, and there are no records of genetic improvement in some species on this subject. Particularly in mango, a fruit tree of agricultural importance in the country, the control of architecture is performed by pruning, however, achieving dwarf or smaller trees for genetic improvement, represents a challenge. The current knowledge of the genetic control of plant architecture is scarce, but it has been a topic of interest for many researchers in the world, given that genetically improving the fruit trees, it would impact positively on the production of agricultural importance species. In this sense, the present review was to gather and discuss information on the main genetic mechanisms associated with the control of plant architecture, pioneer studies are addressed in the *Arabidopsis thaliana* model plant, in other important species in the food sector such as rice, corn, tomato, among others. Works on the genomics of fruit trees architecture were also reviewed, and how the control of the architecture of the Aaulfo mango in Mexico occurs is explained.

* Autor para correspondencia:

Instituto de Biociencias,
Universidad Autónoma de
Chiapas.
Boulevard Príncipe Akishino
sin número, Colonia
Solidaridad 2000, CP.
30798.
Tapachula, Chiapas, México.
Teléfono: + 52 9626427972.
Correo-electrónico:
didiana.galvez@unach.mx

1. Introducción

El estudio de la arquitectura de árboles que producen frutas comestibles en el mundo ha sido de gran interés (Hill y Hollender, 2019), debido al aporte tecnológico y productivo. La arquitectura de la planta se define como la organización tridimensional del cuerpo de la planta, es decir, las partes de la planta que estén por encima del suelo, que incluyen el patrón de ramificación, el tamaño, la forma y la posición de las hojas y los órganos de flores. Aunque también es de importancia agronómica, en la idoneidad de una planta, el rendimiento y la eficacia con la que se puede cosechar (Reinhardt y Kuhlemeier, 2002). En algunos cultivos, el entendimiento de la genética ha permitido mejorar la arquitectura de dichas especies con la finalidad de incrementar la producción en menor superficie de tierra, con mayor densidad de población, así como disminuir el uso de implementos agrícolas para la cosecha. La arquitectura de las plantas está influenciada por factores ambientales como la penetración de la luz, la temperatura, la humedad y las condiciones del suelo, incluida la disponibilidad de nutrientes; sin embargo, el arquetipo corporal intrínseco de la planta, está determinado genéticamente (Petersen y Krost, 2013; Wang y Li, 2008).

El crecimiento direccional en todas las plantas implica respuestas tanto fototrópicas como gravitrópicas, en consecuencia, los mecanismos que controlan la arquitectura de los brotes del manzano, durazno, ciruelo y en todo el reino vegetal son probablemente similares (Hill y Hollender, 2019). Sin embargo, las formas varían entre las especies, debido, en parte al número de copias de genes y divergencia funcional (Hill y Hollender, 2019; Wang y Li, 2008). Algunos aspectos de cómo las plantas predeterminan y regulan la arquitectura, difieren cuando se comparan entre especies herbáceas o perennes. En la última década, la secuenciación genómica de bajo costo y los avances tecnológicos permitieron el descubrimiento de genes y análisis funcionales en árboles (Hill y Hollender, 2019; Wang y Li, 2006). Por ejemplo, se han encontrado genes funcionales y estructurales relacionados con la arquitectura de la planta en aguacate (*Persea americana*) (Wang et al., 2018b), manzano (*Malus domestica*) (Migault et al., 2017), duraznero (*Prunus persica*) (Dardick et al., 2013) y ciruelo (*Prunus domestica*). También se ha reportado que algunas especies activan la expresión de ciertos genes que ajustan la arquitectura de la planta, como respuesta al estrés ambiental (Van Der Woude et al., 2019).

La presente revisión tiene la finalidad de mostrar el estado del arte de genes implicados en la arquitectura de las plantas, revisando el caso de la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, de otras especies Poaceas y de algunos frutales, discutiendo rutas clave que encaminen al mejoramiento genético de la arquitectura de frutales; finalmente se aborda el ejemplo del control de la arquitectura del mango mexicano empleando poda, en particular del mango Ataulfo, dada la importancia agrícola de este frutal en la región, y cuyo tamaño de árbol sobrepasa la capacidad de alcance del fruto por los

productores, lo que representa un reto para los mejoradores genéticos.

2. Estudios genéticos de la arquitectura de plantas

El estudio de la arquitectura de las plantas es crucial para la comprensión de la función de estas. Controlar la arquitectura de las plantas siempre ha sido un objetivo importante en el fitomejoramiento, ya que manipular las plantas para que crezcan a una altura menor y produzcan ramas más cortas, mientras que al mismo tiempo se maximiza el rendimiento, implica ventajas económicas (Petersen y Krost, 2013). En México, para controlar la arquitectura de los frutales, los productores emplean prácticas agronómicas como la poda. Por ejemplo, una vez terminada la cosecha en frutales perenes como manzano (*M. domestica*), ciruelo (*P. persica*), marañón (*Anacardium occidentale*), mango (*Mangifera indica*) y otros, se recurre a la poda, con la finalidad de preparar al frutal para la cosecha del siguiente año (Malvicini y Gómez, 2011). Esta técnica también es bastante empleada en varios otros frutales para controlar el tamaño de los árboles y mantenerlos productivos a través del tiempo (Vázquez-Valdivia, 2009). Aunque no se tiene documentado que el tamaño del árbol en algunos frutales llegue a causar dificultad para la cosecha de los frutos, en el caso del mango, cuando el árbol supera los 20 años de edad, el control arquitectónico por poda se empieza a dificultar.

