

DIFERENCIAS ENTRE EL MEJORAMIENTO GENÉTICO CLÁSICO DEL MAÍZ Y EL MEJORAMIENTO POR INGENIERÍA GENÉTICA *

DIFFERENCES BETWEEN CLASSICAL PLANT BREEDING OF MAIZE AND BREEDING THROUGH GENETIC ENGINEERING

Antonio Turrent Fernández^{1§}, José Isabel Cortés Flores², Alejandro Espinosa Calderón¹, José Antonio Serratos Hernández³ y Hugo Mejía Andrade¹

¹Campo Experimental Valle de México. INIFAP. Carretera Los Reyes-Lechería, km 13.5. Coatlinchán, Texcoco, México. C. P. 53200. Tel. 01 595 9543536. Ext. 113. Fax. 01 595 9546528. (espinosa.alejandro@inifap.gob.mx), (mejia.hugo@inifap.gob.mx). ²Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco, km 36.5. Montecillo, Texcoco, México. C. P. 56230. Tel. 01 595 9520200. Ext. 1216. (jicortes@colpos.mx). ³Universidad Autónoma de la Ciudad de México. Colegio de Ciencias y Humanidades. Plantel Cuauhtepc. Av. Loma la Palma, Del. Gustavo A. Madero. C. P. 07160. Distrito Federal, México. (aserratos@gmail.com). [§]Autor para correspondencia: aturrent37@yahoo.com.mx.

RESUMEN

En este ensayo se analizan dos aseveraciones: a) no hay diferencias fundamentales entre el mejoramiento genético clásico (MGC) o fitomejoramiento, y el mejoramiento por ingeniería genética (MIG); este último es una extensión del primero pero es más preciso, por lo que da mayor seguridad al consumidor; y b) la transformación por ingeniería genética es equivalente a una mutación natural. Se concurre con la afirmación de que el MGC y el MIG persiguen objetivos que pueden ser complementarios; sin embargo, sus fundamentos, métodos e implicaciones biológicas son fundamentalmente distintos: el MGC funciona dentro de los límites de la compatibilidad sexual, usando a la diversidad genética de la especie como fuente de ADN favorable, lo que le confiere la precisión y mecanismos de recombinación de la reproducción sexual. El MIG recurre al ADN foráneo integrado en una quimera transgénica, que se inserta con imprecisión conocida en el espacio cromosómico del transformando, y genera un diferente locus en cada evento transgénico independiente. Tal dispersión puede conducir a la acumulación de quimeras transgénicas en sus progenies, y posibles efectos deletéreos. Al excluir a los caracteres

ABSTRACT

This essay discusses two statements: a) there are no fundamental differences between classical genetic improvement (CGI) or breeding and genetic engineering improvement (GEI); the latter is an extension of the first but is more accurate so, it gives greater safety to the consumer; and b) transformation by genetic engineering is equivalent to a natural mutation. CGI and the GEI pursue objectives that can be complementary; but its foundations, methods and biological implications are different: the CGI works within the limits of sexual compatibility, using the species genetic diversity as a favorable source of DNA, which gives the precision and recombination mechanisms of sexual reproduction. The CGI uses foreign DNA integrated into a transgenic chimera, which is inserted imprecisely known in the chromosomal space of the transforming and generates a different locus in each independent transgenic event. Such dispersion can lead to an accumulation of transgenic chimeras in their progeny, and possible deleterious effects. By excluding the quantitative phenotypic characteristics as yield, GEI depends on the progress made by the CGI to

* Recibido: febrero de 2011
Aceptado: septiembre de 2011

fenotípicos de tipo cuantitativo como el rendimiento, el MIG depende de los avances logrados por el MGC para desarrollar fenotipos superiores. También se concurre con la aseveración de que la inserción transgénica es una mutación con diferentes implicaciones para el genoma del maíz. La expresión de cada alelo es regulada por el genoma y epigenoma para activarse o desactivarse de acuerdo con un plan de crecimiento de desarrollo del genotipo. En cambio, el mutante transgénico se expresa somáticamente (en todas las células de la planta, sin pausa).

Palabras clave: caracteres cualitativos y cuantitativos, imprecisión de locus transgénico, transformación, mutación natural.

INTRODUCCIÓN

Anualmente, los agricultores del mundo siembran 1 534.4 millones de hectáreas, para producir los alimentos de origen vegetal que demanda la población mundial (WRI, 2003). En 2007, se cultivaron 158.8 millones de hectáreas (10.4% del total mundial), con organismos genéticamente modificados (OGM) (ISAAA, 2008). Los principales OGM cultivados en orden decreciente de superficie son soya (*Glycine max* L.), maíz (*Zea mays* ssp. *mays* L.), algodón (*Gossipium hirsutum* L.) y canola (*Brassica napus* L.).

