

Factores importantes como base para el mejoramiento genético en el cultivo de la piña (*Ananas comosus* var. *comosus*)

Andrés Zúñiga Orozco¹, Ayerin Carrodegua Gonzalez²

1. Docente e Investigador. Carrera Ingeniería Agronómica. Universidad Estatal a Distancia (UNED). San José, Costa Rica, azunigao@uned.ac.cr
2. Investigadora. Instituto de Investigaciones Hortícolas Lilliana Dimitrova. Mayabeque. Cuba, genetica2@lilliana.co.cu

Recibido: 18 de junio de 2020 Aceptado: 22 de octubre de 2020

RESUMEN

El cultivo de la piña (*Ananas comosus* L. var. *comosus*) es una fuente económica y de empleo importante en países tropicales y africanos. A pesar de los esfuerzos que se han realizado por parte de centros de investigación el número de variedades que se han producido e implementado en los últimos 100 años no ha generado gran variabilidad de nuevos materiales genéticos; en la mayoría de los casos se han restringido a evaluaciones de germoplasma, uso local y no han generado variedades que se puedan adaptar a otras condiciones agroecológicas. En la siguiente revisión se realiza una investigación de aspectos biológicos, genéticos y moleculares por contemplar para llevar a cabo un proyecto de mejoramiento genético en piña, con el fin de mejorar procesos y alcanzar los objetivos de mejora en un tiempo más reducido.

Palabras clave: fitomejoramiento, piña, selección, cruzamiento, cultivo.

ABSTRACT

The cultivation of pineapple (*Ananas comosus* L. var. *comosus*) is an important economic and employment source in tropical and African countries. Despite the efforts made by research centers, the number of varieties that have been produced and implemented in the last 100 years has not generated great variability in new genetic materials; in most cases they have been restricted to germplasm evaluations, local use and have not generated varieties that can be adapted to other agroecological conditions. In the following review, an investigation of biological, genetic and molecular aspects is carried out to be considered in order to carry out a genetic improvement project in pineapple, in order to improve processes and achieve the improvement objectives in a shorter time.

Key words: plant breeding, pineapple, selection, crossing, cultivation.

Introducción

Con cerca de 200 especies conocidas, distribuidas en 50 géneros, la piña (*Ananas comosus* L.) pertenece a la familia Bromeliaceae (Jiménez, 1996) es la segunda fruta tropical más consumida en el mundo. De acuerdo con cifras de la FAO, para el año 2014 la producción de este fruto representaría en el mundo el 23% de la fruta tropical cosechada (Superintendencia Industria y Comercio, 2015). La piña es originaria de América del Sur, del centro y sureste de Brasil, así como del noreste de Argentina y Paraguay. Ha sido seleccionada, desarrollada y domesticada durante muchos siglos de cultivo. En la actualidad los frutos de piña y sus derivados tienen gran importancia económica en las regiones tropicales y subtropicales del mundo. Además de su popular consumo como fruta fresca, también se

utiliza para la producción de etanol, bromelina, fibras, fármacos y para la alimentación animal (Nuñez 2011, Crestani *et al.*, 2010 y Santana *et al.*, 2013).

Los métodos de mejoramiento genético de los cultivos parecen haber adquirido recientemente un carácter de novedad, sin embargo, los registros históricos demuestran que el mejoramiento se practicó desde que el hombre comenzó a seleccionar las mejores plantas en los cultivos. Actualmente, el mejoramiento genético de las plantas se basa en una completa comprensión y aplicación de los principios de la genética., así como también exige el conocimiento de las enfermedades de las plantas y su epidemiología y los factores que afectan su adaptación (Borém, Condori y Miranda 2008). Adicionalmente, requiere mucha constancia y observación para lograr un correcto análisis los datos.

Teniendo en cuenta la importancia de implementar una estrategia para el mejoramiento genético del cultivo en cuestión, se realizará una revisión sobre las bases genéticas y factores involucrados en la especie *Ananas comosus* var. *comosus* y se discutirán posibles estrategias que permitan el desarrollo de nuevos cultivares.

Germoplasma de piña, un recurso invaluable con matices de erosión genética: actualmente, la poca diversidad genética de la piña ha afectado su producción y se ha convertido en un desincentivo para los entes de financiamiento. La erosión genética del género *Ananas* se debe a la sustitución de cultivares nativos por cultivares mejorados y a la acelerada tala de vegetación que ocurre en las regiones consideradas como centros de diversidad. La utilización de pocos cultivares es considerado un problema a ser resuelto por medio de mejoramiento genético (Cabral *et al.*, 1997), pero para desarrollar esta actividad, según Delgado y Arango (2015), es prioritario ampliar su base genética. Esto se podría conseguir mediante la evaluación de diferentes recursos genéticos nativos con el fin de identificar caracteres potencialmente útiles para el mejoramiento (Coppens d'Eeckenbrugge, 1996).

Se han realizado importantes esfuerzos en investigación para la mejora genética de este cultivo, a pesar de que muchos de ellos no han ofrecido resultados concretos. Por ejemplo, durante el período 1935-1972, fue realizado un estudio por el Pineapple Research Institute (PRI) de Hawái, en el cual crearon y evaluaron más de 100 000 híbridos de piña (Williams y Flesh, 1993 y Collins, 1960). A pesar de que obtuvieron variedades resistentes a *Phytophthora* sp., con altos grados brix, sabores de pulpa novedosos y muchos otros caracteres de importancia agronómica, siempre fueron rechazados por algún carácter no deseado en comparación con la variedad comercial Cayena, además se hizo poco uso de la estabilización de líneas puras. Lo anterior lamentablemente revela como la aproximación y abordaje de los programas de mejoramiento durante el último siglo no han brindado los resultados esperados para esta especie.