En la literatura, se han encontrado diferentes tipos de modelos arquitectónicos, resultado de la evolución y la selección artificial. Hallé et al. (1978) describieron 23 tipos de arquitecturas de árboles. Un estudio realizado por Henricus-Franciscus et al. (2002) mostró el hallazgo de 15 modelos arquitectónicos en 108 especies de flora arbórea en la península de Yucatán: Scarrone, Troll, Rauh, Holttum, Tomlinson, McClure, Aubreville, Massart, Roux, Attims, Champagnat, Comer, Chamberlain, Leeuwenberg, Cook, entre los cuales los modelos de Troll y Rauh fueron los más abundantes. El primero está definido por ejes plagiotropos, donde la arquitectura está construida por la sobreposición continua de tales ejes. El modelo de Rauh posee arquitectura determinada por un tronco monopódico con crecimiento rítmico, el cual desarrolla pseudovérticilos de ramas morfológicamente iguales al tronco y, donde las flores o inflorescencias son siempre laterales.

La arquitectura está regulada por complejas redes integradoras de señales genéticas y ambientales (Hill y Hollender, 2019). Se han asociado a la arquitectura del árbol elementos genéticos reguladores de la altura, de las ramificaciones, de la arquitectura de la inflorescencia y la raíz. Algunos elementos genéticos han sido factores de transcripción, también se han asociado microRNA (miRNA), polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs), genes completos, o familias de genes.

Bai et al. (2012) propusieron que la región cromosómica controladora del fenotipo columnar (Co) de manzano, contiene aproximadamente 26 genes, algunos de ellos codifican para factores de transcripción que se unen al

dominio LBD (límites de órganos laterales, por sus siglas en inglés) con funciones conocidas en el desarrollo de órganos laterales de la planta. Por su parte, los miRNA desempeñan múltiples funciones regulando la expresión génica en las plantas (Jones-Rhoades et al., 2006); por lo general son secuencias entre 20 y 24 ribonucleótidos de longitud. Algunos trabajos realizados en manzano han demostrado que algunos miRNA maduros como los miR160, miR167 y miR164 están relacionados y asociados con la respuesta de auxina y enraizamiento adventicio (You et al., 2014).

En cuanto a los SNPs, o polimorfismos de un solo nucleótido, son un tipo de polimorfismo distribuido en todo el genoma que ocurre en un solo par de bases. En arroz se ha encontrado que un SNP conduce a un cambio del aminoácido R44P sobre el dominio STYKc en el extremo N de la proteína OsMCA1/PAD, mismo que es responsable de la altura de la planta, y es capaz de inhibir el alargamiento celular (Liu et al., 2015).

Wu et al. (2017) describieron que la fosforilación de proteínas catalizada por proteínas quinasas, juega un papel importante durante el establecimiento de la arquitectura de la planta; por ejemplo, en la arquitectura de raíces y brotes; también encontraron que la proteína YODA regula la arquitectura de la inflorescencia y las proteínas MEKK1, MEKK2, MEKK3 regulan la formación de raíces laterales en *A. thaliana*.

Antes de desarrollar el conocimiento sobre el control genético de la arquitectura en árboles, los primeros estudios se realizaron en especies de menor tamaño, como *A. thaliana* (Wang y Li, 2006), *Oryza sativa* (Wang y Li, 2008), *Zea mays* (Wang y Li, 2006), *Solanum lycopersicum* (Schmitz et al., 2002), mijo perla (*Pennisetum glaucum*) (Poncet et al., 1998), soya (*Glycine max*) (Zhong-Feng et al., 2018), entre otros. Por ejemplo, algunos genes relacionados con la ramificación de la planta en estas especies son los genes *REV*, *BL*, *SPS*, *BUD1*, *TV1*, *MOC1*, *MAX1-MAX4*. Algunos son controladores de factores de transcripción, otros codifican para citocromo P450, zonas consenso o sitios de unión como la F-box LRR, plastidio oxigenasas, auxinas inducibles, polieno dioxigenasa y dioxigenasa plastídica, respectivamente (Dai et al., 2006; Greb et al., 2003; Li et al., 2003; Otsuga et al., 2001; Schmitz et al., 2002; Schumacher et al., 1999; Tantikanjana et al., 2001). Además, para las mismas especies, también se han encontrado genes relacionados con la altura de la planta, tales como *GAI*, *GID1*, *GID2*, *Sd-1*, *EUI*, *D2*, *D11*, *D61*; estos codifican para proteínas Della, lipasas sensibles a hormonas, zonas consenso controladoras de subunidades F-box de SCF, complejo E3, giberelina 20-oxidasa, citocromo P450 monooxigenasa (CYP714D1), citocromo P450 (CYP90D), citocromo 450 (CYP724B1), cinasa del receptor BR, respectivamente (Gomi et al., 2004; Hong et al., 2003; Ikeda et al., 2001; Luo et al., 2006; Monna et al., 2002; Peng et al., 1997, 1999; Sasaki et al., 2002; Spielmeyer et al., 2002; Tanabe et al., 2005; Ueguchi-Tanaka et al., 2005; Yamamuro et al., 2000). Por ejemplo, se reportó que el gen responsable de la altura y enanismo de la planta es el gen *Dw* en soya, descrito como *GmDW1*, en este se hallaron dos SNPs