Los transgenes de mayor uso son los que confieren resistencia al herbicida glifosato [monoamónio 2-amino-4-(hidroximetilfosfinil) butanoato] o al glufosinato [Isopropilaminio N-(fosfonometil) glicinato] en los cuatro cultivos, y la resistencia a una plaga del maíz [*Ostrinia nubilalis* (Hübner)] o a tres plagas del algodón (*Pectinophora gossypiella*, *Heliothis virescens* y *Helicoverpa zea*). Varios consorcios multinacionales controlan la mayor parte del mercado de semillas de OGM, y controlan también 85% del mercado mundial de plaguicidas, este mercado se estima ser del orden de US \$ 30 millardos de dólares (ISAAA, 2008; Netto, 2008).

Los OGM promovidos son productos de una primera generación de la tecnología del ADN recombinante, que según investigadores(as) independientes como Elena Alvarez-Buylla del Laboratorio de Genética Molecular, Desarrollo y Evolución de Plantas del Instituto de Ecología de la UNAM, mediante comunicación personal, menciona que no está exenta de riesgos y es aún inmadura para su

develop superior phenotypes. It's also concurred with the statement that, the transgenic insertion is a mutation with different implications for maize genome. The expression of each allele is regulated by the genome and epigenome to be activated or deactivated according to a development plan for growth of the genotype. In contrast, the transgene mutant is expressed somatically (in all plant cells, without pause).

Key words: imprecision of transgenic locus, natural mutation, qualitative and quantitative traits, transformation.

INTRODUCTION

Annually, farmers around the world plant 1 534.4 million hectares in order to produce food of plant origin, demanded by the world's population (WRI, 2003). In 2007, 158.8 million hectares were cultivated (10.4% of world total), with genetically modified organisms (GMOs) (ISAAA, 2008). The main grown GMOs, in descending order of area are soybean (*Glycine max* L.), maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.), cotton (*Gossipium hirsutum* L.) and canola (*Brassica napus* L.).

The most commonly used transgenes are those that confer resistance to the herbicide glyphosate [monoammonium 2-amino-4-(hydroxymethylphosphinyl) butanoate] and glufosinate [Isopropilaminio N-(phosphonomethyl) glycinate] in the four crops, and resistance to a maize pest [*Ostrinia nubilalis* (Hübner)] or three pests of cotton (*Pectinophora gossypiella*, *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea*). Several multinational companies control most of the GMOs' seed market and, also control 85% of the global pesticide market; this market is estimated to be around \$ 30 million dollars (ISAAA, 2008; Netto, 2008).

Promoted GMOs are products of first generation of recombinant DNA technology, which according to independent researchers as Elena Alvarez-Buylla of the Laboratory of Molecular Genetics, Development and Plant Evolution of the Ecology Institute of the UNAM, through personal communication, mentions that it is not risk-free and is still immature for releasing it to agricultural ecosystems. However, the commercial release of GMOs has been already done, thereby initiating controversy over risks to the consumer and the environment, including aspects of toxicity (Smith, 2007), allergenicity (Pusztai, 2002), horizontal gene

liberación a los ecosistemas agrícolas. Sin embargo, la liberación comercial de OGM se ha dado, encendiendo con ello polémicas sobre los riesgos para el consumidor y para el ambiente, que incluyen aspectos de toxicidad (Smith, 2007), alergenicidad (Pusztai, 2002), transferencia horizontal de genes (Schubbert *et al.*, 1997), desarrollo de superplagas, integridad de los cultivos nativos (Kato, 2006) y sus parientes silvestres (Ellstrand, 2003) y tendencia hacia el monocultivo (Kallman, 2008).

Es posible que no ayudara a los planes expansivos de los consorcios multinacionales de semillas, el que se generalizara mundialmente el estigma de: “si es cierto que el uso de OGM se asocia con ventajas operativas, ganancias y riesgos, las dos primeras serían para los productores agrícolas que las adoptan y para los consorcios mismos; mientras que los riesgos son para los consumidores, los productores agrícolas que no las adoptan, la integridad de los recursos fitogenéticos alimenticios y el ecosistema” (Duffy, 2001).

Los mismos intereses multinacionales han adoptado una estrategia que busca confundir al público, aduciendo que los OGM son equivalentes a las plantas mejoradas por el procedimiento de mejoramiento genético clásico o fitomejoramiento; el cual según Hallauer (2007) ha sido exitosamente practicado durante más de 100 años.

Desde la posición de los proponentes del uso liberal de OGM, que incluye a una parte de la comunidad científica del mundo y de México, han surgido las propuestas: 1) no hay diferencias entre el mejoramiento genético clásico (MGC) y el mejoramiento por ingeniería genética (MIG); éste último es una extensión del primero, pero es más eficiente, preciso y daría mayor seguridad al consumidor (Royal Society, 1998; National Research Council, 2001) citado por Gepts (2002); Hansen (2000); 2) la transformación inducida en el MIG es equivalente a las mutaciones que ocurren de manera natural (Bourlag, 2000; Prakash, 2001); y (3) si el protocolo para juzgar la inocuidad de los OGM se aplicara a los cultivos tradicionales, los habría como el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), serían declarados no aptos para el consumo humano.