Para comenzar un programa de mejoramiento genético, un factor clave es la disposición de un banco de germoplasma debidamente caracterizado, ya sea a nivel morfológico o molecular, para evaluar su diversidad genética y así definir la estrategia a adoptar en un programa de cría o mejoramiento (Delgado y Arango 1995; Vieira *et al.*, 2013). Se han realizado estudios de caracterización de germoplasma de piña en Cuba por Isidró *et al.* (2003) y Colombia (Delgado-Huertas y Arango Wiesner 2015), así como en Brasil por el EMBRAPA (Empresa Brasileña de Investigación

Agropecuaria) y en el CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) de Francia. Para la caracterización y evaluación de genotipos se genera un conjunto de datos de diferentes categorías (cualitativas y cuantitativas), los cuales deben manejarse adecuadamente, ya que de lo contrario puede ser un factor que dificulte el análisis e interpretación de los resultados. Debido a lo anterior, es de mucha importancia que los valores obtenidos sean organizados dentro de un coeficiente que mida la distancia entre ellos (Vidor *et al.*, 2015). En este sentido, el algoritmo propuesto por el coeficiente de Gower es muy útil para identificar la similitud entre las diferentes accesiones (Cruz, Ferreira y Pessoni, 2011). Los diferentes genotipos se encuentran en los recursos fitogenéticos ya sea institucionales o privados, debido a que, en condiciones naturales, como se explicó anteriormente, han sido sumamente afectados. Algunos autores han propuesto una metodología para evaluar germoplasma en piña (Delgado-Huertas y Arango-Wiesner, 2015)

Sistema Reproductivo “anti-incesto”: en la piña conviven dos tipos de reproducción bien definidos, sexual (en este caso alógama) y asexual. Para producción comercial, la propagación es meramente asexual, se usa la selección de corona del fruto, los hijos y los brotes vegetativos que la misma planta produce. Con el fin de depurar y conservar la pureza genética de las variedades utilizadas, es necesario desechar todo el material propagativo procedente de plantas enfermas y con malformaciones de origen genético como: corona múltiple; hojas muy espinosas, cintura y cuello. La uniformidad genética, sanitaria y del peso del material de propagación, es uno de los factores que sostiene la productividad en las plantaciones de piña (Superintendencia Industria y Comercio, 2015 y Jiménez, 1996).

Por otra parte, la reproducción sexual en este cultivo se usa para la hibridación intravarietal, la cual genera variabilidad genética debido a la heterocigosis y posibilidad de usar el vigor híbrido de sus parentales, así como también permite desarrollar líneas puras en uno o varios caracteres de interés económico (Delgado y Arango, 1995). El tipo de reproducción sexual que ocurre en piña se conoce como alogamia, la cual consiste en la polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes. Este tipo de reproducción favorece la generación constante de variabilidad genética en las poblaciones. Existen mecanismos que favorecen la polinización cruzada en plantas, tales como la autoincompatibilidad, heterostilia, hercogamia y dioecia (Delgado y Arango, 1995; Coppens D’eeckenbrugge y Duval, 1995). La contribución de mutaciones somáticas puede parecer importante para algún carácter económico, pero es despreciable en comparación con los efectos de recombinación resultantes de la reproducción sexual, sin embargo, ésta última está limitada por la autoincompatibilidad, por lo que el mejorador debe lidiar con este efecto y a su vez, buscar estrategias para superar esta dificultad.

Sistema de autoincompatibilidad: se ha comprobado que la incompatibilidad en piña es del tipo gametofítico, es decir, depende de la constitución genética del gametofito. En otras palabras, ocurre una inhibición del tubo polínico después de la fecundación según el alelo presente en el polen tal y como se muestra en la figura 1. Esto se debe a que el genotipo del grano de polen coincide en un alelo con el genotipo del estilo (Coppens d’Eeckenbrugge *et al.* 1997, Cabral *et al.* 2000).

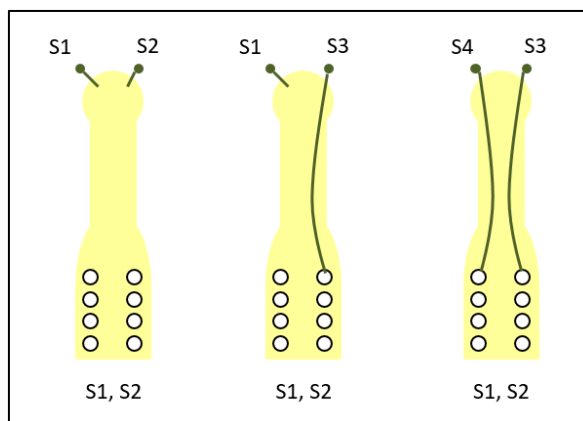


Figura 1. Sistema de incompatibilidad gametofítica en piña (*A.comosus* var. *comosus*). S= alelo. Fuente: Elaboración propia.

Este sistema promueve la polinización cruzada, y provoca una mezcla muy heterogénea de genes en la descendencia, la cual es aprovechada para adaptarse a diferentes condiciones bióticas y abióticas. Por estas razones este mecanismo asegura más la sobrevivencia de la especie que los mecanismos autógamos, ante posibles cambios en las condiciones ambientales. Sin embargo, en la familia Bromeliaceae, se han encontrado mutantes, como es el caso de *Cayena lisa*, que son capaces de producir semillas por autofecundación. Otro ejemplo es *Pseudananas sagenarius* una especie autofértil (Collins, 1960). Existe una alta compatibilidad intraespecífica e interespecífica, lo que posibilita la hibridación y el cruce entre diferentes cultivares. La semilla proveniente de cruces, en la mayoría de casos es perfectamente viable, se reporta un periodo de latencia de 6 meses, pero incluso en condiciones de conservación óptima se ha registrado germinación hasta después de 2 años (Loison-Cabot, 1992).