presentes en la región codificante, pero solo el SNP (T>A) del nucleótido 1224 modula la expresión del fenotipo enano (Zhong-Feng et al., 2018).

Otra característica arquitectónica de la planta es la inflorescencia, a esta se han asociado los genes *ERECTA*, *FON1*, *TDI*, *FEA2*, *LAX*, *FZP*, en las especies antes mencionadas. Algunos sirven como receptores de la proteína quinasa con LRR extracelulares, LRR RLK, controladores de transcripción de bHLH, ERF, otros codifican para citoquinina oxidasa/deshidrogenasa (*Oscx2*), entre otras funciones (Ashikari et al., 2005; Bommert et al., 2005; Chuck et al., 2002; Clark et al., 1997; Jeong et al., 1999; K. Komatsu et al., 2003a; Komatsu et al., 2003b; Suzaki et al., 2004; Taguchi-Shiobara et al., 2001; Torii et al., 1996). Aún es necesario el desarrollo de conocimiento sobre los procesos genéticos y señales que determinan todos los aspectos arquitectónicos de las plantas. Por lo que se deben redoblar esfuerzos en este tema.

3. Genes asociados con la arquitectura de frutales

En frutales, los estudios son escasos, sin embargo, al igual que en las plantas antes mencionadas, se ha logrado elucidar conocimiento sobre el control de dicha arquitectura. El aspecto que más retarda el avance en la generación del conocimiento en frutales, es la cantidad de tiempo que este requiere para mostrar sus atributos fenotípicos e iniciar la etapa productiva. Durante las últimas dos décadas, los modelos funcionales-estructurales de las plantas se han utilizado ampliamente para comprender las complejas interacciones entre la arquitectura de las plantas y los procesos físicos y biológicos que impulsan el crecimiento vegetativo en diferentes escalas espaciales y temporales (Wang et al., 2018b). La comprensión de estas relaciones y el hábito de crecimiento natural de los árboles, así como su arquitectura, es fundamental para el desarrollo de sistemas de cultivo más intensivos para cultivos frutales (Menzel y Le Lagadec, 2014).

Por lo tanto, el conocimiento hasta ahora generado también se ha basado en las características de ramificación de la planta, altura, y arquitectura de la inflorescencia y raíz. El Cuadro 1 resume una lista de genes relacionados con alguna característica arquitectónica de los frutales más estudiados. Por ejemplo, en *M. domestica* se reportó que los genes *WEEP*, *NAC*, *Co*, codifican para la ramificación del árbol (Hill y Hollender, 2019; Tian et al., 2005); los genes *REVOLUTA*, *KANADI*, *ERECTA*, *KNOX*, *CLAVATA*, *PHAN*, *CUC* codifican para la arquitectura de la inflorescencia (Petersen y Krost, 2013); los genes *MdMYB88*, *MdMYB124*, codifican para la arquitectura de las raíces (Geng et al., 2018; Xie et al., 2018). Los genes *MdotTAC1b*, *MdoTAC1b*, *MdoLAZY1* y *MdoLAZY2* que pertenecen a la familia de los genes IGT (Wang et al., 2018a), controlan los ángulos de ramas y macollos, los cuales se correlacionan con los niveles de expresión de miembros fitómeros (Wang et al., 2018b), que son todos los brotes de las plantas y pueden describirse como una serie de módulos de desarrollo, los cuales constituyen toda la arquitectura vegetal (McSteen y Leysner, 2005). Se encontró

que los genes *MdoTAC1A*, *MdoTAC1b*, *MdoLAZY1* y *MdoLAZY2* se han expresado durante el desarrollo de brotes y yemas vegetativas en manzano (Wang et al., 2018a).

En *P. persica* se hallaron cinco genes que regulan genéticamente la arquitectura de la planta: *Dw* y *GIDI*, la altura (Cantín et al., 2018; Hollender et al., 2015; Hollender et al., 2016); *WEEP* y *TAC1* la arquitectura de ramificación del árbol (Hill y Hollender, 2019); el gen *DROI*, la arquitectura de las raíces (Guseman et al., 2017). Sin embargo, el conocimiento en este frutal aún está en desarrollo, a pesar de que ya se conoce su genoma (Yu et al., 2018).