Morfología y citología floral: para la reproducción sexual y mejoramiento genético es necesario conocer la morfología de la flor, la cual se mantiene constante en el género *Ananas*, aunque se observan variaciones en el tamaño de la inflorescencia y en las partes florales, como el número de óvulos (Coppens d'Eckenbrugge y Duval 1995). Después de la polinización, la flor sufre transformaciones para dar lugar al fruto. Como resultado de dichas transformaciones, la flor se convierte en un escudete octogonal de cubierta dura, formada por la fusión del ápice de la bráctea y los tres sépalos, que formará la dura piel cerúlea y espinosa del fruto (Polanco, 2017).

Polinizadores: se ha reportado como polinizadores naturales algunos grupos de insectos como himenópteros, dípteros, lepidópteros como *Colias alfacariensis* y algunos coleópteros como *Asclera ruficolis*. Además, aves como los colibríes, e incluso algunos mamíferos como murciélagos y algunos pocos casos monos y ratones. Adicionalmente, se pueden mencionar polinizadores naturales abióticos como el agua y el viento.

Ploidía: *A. comosus* se ha reportado como una especie diploide ($2n$) con 50 cromosomas (Collins y Kerns 1931, Marchant 1967, Collins 1960). Están reportados en la naturaleza triploides y tetraploides, estos últimos como es esperable en otras especies vegetales, son plantas con órganos más grandes y

de crecimiento más lento que los 2n. Recientemente también se reporta un tamaño estimado de 2,470 cM en longitud de genoma (Carlier et al., 2012)

Fertilidad reproductiva: En general, la producción de semillas es baja, a excepción de algunos casos, donde la habilidad combinatoria específica permite alguna combinación entre parentales que produzca gran cantidad de semilla. En el estudio de Coppens d'Eckenbrugge *et al.* (1993) se determinó que la fertilidad fue baja en las variedades Cayena, Española Roja, Queen, Singapore Spanish y Perola. En estos casos menos del 5% de los óvulos producían semilla en condiciones de alopolinización libre, lo cual corresponde a menos de 2 semillas por flor. Las variedades del grupo Mordiona (Perolera, Rondon y Primavera) fueron medianamente fértiles con 2-5 semillas por flor, lo que corresponde a 4-11% de fertilidad relativa. Las especies silvestres fueron las más fértiles, con una fertilidad relativa para *A. nanus* de 6% y de 35-45% para *A. ananassoides*, *A. paraguayensis* y *A. bracteatus*. En *A. comosus* la baja fertilidad se ve compensada por una gran cantidad de flores por inflorescencia por lo que hay oportunidad para hacer mejoramiento convencional sin restricción por número de flores y cantidad de semilla, pero se debe hacer una buena cantidad de polinizaciones (más de 30 polinizaciones por cruce). También se debe tener en cuenta que la mayor cantidad de semillas se obtiene en los estratos bajos de la inflorescencia. Incluso cuando un parental es muy valioso y se quiere emplear para hacer varios cruces, se puede usar la mitad de la inflorescencia por los lados opuestos de una cara y de esta manera aprovechar un fruto para dos parentales.

Genética y variedades comerciales: La variedad más importante para exportación es MD-2, debido a que posee un sabor y textura agradable. Esta variedad fue promovida en Costa Rica, pero fue desarrollada en Hawaii por el Pineapple Research Institute (PRI). Existen otras variedades importantes en el mundo tales como la Cayena Lisa conocida como hawaiana, la cual es apta para procesamiento y consumo fresco. Cayena lisa es la segunda variedad de exportación, sin embargo, es cada vez más desplazada por MD-2. A partir de la selección de Cayena Lisa surgió Champaka F-153 en la India y fue evaluada en Hawaii. Se conocen otras variedades que se cultivan en otras latitudes tales como: española roja, Mauritius, PR-1-67, Cabezona, Pernambuco, Montufar, Abacaxi, Ripley, James Queen, Queen, Spanish Jewel, Sugar Loaf, Singapore Spanish, Masmerah, Monte Lirio (proveniente de Centroamérica), Perolera, Barón de Rothschild, Brecheche, Burmanguesa, Maipure y Rondon (Muravi *et al.*, 2018; Isidró, 2003, Isidró et al., 2003, Castiñeira et al., 2000, Mazani y Segovia, 2001, Duval et al., 1997)

Características dominantes y recesivas de la piña: de acuerdo con Delgado y Arango (2013), una de las características más notables que permite la diferenciación de variedades en *Ananas* es la distribución de espinas en hojas. Collins y Kerns (1946) determinaron que las espinas son un carácter cualitativo gobernado por dos genes de herencia sencilla, “s” y “p”. Para el caso de la Cayena donde el fenotipo es semiespinoso y otros cultivares sin espinas, el alelo presente es “S”; mientras que las variedades con el alelo “s” en su condición homocigota recesivo, presentan espinas a lo largo de todo el borde. Del grupo de las especies menos evolucionadas encontramos las que poseen más espinas, entre ellas la Ornamental común, Roja y la Mayanez. Del grupo de distribución regular donde las espinas se encuentran sólo atrás de la punta y cerca de la base (semiespinoso) se encuentran la Clavo, MD-2 y Cayena Lisa, las cuales además fueron mejoradas genéticamente por métodos convencionales. Por último, se encuentra el grupo constituido por las especies que no tienen espinas

en los márgenes como la Perolera y Mitú. Según Delgado y Arango (2013), al analizar cuatro genotipos de piña, se comprobó que el carácter forma del fruto redonda es dominante sobre otros como la forma cilíndrica. Además, se logró demostrar que la especie Mitú es capaz de donar genes para menor cantidad de espinas, la Cayena Lisa tiene el potencial de heredar genotipos aprovechables para el mejoramiento del tamaño del fruto, mientras la MD-2 junto a la Mayanez fueron los mejores genotipos para aumentar grados Brix. Adicionalmente, el híbrido MD-2 presentó un pedúnculo más corto con 21.1 cm, una diferencia muy significativa con respecto a los otros tres genotipos. Se ha encontrado también que la resistencia a *Fusarium subglutinans* y el color rojo de las hojas son caracteres dominantes de herencia cualitativa sencilla de un solo gen (Cabral *et al.*, 1997). Dicho color de las hojas es dominante ante el color verde y es muy probable que esto determine también el color del fruto. En el caso de iniciar proyectos enfocados en piña de cáscara roja, se aclara que lo anterior está en función de los parentales usados inicialmente, dado que, dependiendo de las variedades usadas los resultados pueden o no cambiar.