En ciruelo (*Prunus domestica*) se reportaron tres genes que regulan genéticamente la arquitectura del árbol: *WEEP*, *TAC1*, *LAZY1* (Hill y Hollender, 2019); y el gen *DROI*, que regula la arquitectura de las raíces (Guseman et al., 2017).

La orientación o el ángulo de punto de ajuste gravitropico (GSA) es fundamental para optimizar los perfiles de cultivo, la captura de luz y la adquisición de nutrientes. Los fenotipos de mutantes GSA (por sus siglas en inglés) se han estudiado

en plantas desde la década de 1930, pero solo recientemente identificado los genes subyacentes. Muchos de estos genes han resultado pertenecer a la familia de *IGT* (*LAZY1* / *DROI* / *TAC1*) (Waite y Dardick, 2021), genes que se han encontrado relacionados en arquitectura de las plantas.

Esta información muestra que, en los últimos años, se han logrado avances en el estudio de genes que desempeñan un papel relacionado con la arquitectura de la planta. Para comprender como los árboles determinan, modifican y mantienen su arquitectura, se necesita la identificación de genes asociados con la arquitectura no estándar, junto con estudios comparativos de arquitectura y mecanismos de especies modelo, lo cual resulta un trabajo arduo en especies de interés comercial; principalmente en aquellas especies que ocupan mayor área de tierra, cantidad de agua, insumos, manos de obra, tecnología y demás, puesto que las tendencias modernas son el ahorro de dichas elementos, con fines de conservación del suelo, el ambiente, pero manteniendo la producción y abasteciendo de alimentación a la humanidad.

Cuadro 1. Genes de especies frutales relacionados con la arquitectura del árbol.

Gen	Arquitectura asociada	Especie	Referencia
<i>Dw</i>	Altura	<i>Prunus persica</i>	Cantín et al. (2018); Hollender et al. (2016)
<i>GIDI</i>	Altura	<i>Prunus domestica</i>	Hollender et al. (2015)
<i>MdoTAC1a</i>	Brote/yema vegetativa	<i>Malus domestica</i>	Wang et al. (2018a)
<i>MdoTAC1b</i>	Brote/yema vegetativa	<i>Malus domestica</i>	Wang et al. (2018a)
<i>MdoLAZY1</i>	Brote/yema vegetativa	<i>Malus domestica</i>	Wang et al. (2018a)
<i>MdoLAZY2</i>	Brote/yema vegetativa	<i>Malus domestica</i>	Wang et al. (2018a)
<i>WEEP</i>	Ramificación	<i>Prunus persica</i>	Hill y Hollender (2019)
<i>TAC1</i>	Ramificación	<i>Prunus domestica</i>	Hill y Hollender (2019)
<i>LAZY1</i>	Ramificación	<i>Prunus domestica</i>	Hill y Hollender (2019)
<i>REVOLUTA</i>	Inflorescencia	<i>Malus domestica</i>	Petersen y Krost (2013)
<i>KANADI</i>	Inflorescencia	<i>Malus domestica</i>	Petersen y Krost (2013)
<i>ERECTA</i>	Inflorescencia	<i>Malus domestica</i>	Petersen y Krost 2013
<i>CLAVATA</i>	Inflorescencia	<i>Malus domestica</i>	Petersen y Krost (2013)
<i>MdMYB88</i>	Raíz	<i>Malus domestica</i>	Geng et al. (2018)
<i>MdMYB124</i>	Raíz	<i>Malus domestica</i>	Xie et al. (2018)
<i>DROI</i>	Raíz	<i>Prunus persica</i>	Guseman et al. (2017)

4. Propósitos del control de la arquitectura del árbol de mango Ataulfo

Los modelos funcionales-estructurales de las plantas (FSP por sus siglas en inglés) se han utilizado ampliamente para comprender las complejas interacciones entre la arquitectura de las plantas y los procesos físicos y biológicos que impulsan el crecimiento de las plantas en diferentes escalas temporales y espaciales (Dejong et al., 2011). Algunos trabajos abordaron el problema de modelar plantas perennes tropicales (Pérez et al., 2016), y proponen un modelo arquitectónico de palma aceitera cuyo modelo se beneficia de la falta de ramificación en su arquitectura. Wang et al. (2018b), propone un modelo de desarrollo de módulos de crecimiento anual de aguacate durante una temporada de cultivo. Para el caso del mango, se ha estudiado el modelo funcional-estructural de crecimiento V-mango con aplicaciones, una de ellas enfocada a determinar el tamaño adecuado de las ramas fructíferas para permitir un crecimiento óptimo de la fruta, comparando el tamaño de la

fruta simulado por el modelo con diferentes ramas fructíferas (Boudon et al., 2020).

De acuerdo con los objetivos del plan nacional (México) de desarrollo, donde se plantea mejorar la productividad agrícola de forma sustentable, surge la necesidad de vislumbrar la conservación de los recursos genéticos, donde los árboles frutales endémicos son prioritarios. Por lo tanto, mejorar la arquitectura de estos, representaría un avance prometedor, ya que se podrían realizar siembras de alta densidad aprovechando menor superficie, así como el manejo tecnificado para la cosecha de los cultivos, reduciendo en gran manera los costos de producción.

El cultivo del mango en México juega un papel de importancia económica para las regiones productoras del Pacífico y Golfo. Aunque México ocupa el quinto lugar en producción mundial, es el primero en exportar a Estados Unidos, un volumen que representa el 43% del mercado de exportación (Saúco, 2015). Particularmente, el mango Ataulfo es un árbol tropical que

siempre se mantiene verde, el cual pertenece al modelo de Scarrone. Su arquitectura se caracteriza por un tronco ortrópodo con crecimiento rítmico, formando pseudoverticilos de ramas ortrópodas y simpodiales por substitución, con inflorescencias terminales.

El crecimiento vegetativo del mango es rítmico y principalmente secuencial (Hallé et al., 1978). El crecimiento rítmico se forma como una sucesión de unidades de crecimiento separados por cicatrices de escamas de yemas y entrenudos cortos, que indican la yema en reposo. El crecimiento vegetativo, la floración y la fructificación del mango aparecen en todo el dosel, ya sea en sincronía o asincrónicamente (Ramírez y Davenport, 2010). Esto sugiere, que el desarrollo de los órganos está estrechamente relacionado con la temperatura y humedad del suelo (Dambreville et al., 2013). Se ha encontrado también que el desarrollo vegetativo y reproductivo del árbol está gobernado por factores endógenos y no solo por señales ambientales.

Dentro de las diversas labores agrícolas mecanizadas que requiere el mango, está la poda. En general la poda y la cosecha de los frutos de mango se realizan de forma manual (Santos-Hernández et al., 2012). Esta consiste en eliminar ramificaciones de una planta o de un árbol para lograr que su estructura sea más fuerte, y alcanzar mayor producción y calidad de los frutos. La arquitectura del árbol de mango

Ataulfo adulto requiere de varias etapas previas, donde el tamaño varía de etapa en etapa. Cuando el árbol es plántula, alcanza una altura promedio de 20 a 30 cm, a los 16 meses tienen una altura de 75 a 150 cm, a los 28 meses cuenta con la altura de 150 a 270 cm, mientras que un árbol maduro puede medir más de 25 m de altura (Figura 1). Durante este proceso, la arquitectura del árbol va cambiando gradualmente hasta convertirse en adulto y productivo.

De esta forma, los propósitos de la poda en el mango son: equilibrar la estructura del árbol, facilitar el manejo del raleo, aplicaciones fitosanitarias y cosecha, balance entre el crecimiento vegetativo y reproductivo, facilitar la entrada de luz y aire en el interior de la copa, reducir condiciones favorables para la incidencia de plagas y enfermedades, formar un árbol más productivo y producir fruta de mayor calidad (Malvicini y Gómez, 2011). Estas labores se dificultan por la excesiva altura que alcanzan los árboles que pueden ir de 5 a 20 m, o más. Las labores de cosecha cuando se realizan manualmente demandan del 40 al 50% del total de horas-hombre requeridas para llevar a cabo todas las labores del cultivo (Bouza-Miranda et al., 2007). En este sentido, controlar la altura y arquitectura de un árbol de dicho tamaño resulta un reto a alcanzar a mediano o largo plazo en los programas de mejoramiento genético en México.



Figura 1. Etapas del desarrollo arquitectónico del árbol de mango Ataulfo, desde joven hasta adulto: A) Altura de 0.9 m, B) Altura de 1.50 m, C) Altura de 2.50 m, D) Altura de 3.20 m, E) Altura de 4 m, F) Altura de 7.5 m, G) Altura de 12 m, H) Altura de 20 m.

5. Conclusión

Las mejoras genéticas de los rasgos arquitectónicos ofrecen enormes oportunidades para mejorar drásticamente la densidad de los cultivos, la productividad y, en última

instancia, la sostenibilidad y seguridad alimentaria. Por lo anterior, en la región Soconusco de Chiapas, México el mejoramiento genético de la arquitectura del mango variedad Ataulfo, es una oportunidad o reto que podría traer grandes

beneficios a los productores locales y nacionales, disminuyendo costos de producción y manejo del cultivo y haciéndolos más rentables de lo que actualmente son. Los estudios referentes a los elementos controladores de la arquitectura del árbol de mango como genes reguladores de la altura, de las ramificaciones, de la arquitectura de la inflorescencia y la raíz, son necesarios para iniciar a mediano o largo plazo un programa de mejoramiento, mismo que garantice una tecnología eficiente en la producción agrícola del país. Se sugiere que en particular los genes de altura/enanismo y ramificación sean estudiados prontamente con la mira en encontrar posibles pistas del control genético de la altura y ramificaciones del árbol de mango Ataulfo.