Estrategia de cruzamiento y selección: tradicionalmente, algunas de las estrategias de mejoramiento que se han utilizado en piña se han basado en la selección clonal y en métodos de recombinación sexual para la obtención de híbridos. En la selección clonal se utilizan diferentes procesos, entre los que se destacan: depuración de plantas defectuosas en campo, selección y multiplicación de plantas élite y prueba de clones resultantes con selección final sobre varios ciclos de cultivo (Superintendencia Industria y Comercio, 2015). A pesar de lo anterior, la estrategia más efectiva es el uso de la reproducción sexual para generar variabilidad y a partir de ahí comenzar con genotipos variables. No se podría decir que exista una estrategia de cruzamiento ideal o una receta establecida; usualmente en los cultivos, las estrategias se trazan en función de los objetivos, la heredabilidad de los caracteres, los recursos, la especie vegetal, los mecanismos de reproducción y el resultado de las progenies. Sin embargo, hay ciertos criterios prácticos que se pueden seguir para tomar las decisiones correctas al momento de abordar el cruzamiento y selección, como por ejemplo el contar con una amplia colección de germoplasma, realizar evaluaciones de cada accesión previo a utilizarlos como parentales, realizar cruzamientos en la mayor cantidad de parentales posible para aprovechar oportunidad de floración, organizar bloques de cruzamiento y contemplar todas las tecnologías actuales disponibles y accesibles que nos colaboren para modificar la expresión de los fenotipos en un menor tiempo.

Usualmente al iniciar un programa de mejora, se necesita contar con un banco de germoplasma caracterizado para no tener que comenzar a generarlo mediante cruzamientos, sin embargo, se puede realizar, solo que toma mucho tiempo. Para generar ese banco de germoplasma se pueden hacer fácilmente polinizaciones entre diferentes especies del mismo género (interespecíficas) e incluso en algunos casos se han realizado entre géneros (intergenéricos), éstas últimas no son tan exitosas si la ploidía es muy diferente entre ellas. Sin embargo, se han registrado casos en los cuales se han llegado a obtener unas pocas semillas con caracteres bastante interesantes para el mercado de la piña ornamental propagado clonalmente. García y Serrano (2005) reportan híbridos interespecíficos entre *A. comosus* x *A. bracteatus*, que son el resultado de primeros esfuerzos por mejorar caracteres, por otra parte, algunos de los híbridos F1 que se han logrado obtener, se han logrado al cruzar Primavera x Perola, Cayena x Perola, Cayena x Sao Bento y Champaka x MD-2. Benega *et al.* (1997) reportan híbridos F1 intraespecíficos de *A. comosus* entre los cultivares Cayenna Lisa y Española Roja.

Posteriormente para el proceso de fijar caracteres en generaciones segregantes, es necesario crear líneas endogámicas o puras para poder cambiar la frecuencia alélica y expresar los fenotipos deseados, es un proceso muy lento puesto que, el ciclo de producción de ésta especie puede extenderse desde semilla a fruta por alrededor de 2.5-3 años. Un error muy comúnmente que se comete es creer que, al tener parentales con los caracteres deseados éstos van a ser heredados en la progenie siguiente, sin embargo, esto rara vez ocurre, ya que, lo usual es que se produzcan nuevas segregaciones en cada carácter al estar en su condición heterocigota. Hay que entender a los caracteres como un cubo de “Rubik”, una vez que se alcanza una cara de un color es muy posible que las otras caras se desordenen. En el mundo de la genética la idea anterior se manifiesta cuando otro carácter muestra otro fenotipo no deseado.

La única forma de obtener todos los caracteres deseados mediante cruces sería que estos estuviesen ligados con una correlación altamente positiva, así cuando se mueve un carácter hacia un fenotipo deseado agrónomicamente el resto de caracteres también lo harían. En genética de poblaciones esto se conoce como selección por arrastre o “hitchhiking” por su nombre en inglés, sin embargo, en la realidad éste fenómeno rara vez ocurre en caracteres de interés, especialmente en piña donde la mayoría de caracteres son cuantitativos. Todo lo anterior sugiere que el proceso de creación de líneas puras debe ser cuantificado y descrito, ya que, en ocasiones solamente se toman notas de campo y se olvida analizar los datos para observar las tendencias. Además, no se debe descartar la biotecnología para la obtención de líneas puras.

Un factor a tomar en cuenta en este cultivo es la presencia de la depresión endogámica. En otros cultivos no relacionados con piña, se puede citar una disminución en la producción de semilla y un efecto muy marcado en el vigor de las plantas (Redmond y Stout 2018, Bertan *et al.* 2009, Maeda *et al.* 2005, Cabral *et al.*, 2000), caso de *Caladium* x *bicolor*, *Impatiens walleriana*, *Zea mays*, incluso en animales se observa la pérdida de la aptitud combinatoria. En plantas alógamas como es el caso de la piña, el efecto de la endogamia generalmente es mayor que en autógamias puesto que evolutivamente no están acostumbradas a fertilizarse con su propio polen o polen de plantas muy emparentadas. Al ser plantas alógamas presentan un alto grado de rechazo a la homocigosis lo cual está reportado por Coppens D’eeckenbrugge y Duval (1995), sin embargo, tiene una pequeña oportunidad de tener éxito en conseguir semilla autopolinizada (Cabral *et al.*, 2003, Collins, 1960). Ésta semilla, se puede usar hasta la F2 de inbreeding, puesto que después, tanto el vigor de las plantas como la cantidad de semilla se reducen drásticamente, lo cual hace que se detenga el proyecto y comúnmente se conoce como callejón sin salida o “dead end”. En este punto es más recomendable iniciar los cruces con plantas hermanas o retrocruces, una vez seleccionadas las mejores en la F1 hasta conseguir líneas puras para los caracteres de interés. Es importante recalcar que al utilizar esta estrategia algunos caracteres se pueden ver afectados negativamente como se mencionó anteriormente, sin embargo, es más manejable y brinda como máximo 2 generaciones de inbreeding dependiendo de cada progenie resultante.