Agradecimientos

Los autores agradecen al CONACYT proyecto APN-2017-6427 por financiar los estudios y análisis de mango (*Mangifera indica* L.) en el Instituto de Biociencias de la Universidad Autónoma de Chiapas.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses

Referencias

- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. 2005. Plant science: Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309(5735): 741-745.
- Bai T, Zhu Y, Fernández-Fernández F, Keulemans J, Brown S, Xu K. 2012. Fine genetic mapping of the Co locus controlling columnar growth habit in apple. *Molecular Genetics and Genomics* 287(5): 437-450.
- Bommert P, Lunde C, Nardmann J, Vollbrecht E, Running M, Jackson D, Hake S, Werr W. 2005. Thick tassel dwarf1 encodes a putative maize ortholog of the Arabidopsis CLAVATA1 leucine-rich repeat receptor-like kinase. *Development* 132(6): 1235-1245.
- Boudon F, Persello S, Jestin A, Briand AS, Grechi I, Fernique P, Guédon Y, Léchaudel M, Lauri PÉ, Normand F. 2020. V-mango: a functional-structural model of mango tree growth, development and fruit production. *Annals of Botany*, 126(4): 745-763.
- Bouza-Miranda Y, Martínez-Rodríguez A, Mederos-Lastra D, Pérez-Barroso P. 2007. Determinación de propiedades físico-mecánicas de los frutos del Nim relacionadas con la cosecha mecanizada por vibración *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias* 16(3): 37-42.
- Cantín CM, Arús P, Eduardo I. 2018. Identification of a new allele of the Dw gene causing brachytic dwarfing in peach. *BMC Research Notes* 11(1): 1-5.
- Chuck G, Muszynski M, Kellogg E, Hake S, Schmidt RJ. 2002. The control of spikelet meristem identity by the branched silkless1 gene in maize. *Science* 298(5596): 1238-1241.
- Clark SE, Williams RW, Meyerowitz EM. 1997. The CLAVATA1 gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in arabidopsis. *Cell* 89(4): 575-585.
- Dai Y, Wang H, Li B, Huang J, Liu X, Zhou Y, Mou Z, Li J. 2006. Increased expression of MAP KINASE KINASE7 causes deficiency in polar auxin transport and leads to plant architectural abnormality in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 18(2): 308-320.
- Dambreville A, Lauri PÉ, Trottier C, Guédon Y, Normand F. 2013. Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany* 64(8): 2467-2480.
- Dardick C, Callahan A, Horn R, Ruiz KB, Zhebentyayeva T, Hollender C, Whitaker M, Abbott A, Scorza R. 2013. PpeTAC1 promotes the horizontal growth of branches in peach trees and is a member of a functionally conserved gene family found in diverse plants species. *Plant Journal* 75(4): 618-630.
- Dejong TM, Da Silva D, Vos J, Escobar-Gutiérrez AJ. 2011. Using functional structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology. *Annals of Botany* 108(6): 987-989.
- Geng D, Chen P, Shen X, Zhang Y, Li X, Jiang L, Xie Y, Niu C, Zhang J, Huang X, Ma F, Guan Q. 2018. MDMYB88 and MDMYB124 enhance drought tolerance by modulating root vessels and cell walls in apple. *Plant Physiology* 178(3): 1296-1309.
- Gomi K, Sasaki A, Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. 2004. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of SLR1 in rice. *Plant Journal* 37(4): 626-634.
- Greb T, Clarenz O, Schäfer E, Müller D, Herrero R, Schmitz G, Theres K. 2003. Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. *Genes and Development* 17(9): 1175-1187.
- Guseman JM, Webb K, Srinivasan C, Dardick C. 2017. DRO1 influences root system architecture in *Arabidopsis* and *Prunus* species. *Plant Journal* 89(6): 1093-1105.
- Hallé F, Oldeman RA., Tomlinson PB. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag. 445p.
- Henricus-Franciscus MV. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 71: 45-57.
- Hill JL, Hollender CA. 2019. Branching out: new insights into the genetic regulation of shoot architecture in trees. *Current Opinion in Plant Biology* 47: 73-80.
- Hollender CA, Dardick C. 2015. Molecular basis of angiosperm tree architecture. *New Phytologist* 206(2): 541-556.
- Hollender CA, Hadiarto T, Srinivasan C, Scorza R, Dardick C. 2016. A brachytic dwarfism trait (*dw*) in peach trees is caused by a nonsense mutation within the gibberellic acid receptor *PpeGID1c*. *New Phytologist* 210(1): 227-239.
- Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Umemura K, Uozu S, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. 2003. A rice brassinosteroid-deficient mutant, *ebisu dwarf* (*d2*), is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450. *Plant Cell* 15(12): 2900-2910.
- Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, Kitano H, Koshioka M, Futsuhara Y, Matsuoka M, Yamaguchi J. 2001. Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the SLR1 gene, an ortholog of the height-regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8*. *Plant Cell* 13(5): 999-