Por otro lado, una estrategia no muy utilizada a pesar de que puede ser efectiva, es el uso de la polinización masal, ésta estrategia tiene como ventaja que es fácil, barata, requiere poco espacio y puede uniformar caracteres hacia homocigosis rápidamente, también puede ser usada en cruces iniciales para obtener variabilidad. Tiene como desventaja que los caracteres con baja heredabilidad

son difíciles de fijar, también al no ser tan específico, produce que se fijen alelos tanto deseables como indeseables en cada carácter y además no se le puede dar trazabilidad al parental que genera buenos fenotipos. Pese a las desventajas ya mencionadas podría ser una buena estrategia de polinización en caso de que se quiera fijar un carácter rápidamente, por ejemplo, un color de cáscara, un pedúnculo corto, un pedúnculo grueso, un mejor porcentaje de germinación para las progenies, un contenido de brix alto, entre otros. Puede usarse especialmente en caracteres de herencia sencilla como los cualitativos mencionados en la sección de caracteres dominantes y recesivos, y, además, siempre y cuando la heredabilidad del carácter sea alta.

Finalmente, los retrocruces han sido muy utilizados en piña con la creencia de que el carácter o caracteres que se quieren ingresar en la variedad comercial se van a ver manifestados en la F1, incluso se comete el error de seguir retrocruzando hasta generaciones posteriores sin éxito. Lo anterior se debe a que no se hace un estudio para averiguar la herencia del carácter objetivo previamente, así como su posterior homocigosis, dando como resultado las acostumbradas segregaciones “espontáneas”, sin embargo, este efecto es causado por el investigador. Así pues, el retrocruce es una herramienta muy efectiva, pero se aclara que no debe ser utilizada sin conocer la genética de los caracteres en estudio y el grado de homocigosis. Para solventar esta situación se recomienda hacer algunos “test crosses” o cruces de prueba entre líneas puras para observar la expresión fenotípica y la herencia.

Marcadores moleculares como herramientas para mejora del proceso de mejoramiento: en el campo de la biotecnología, cada día se abren nuevas posibilidades, iniciando con la caracterización de germoplasma a nivel del genoma, el cual fue secuenciado por Myng *et al.* (2015) en las variedades F153 y MD-2, encontrando 27024 genes. También para la caracterización de germoplasma de piña y observación de variabilidad de caracteres, se han utilizado marcadores morfológicos, bioquímicos y moleculares. Con marcadores ISSR, Aradhya *et al.* (1994) realizaron un estudio en un banco de germoplasma de Hawaii e identificaron 3 clusters mayoritarios en 15 accesiones basados en su variabilidad. Los marcadores moleculares, ya sean dominantes o codominantes, son los más recomendados por el alto grado de polimorfismo que permiten detectar, además permiten identificar genes relacionados a caracteres de interés biológico y agronómico (Hayden *et al.* 2010). Usando marcadores AFLP, Kato *et al.* (2005) caracterizaron 148 accesiones de *A. comosus* mantenidas en una colección de piña en Hawaii. Estos autores reportaron que no había congruencia entre el fenotipo y la clasificación basada en este tipo de marcadores moleculares por lo que no son los más adecuados para utilizar en este cultivo.

Tapia *et al.* (2005) caracterizaron diferentes accesiones de germoplasma de piña utilizando iniciadores ISSR (específicos), RAPD (no específicos) y microsatélites. Carlier *et al.* (2012) obtuvieron evidencias de polimorfismo en los materiales haciendo un mapeo del genoma de la piña, además con diferencias apreciables con respecto a las descripciones morfológicas, lo cual hace que la herramienta de marcadores moleculares se vuelva indispensable en cuanto a estudios de caracterización y filogenia en el género *Ananas*. Algunos genes importantes se pueden identificar y comparar los polimorfismos a través de SNPs (single nucleotide polymorphism). Los SNPs son la clase más abundante de polimorfismos en el genoma de las plantas. La naturaleza dialéctica de los SNP asegura una tasa de error mucho más baja y facilita la comparación entre laboratorios.

Actualmente la tecnología de marcadores moleculares llamados microsatélites es una de las más utilizadas por su nivel de especificidad, uso de codominancia y carácter multialélico. La única desventaja que presenta este tipo de marcadores es que son difícilmente automatizables, sin embargo, son bastante versátiles y aplicables en múltiples estudios. Feng *et al.* (2013) hizo un estimado de la diversidad de germoplasma en piña usando microsatélites. En este estudio se crearon 4 grandes grupos de accesiones teniendo en cuenta las similitudes moleculares, y se reportó que los grupos 1 y 2 fueron los más cercanos. Este tipo de trabajos han creado una base sólida muy necesaria para separar materiales genéticos y realizar cruzamientos. Los microsatélites incluso pueden utilizarse para encontrar regiones de ligamiento de QTL (Quantitative Trait Loci) en las cuales se pueda realizar un mapeo de regiones del genoma involucradas en caracteres cuantitativos y detectar la presencia de caracteres anticipadamente o selección temprana, de esta manera descartar material con poco valor económico y haciendo más eficiente el proceso de cruzamiento y selección.