- 1010.
- Jeong S, Trotochaud AE, Clark SE. 1999. The *Arabidopsis* CLAVATA2 gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the CLAVATA1 receptor-like kinase. *Plant Cell* 11(10): 1925-1933.
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B. 2006. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annual Review of Plant Biology* 57: 19-53.
- Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, Satake Y, Furutani I, Okamoto H, Shimamoto K, Kyojuka J. 2003a. LAX and SPA: Major regulators of shoot branching in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(20): 11765-11770.
- Komatsu M, Chujo A, Nagato Y, Shimamoto K, Kyojuka J. 2003b. Frizzy panicle is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets. *Development* 130(16): 3841-3850.
- Li X, Qian Q, Fu Z, Wang Y, Xiong G, Zeng D, Wang X, Liu X, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J. 2003. Control of tillering in rice. *Nature* 422(6932): 618-621.
- Liu Z, Cheng Q, Sun Y, Dai H, Song G, Guo Z, Qu X, Jiang D, Liu C, Wang W, Yang D. 2015. A SNP in OsMCA1 responding for a plant architecture defect by deactivation of bioactive GA in rice. *Plant Molecular Biology* 87(1-2): 17-30.
- Luo A, Qian Q, Yin H, Liu X, Yin C, Lan Y, Tang J, Tang Z, Cao S, Wang X, Xia K, Fu X, Luo D, Chu C. 2006. EUI1, encoding a putative cytochrome P450 monooxygenase, regulates internode elongation by modulating gibberellin responses in rice. *Plant and Cell Physiology* 47(2): 181-191.
- Malvicini G, Gómez L. 2011. Nociones sobre la poda de árboles frutales caducifolios. *Cultura Científica* 9: 90-98.
- McSteen P, Leyser O. 2005. Shoot branching. *Annual Review of Plant Biology* 56: 353-374.
- Menzel CM, Le Lagadec MD. 2014. Increasing the productivity of avocado orchards using high-density plantings: A review. *Scientia Horticulturae* 177: 21-36.
- Migault V, Pallas B, Costes E. 2017. Combining genome-wide information with a functional structural plant model to simulate 1-year-old apple tree architecture. *Frontiers in Plant Science* 7: 1-14.
- Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, Suzuki J, Masuda H, Maehara Y, Tanji M, Sato M, Nasu S, Minobe Y. 2002. Positional cloning of rice semidwarfing gene, sd-1: Rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Research* 9(1): 11-17.
- Otsuga D, DeGuzman B, Prigge MJ, Drews GN, Clark SE. 2001. REVOLUTA regulates meristem initiation at lateral positions. *Plant Journal* 25(2): 223-236.
- Peng J, Carol P, Richards DE, King KE, Cowling RJ, Murphy GP, Harberd NP. 1997. The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes and Development* 11(23): 3194-3205.
- Peng J, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM, Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape JW, Gale MD, Harberd NP. 1999. "Green revolution" genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400(6741): 256-261.
- Perez RPA, Pallas B, Le Moguédec G, Rey H, Griffon S, Caliman JP, Costes E, Dauzat J. 2016. Integrating mixed-effect models into an architectural plant model to simulate inter- and intra-progeny variability: a case study on oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Journal of Experimental Botany*, 67(15): 4507-4521.
- Petersen R, Krost C. 2013. Tracing a key player in the regulation of plant architecture: The columnar growth habit of apple trees (*Malus × domestica*). *Planta* 238: 1-22.
- Poncet V, Lamy F, Enjalbert J, Joly H, Sarr A, Robert T. 1998. Genetic analysis of the domestication syndrome in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae): Inheritance of the major characters. *Heredity* 81(6): 648-658.
- Ramírez F, Davenport TL. 2010. Mango (*Mangifera indica* L.) flowering physiology. *Scientia Horticulturae* 126(2): 65-72.
- Reinhardt D, Kuhlemeier C. 2002. Plant architecture definition. *EMBO Journal* 3(9): 846-851.
- Santos-Hernández AM, Cruz-Meza P, Romantchik-Kriuchkova E, Hahn-Schlam FF. 2012. Dispositivo para la cosecha mecanizada del mango Ataulfo (*Mangifera indica*). *Ingeniería Agrícola y Biosistemas* 4(2): 43-53.
- Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Kobayashi M, Khush GS, Kitano H, Matsuoka M. 2002. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature* 416(6882): 701-702.
- Saúco VG. 2015. Current situation and future prospects of worldwide mango production and market. *Acta Horticulturae* 1066: 69-84.
- Schmitz G, Tillmann E, Carriero F, Fiore C, Cellini F, Theres K. 2002. The tomato Blind gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(2): 1064-1069.
- Schumacher K, Schmitt T, Rossberg M, Schmitz G, Theres K. 1999. The Lateral suppressor (Ls) gene of tomato encodes a new member of the VHID protein family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96(1): 290-295.
- Spielmeier W, Ellis MH, Chandler PM. 2002. Semidwarf (sd-1), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(13): 9043-9048.
- Suzaki T, Sato M, Ashikari M, Miyoshi M, Nagato Y, Hirano HY. 2004. The gene FLORAL ORGAN NUMBER1 regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1. *Development* 131(22): 5649-5657.
- Taguchi-Shiobara F, Yuan Z, Hake S, Jackson D. 2001. The fasciated ear2 gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize. *Genes and Development* 15(20): 2755-2766.
- Tanabe S, Ashikari M, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Yano M, Yoshimura A, Kitano H, Matsuoka M, Fujisawa Y, Kato H, Iwasaki Y. 2005. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, dwarf11, with reduced seed length. *Plant Cell* 17(3): 776-790.
- Tantikanjana T, Yong JWH, Letham DS, Griffith M, Hussain M, Ljung K, Sandberg G, Sundaresan V. 2001. Control of axillary bud initiation and shoot architecture in *Arabidopsis* through the SUPERSHOOT gene. *Genes and Development*, 15(12): 1577-1588.
- Tian YK, Wang CH, Zhang JS, James C, Dai HY. 2005. Mapping Co, a gene controlling the columnar phenotype of apple, with molecular markers. *Euphytica* 145(1-2): 181-188.
- Torii KU, Mitsukawa N, Oosumi T, Matsuura Y, Yokoyama R, Whittier RF, Komeda Y. 1996. The *Arabidopsis* ERECTA