Debido a estas ventajas, en los últimos años, ha aumentado el uso de estos marcadores para la identificación precisa de genotipos y el análisis de diversidad en cultivos perennes (Zhou *et al.* 2015), como en cacao (Ji *et al.* 2013), vid (Cabezas *et al.* 2011) y fresa (Ge *et al.* 2013). Al igual que otros cultivos de horticultura perennes los estudios relacionados a la mejora genética de la piña demandan el uso de este tipo de marcadores moleculares. Estas aplicaciones incluyen, entre otras, la identificación de accesiones mal etiquetadas, análisis de parentesco y de hermandad para el control de calidad en programas de mejoramiento y semillas, y la producción de clones de alto valor para el mercado (Zhou *et al.* 2015) y una aplicación altamente útil para el fitomejorador: la selección temprana asistida por marcadores moleculares.

Bases moleculares de la floración: existe actualmente con las nuevas tecnologías de secuenciación bases de datos del genoma de la piña, así como de genes transcritos y proteínas involucradas. Estudios previos han identificado genes expresándose en la floración de *A.comosus*, tales como FLOWERING LOCUS T (FT), LEAFY (LFY), PISTILLATA (PI), FT-LIKE y AP1-LIKE (APETALA1), los cuales han mostrado regulación del meristemo y la morfogénesis floral (Lv *et al.* 2012a, 2012b y 2016), sin embargo, es interesante citar el trabajo de Wang *et al.* (2020) donde se realiza un análisis del transcriptoma, de las estructuras florales y de la formación de la fruta, en éste estudio se encontró una red molecular de genes interactuando para desarrollar el crecimiento del órgano reproductivo (flor). Seis genes fueron identificados en la expresión del desarrollo de óvulos y estambres, además el rol importante del gen AcSBT1.8 en el desarrollo de los pétalos (Wang *et al.*, 2020). Hay otras investigaciones donde se correlacionan genes con el evento de floración, Chen *et al.* (2019) encontraron a los genes PP2A y UBQ expresándose de manera estable durante el evento reproductivo de floración, también se han encontrado otros genes expresados de manera estable durante estrés abiótico, siendo PP2A y CYC los más importantes. También otros genes como RAN, EF1 α , PP2A relacionados con la expresión metabólica debida a presencia de hormonas. Llama la atención como el gen PP2A (protein phosphatase 2 catalytic subunit 2 alfa, por su nombre en inglés) está establemente expresado tanto para la floración, el estrés abiótico y la síntesis de hormonas, convirtiéndose en un factor de normalización, el cual también se ha identificado en otras especies (Zhu *et al.*, 2013 y Chen *et al.*, 2014). El PP2A es un gen de la proteína fosfatasa tipo 2A de la Serina/Treonina y está implicado en el transporte de auxinas en *Arabidopsis* (TAIR, 2020).

Más recientemente con la tecnología CRISPR-Cas9 se abre otro abanico de posibilidades para caracteres de interés que son difíciles de mejorar por fitomejoramiento tradicional. Además del interés en la floración y su regulación hay otros caracteres tales como la longitud del pedúnculo, por su importancia en el volcamiento de la fruta, y el contenido de ácido ascórbico, por su utilidad para darle a la fruta una mayor vida poscosecha.

Conclusiones

Después de describir algunos tópicos de las bases genéticas de la piña, se describe en cada uno como podría abordarse. Es importante mencionar que, independientemente del método a utilizar, la clave de realizar un proceso exitoso es elegir el método más adecuado. Para esto se deben de tener en cuenta: los recursos con los que cuente cada institución, los resultados de las progenies que se vayan obteniendo y tener claro que es un proyecto a mediano y largo plazo, en el cual, el seguimiento y constancia son dos recursos importantes a tomar en cuenta. También es importante combinar técnicas clásicas con biotecnológicas en función de buscar acortar procesos y por ende el tiempo de obtención de resultados.

Cada vez es más frecuente tomar en cuenta los trabajos realizados a nivel molecular para entender la expresión y fisiología de la floración, la cual es crítica en función de inducir el evento, controlar su expresión y mejorar el momento en el cual se quiere obtener la flor, tanto con fines de mejoramiento como de producción, más considerando los eventos de floración natural. Con este artículo de revisión se define una base para emprender un proyecto de mejoramiento genético de piña.

Agradecimientos

Nadia Fernández Picado de la Universidad Estatal a Distancia, por su aporte para el desarrollo de este manuscrito.

Referencias

- Acevedo-García, J., Spencer, D., Thieron, H., Reinstadler, A., Hammond-Kosack, K., Phillips, A.L. y Panstruga, R. (2016). Mlo-based powdery mildew resistance in hexaploid bread wheat generated by a non-transgenic tilling approach. *Plant Biotechnology Journal*, 15, 3, pp. 367-378.
- Aradhya, M.K., Zee, F. y Manshart, R.M. (1994). Isozyme variation in cultivated and wild pineapple. *Euphytica*, 79, 87-99.
- Basabe, L. y Angélica, G. (2010). La piña *Ananas sativus* schult (familia Bromeliaceae). Recuperado de: <http://fitomejoramientoenpina.blogspot.com/2010/09/>
- Bertan, I., Carvalho, F.I.F. de., Oliveira, A.C. de., Silva, J.A.G. da., Benin, G., Hartwig, I., Schmidt, D.A.M., Valerio, I.P., Fonseca, D.R. da. y Silveira, G. da. (2009). Effects of heterosis and endogamy on agronomic important traits in wheat. *Revista Ceres*, 56, 6, pp. 753-763

- Borém, A., Condori, M. y Miranda, G. (2008). Mejoramiento de plantas. Viçosa, MG, Brasil. Ed., Universidad Federal de Viçosa.
- Cabral, J.R.S., Souza, A.S., De Matos, A.P. y Caldas, R.C. (2003). Efecto de la autofecundación en cultivares de piña. *Diario de Fruticultura, Jaboticabal*, 25, 1, pp. 184-185.
- Cabral, J.R.S., de Matos, A.P. y Coppens d'Eeckenbrugge, G. (1997). Segregation for resistance to fusariose, leaf margin type and leaf colour from the EMBRAPA Pineapple Hybridization Programme. *Acta Horticulturae*, 425, pp. 193-200.
- Cabral, J.R.S., Coppens d'Eeckenbrugge, G y de Matos, A.P. (2000). Introduction of selfing in pineapple breeding. *Acta Horticulturae*. 529, pp. 165-168.
- Cabrera, J., Alfonsin, R. y Galán, S. (2007). Introducción y evaluación preliminar del cultivar de piña tropical MD2 bajo invernadero en las Islas Canarias. *Acta Hort.*, 48, pp. 693-696.
- Carlier, J.D., Sousa, N.H., Santo, T.E., d'Eeckenbrugge, G.C. y Leitao, J.M. (2012). A genetic map of pineapple (*Ananas comosus*(L) Merr.) including SCAR, CAPS, SSR and EST-SSR markers. *Molecular Breeding*, 29, 1, pp. 245-260.
- Cerrato, I. (2013). Panorama mundial de la piña. Recuperado de: <file:///C:/Users/dvalverde/Downloads/PANORAMA-MUNDIAL-DE-LA-PINA.pdf>
- Collins, J.L. (1960). The pineapple, botany, utilization and cultivation. London, UK. Ed., Leonard Hill.
- Collins, J.L. y Kerns, K.R. (1931). Genetic studies of pineapple. I.A preliminary report upon the chromosome number and meiosis in seven pineapple varieties (*Ananas sativus* L.) and in *Bromelia penguin*. *L. Journal of Heredity*, 22, 139-142.
- Collins, J.L. y Kerns K.R. (1946). Inheritance of three leaf types in the pineapple. *Journal Heredity*, 37, pp. 123-128.
- Delgado-Huertas, H. y Arango-Wiesner, L. (2015). Caracterización morfoagronómica de genotipos de piña (*Ananas* spp.) en un suelo de terraza alta de Villavicencio. *ORINOQUIA*, 19, 2, pp. 153-165.
- Marchant, C.J. (1967). Chromosome evolution in the Bromeliaceae. *Kew Bulletin*, 21, pp. 161-168.
- Cabezas, J.A., Ibanez, J., Lijavetzky, D., Vélez, D., Bravo, G., Rodriguez, V., Carreño, I., Jermakow, A., Carreño, J., (2011). A 48 SNP set for grapevine cultivar identification. *BMC Plant Biol.*, 11, 153, DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-153>
- Castiñeira, L., Fundora, Z., Shagarodsky, T., Fuentes, V., Barrios, O., Moreno, V., Sánchez, P., González, A. V., Martínez-Fuentes, A., García, M. y Martínez, A (2000). La conservación in situ de la variabilidad de plantas de cultivo en dos localidades de Cuba. *Rev. Jardín Botánico*, 21, 1, pp. 25-45.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., Duval, M.F. y Van Miegroet, M.F. (1993). Fertility and selfincompatibility in the genus *Ananas*. *Acta Horticulturae*, 334, 45-51.

- Coppens d'Eeckenbrugge, G., Leal, F. y Duval, M.F. (1997). Germplasm resources of pineapple. *Horticultural Review*, 21, 133-175.
- Crestani, M., Barbieri, R.L. y Oliveira, A.C. (2010). De las Américas al Mundo - Origen, domesticación y dispersión del abacaxi. *Ciencia Rural Santa María*, 40, 6, 1473-1483.
- Cruz, C.D., Ferreira, F.M., Pessoni, L.A. (2011). *Biometria Aplicada al estudio de la diversidad genética*, Vol. 1. Viçosa, Brasil. Editorial UFV.
- Delgado, H. y Arango, L. (2015). Caracterización morfoagronómica de genotipos de piña (*Ananas spp.*) en un suelo de terraza alta de Villavicencio. *ORINOQUIA*, 19, 2, pp. 153-165.
- Duval, M. F., Coppens, D'Eeckenbrugge, G., Ferreira, F.R., Cabral, J.R.S. y Bianchetti, L. de B. (1997). First results front joint EMBRAPA-CIRAD Ananas germplasm collecting in Brazil and French Guyana. *Acta Horticulturae*, 425, pp. 137-144.
- Núñez, M. (2011). Estudio del caso del cultivo de piña (*Ananas comosus*). Recuperado de: <http://fitomejoramientofca2011.blogspot.com/2011/04/estudio-de-caso-del-cultivo-de-pina.html>
- García, M.D. y Serrano, H. (2005). La piña, *Ananas comosus* (L.) Merr. (Bromeliaceae), algo más que un fruto dulce y jugoso. Universidad Autónoma Metropolitana. *Revista Digital Contactos*, N°56. Recuperado de: <http://www.izt.uam.mx/newpage/contactos/anterior/n56ne/pina.pdf>
- García-Valencia L.E., Bravo-Alberto, C.E. y Cruz-García, F. (2013). Evitando el incesto en las plantas: control genético y bioquímico. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16, 1, pp. 57-65
- Ge, A.J., Han, J. y Li, X.D. (2013). Characterization of SNPs in strawberry cultivars in China. *Genet. Mol. Res.*, 12, pp. 639-664.
- Hayden, M.J., Tabone, T.L., Nguyen, T.M., Coventry, S., Keiper, F.J., Fox, R.L., Chalmers, K.J., Mather, D.E. y Eglinton, J.A. (2010). An informative set of SNP markers for molecular characterization of Australian barley germplasm. *Crop Plant. Sci.*, 61, pp. 70-83.
- Isidró, M., Rosales, Y., Pifferrer, A., Cisneros, A., Benega, R. y Carvajal, C. (2003). Caracterización del germoplasma de piña colectado en Cuba mediante prospección nacional: localización, diversidad genética y situación actual. *Cultivos Tropicales*, 24, 1, pp. 65-71.
- Isidró, M. (2003). Germoplasma de piña: colecta, caracterización y conservación. Multiplicación de ecotipos de interés a la producción. Informe Final Proyecto. Programa Nacional Científico-Técnico de Mejoramiento Vegetal y Recursos Fitogenéticos No.: -01500057, Ciego de Ávila, Cuba.
- Ji, K., Zhang, D., Motilal, L.A., Boccara, M., Lachenaud, P. y Meinhardt, L.W. (2013). Genetic diversity and parentage in farmer varieties of cacao (*Theobroma cacao* L.) from Honduras and Nicaragua as revealed by single nucleotide polymorphism (SNP) markers. *Genet. Resour. Crop. Evol.*, 60, pp. 441-453.
- Jiménez, D. (1996). *El Cultivo de la Piña de Exportación*. Instituto del Trópico Humedo de Tabasco.