- gene encodes a putative receptor protein kinase with extracellular leucine-rich repeats. *Plant Cell* 8(4): 735-746.
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, Chow TY, Hsing YIC, Kitano H, Yamaguchi I, Matsuoka M. 2005. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature* 437(7059): 693-698.
- Vázquez-Valdivia V, Pérez-Barraza MH, Osuna-García JA, Urías-López MA. 2009. Intensidad de poda sobre el vigor, producción y peso del fruto, del mango 'Ataulfo'. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15(2): 127-132.
- Van Der Woude LC, Perrella G, Snoek BL, Van Hoogdalem M, Novák O, Van Verk MC, Van Kooten HN, Zorn LE, Tonckens R, Dongus JA, Praat M, Stouten EA, Proveniers MCG, Vellutini E, Patitaki E, Shapulatov U, Kohlen W, Balasubramanian S, Ljung K, van der Krol AR, Smeeckens S, Kaiserli E, Van Zanten M. 2019. HISTONE DEACETYLASE 9 stimulates auxin-dependent thermomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana* by mediating H2A.Z depletion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(50): 25343-25354.
- Waite JM, Dardick C. 2021. The roles of the IGT gene family in plant architecture: past, present, and future. *Current Opinion in Plant Biology* 59: 101983
- Wang L, Cai W, Du C, Fu Y, Xie X, Zhu Y. 2018a. The isolation of the IGT family genes in *Malus × domestica* and their expressions in four idio-type apple cultivars. *Tree Genetics and Genomes* 14(4): 1-11.
- Wang M, White N, Grimm V, Hofman H, Doley D, Thorp G, Cribb B, Wherritt E, Han L, Wilkie J, Hanan J. 2018b. Pattern-oriented modelling as a novel way to verify and validate functional-structural plant models: A demonstration with the annual growth module of avocado. *Annals of Botany* 121(5): 941-959.
- Wang Y, Li J. 2006. Genes controlling plant architecture. *Current Opinion in Biotechnology* 17(2): 123-129.
- Wang Y, Li J. 2008. Molecular basis of plant architecture. *Annual Review of Plant Biology* 59: 253-279.
- Wu J, Wang B, Xin X, Ren D. 2017. Protein kinases in shaping plant architecture. *Current Protein & Peptide Science* 19(4): 390-400.
- Xie Y, Chen P, Yan Y, Bao C, Li X, Wang L, Shen X, Li H, Liu X, Niu C, Zhu C, Fang N, Shao Y, Zhao T, Yu J, Zhu J, Xu L, van Nocker S, Ma F, Guan Q. 2018. An atypical R2R3 MYB transcription factor increases cold hardiness by CBF-dependent and CBF-independent pathways in apple. *New Phytologist* 218(1): 201-218.
- Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, Noguchi T, Fujioka S, Takatsuto S, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. 2000. Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint. *Plant Cell* 12(9): 1591-1605.
- You CX, Zhao Q, Wang XF, Xie XB, Feng XM, Zhao LL, Shu HR, Hao YJ. 2014. A dsRNA-binding protein MdDRB1 associated with miRNA biogenesis modifies adventitious rooting and tree architecture in apple. *Plant Biotechnology Journal* 12(2): 183-192.
- Yu Y, Fu J, Xu Y, Zhang J, Ren F, Zhao H, Tian S, Guo W, Tu X, Zhao J, Jiang D, Zhao J, Wu W, Wang G, Ma R, Jiang Q, Wei J, Xie H. 2018. Genome re-sequencing reveals the evolutionary history of peach fruit edibility. *Nature Communications* 9(1): 5404.
- Zhong-Feng L, Guo Y, Ou L, Hong H, Wang J, Zhang-Xiong L, Guo B, Zhang L, Qiu L. 2018. Identification of the dwarf gene *GmDW1* in soybean (*Glycine max* L.) by combining mapping-by-sequencing and linkage analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 131: 1001-1016.