- México. Recuperado de: <http://lapiniatropical.blogspot.com/2015/04/taxonomia-botanica-y-fisiologia-de-la.html>
- Kato, C.Y., Nagai, C., Moore, P.H. (2005). Intra-specific DNA polymorphism in pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.) assessed by AFLP markers. *Genet. Resour. Crop. Evol.*, 51, pp. 815-825.
- Lv, L. L. et al. (2012 a). Cloning and expression analysis of a PISTILLATA homologous gene from pineapple (*Ananas comosus* L. Merr). *Int J. Mol. Sci.* 13, pp. 1039-1053. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms13011039>
- Lv, L. et al. (2012 b). Isolation and characterization of a FLOWERING LOCUS T homolog from pineapple (*Ananas comosus*(L.) Merr). *Gene*, 505, pp. 368–373. DOI: [10.1016/j.gene.2012.06.011](https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.06.011)
- Liu, C. H. y Fan, C. (2016). De novo transcriptome assembly of floral buds of pineapple and identification of differentially expressed genes in response to ethephon induction. *Front. Plant Sci.*, 7, 203. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00203>
- Loison-Cabot, C. (1992). Origin, phylogeny and evolution of pineapples species. *Fruits*. 47, 1, pp. 25-32.
- Maeda, J.M., Abreu, H.dos.S. y Silva, S.P. (2005). Occurrence of albinism and estimative of endogamy coefficient in a population of *Euterpe edulis* Mart. *Floresta e Ambiente*, 12, 2, pp. 71-74.
- Maravi, J., Buendia, O., Alvarado, L., Borjas, R., Castro-Cepero, V. y Julca, A. (2018). Characterization of pineapple farms (*Ananas comosus* var. *comosus*) in Cuyani Microbasin, Pichanaki District, Chanchamayo Province (Junín, Perú). *Peruvian Journal of Agronomy*, 2, 1, pp. 20- 27.
- Mazani, E. y Segovia, V. (2001). Colecta de germoplasma en la ecoregión de la península de Paria, Estado de Sucre, Venezuela. *Plant Genetic Newsletter*, 126, pp. 17-20.
- Ming, Ray; Van Buren, Robert; Wai, Ching Man; Tang, Haibao; Schatz, Michael C., et al. ... (2015). The pineapple genome and the evolution of CAM photosynthesis. *Nat. Genet.* 47, pp. 1435-1442.
- Polanco, D.A. (2017). Piña, características de la planta, cultivo, propiedades y beneficios. Recuperado de: <https://naturaleza.paradais-sphynx.com/plantas/tipos-de-frutas/pina-propiedades-ananas-comosus.htm>
- Redmond, C.M. y Stout, J.C. (2018). Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, 11, 1, pp. 56-63.
- Santana, L.L de A., Reinhardt, D.H., Cunha, G.P. y Caldas, R.C. (2001). Altas densidades de siembra en el cultivo de la piña cv. Smooth Cayenne, bajo condiciones de secano. *Diario de plantas frutales Jaboticabal*, 23, pp. 353-358.
- Superintendencia de Industria y Comercio (2015). Piña: Mejoramiento genético y propagación. Recuperado de: https://issuu.com/quioscosic/docs/pina_final

- [TAIR \(2020\). The Arabidopsis information resource. Recuperado de: https://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?type=locus&name=At1g69960](https://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?type=locus&name=At1g69960)
- Tapia, E., Guillén, H. y Gutierrez, M.A. (2005). Caracterización genética de materiales de piña (*Ananas spp.*) mediante RAPD e ISSR. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 28, 3, pp. 187-194.
- Tsuji, S.S. (2012). Análisis filogenético y patogénica del agente causal de la marchitez por *Fusarium* de la piña en Brasil. (Tesis de Maestría), Universidad Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.
- Vieira, E.A., Fialho, J.F., Fonseca, K.G. y Carvalho, L.J. (2013). Caracterización fenotípica y molecular de accesos de mandioca de industria con potencial de adaptación a las condiciones del Cerrado de Brasil Central. *Ciencias Agrícolas Londrina*, 34, 2, pp. 567-582.
- Vidor, A., Gonzaga, M., Krause, W., Azeredo, L.S. y Wandreilla, G. (2015). Caracterización Agronómica y divergencia genética entre accesos de Abacaxi, en las condiciones del estado de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 37, 4, pp. 952-960.
- Wang, L., Li, Y., Jin, X., Liu, L., Dai, X. et al... (2020). Floral transcriptomes reveal gene networks in pineapple floral growth and fruit development. *Communications Biology*, 3, 500, DOI: <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01235-2>
- Williams, D.D.F. y Fleish, H. (1993). Historical review of pineapple breeding in Hawaii. *Acta Horticulturae*, 334, pp. 67-66.
- Zhou, L., Matsumoto, T., Tan, H.W., Meinhardt, L., Mischke, S., Wang, B. y Zhang, D. (2015). Developing single nucleotide polymorphism markers for the identification of pineapple (*Ananas comosus*) germplasm. *Horticulture Research*, 2, 15056, DOI: <https://doi.org/10.1038/hortres.2015.56>
- Zhu, J., Zhang, L., Li, W., Han, S., Yang, W. y Qi, L. (2013). Reference gene selection for quantitative real-time PCR normalization in *Caragana intermedia* under different abiotic stress conditions. *PLoS One*, 8, 1, e53196 DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053196>