El primer argumento pretende ganar la confianza del consumidor en los OGM, en vista de que está habituado a consumir plantas mejoradas por medio del MGC. El segundo argumento confunde la variabilidad existente en la naturaleza, producto de mutaciones, con la variabilidad

transfer (Schubbert *et al.*, 1997), superpests development, integrity of native cultures (Kato, 2006) and their wild relatives (Ellstrand, 2003) and a tendency to monoculture (Kallman, 2008).

It may not have been helpful for the expansive plans of seeds multinational corporations, the widespread of the stigma: “it is true that, the use of GMOs is associated with operational advantages, profits and risks, the first two for farmers who adopt them and for the associations themselves; while the risks are for consumers, agricultural producers who do not adopt them, the integrity of food plant genetic resources and the ecosystem” (Duffy, 2001).

The very same multinational interests have adopted a strategy to mislead the public, arguing that GMOs are equivalent to plants improved by classical genetic improvement or breeding; which according to Hallauer (2007), it has been successfully practiced for over 100 years.

From the position of the proponents of the liberal use of GMOs, which includes part of the world's and Mexico's scientific community, some proposals have emerged: 1) there are no differences between classical genetic improvement (CGI) and genetic engineering improvement (GEI); the latter is an extension of the first one, but it's more efficient, accurate and it gives greater safety to the consumer (National Research Council, 2001; Royal Society, 1998) cited by Gepts (2002); Hansen (2000); 2) transformation induced by the GEI is equivalent to mutations that occur naturally (Bourlag, 2000; Prakash, 2001); and (3) if the protocol for judging the safety of GMO crops would be applied to traditional crops, some species as the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), would be declared unfit for human consumption.

The first argument seeks to gain the consumers' confidence in GMOs, given that they are accustomed to eating plants improved through CGI. The second one confuses the variability of nature, product of mutations, with the variability created by the insertion of a genetic chimera (or transgenic construct), which is external to the species. The third argument seeks to reassure the consumers about the safety of GMOs.

This essay discusses the first two proposals, from the conceptual and empirical views. Is noted that, the genetic engineering improvement (GEI) subject of comparative

creada por la inserción de una quimera genética (o construcción transgénica), que es ajena a la especie. El tercer argumento persigue dar confianza al consumidor sobre la inocuidad de los OGM.

En este ensayo se analiza sólo a las dos primeras propuestas, desde los puntos de vista conceptual y empírico. Se hace la advertencia que el mejoramiento por ingeniería genética (MIG) objeto del análisis comparativo, es específicamente la primera generación de la tecnología de ADN recombinante aplicada al maíz, bajo el supuesto de que fuera aplicada comercialmente en México, porque tal es la tecnología que los consorcios multinacionales gestionan para liberar los transgénicos. No es la intención de los autores de este ensayo, poner en duda las potencialidades de la biología molecular como apoyo y auxiliar del mejoramiento genético clásico o de futuros desarrollos de la biotecnología-ingeniería genética mismas, que a la larga superarán sus limitaciones actuales.

Diversidad genética del maíz

Hace ~70 millones de años (MA), los ancestros del maíz y del sorgo divergieron genéticamente (Paterson *et al.*, 2004). Sobrevinieron la duplicación del genoma de los siguientes ancestros del maíz y la rediploidización hace 5 a 12 MA (Blanc *et al.*, 2004; Swigonova *et al.*, 2004). El tamaño del genoma de ancestros más recientes del maíz se expandió (hasta 2.3 giga bases) hace ~3 MA (San Miguel *et al.*, 1998). El maíz fue domesticado hace 7 000 a 10 000 años a partir del teocintle (Matsuoka *et al.*, 2002); el maíz es un diploide que cuenta con más de 32 000 genes cualitativos, cuantitativos y reguladores en 10 cromosomas, mientras que 85% del genoma consiste de centenares de familias de elementos transposables (Schnable *et al.*, 2009).

La acción de éstos ha sido factor clave de la evolución del genoma del maíz, como lo han sido también las mutaciones, recombinaciones, la selección natural y el flujo genético (Gaut *et al.*, 2000). Las mutaciones se originan principalmente de errores en la transcripción de los genes, la acción de los transposones o bien por efectos ambientales. Las mutaciones más comunes son las conocidas como puntuales, que consisten en que uno de los nucleótidos constitutivos del gene es intercambiado por otro de manera legítima, no perdiéndose por tanto su heredabilidad.

La mutación se constituye en una variante del gene, que se conoce como alelo; este nuevo alelo puede codificar en sí una ventaja competitiva, una desventaja o ser neutral para

analysis, is specifically the first generation of recombinant DNA technology applied to maize, assuming it was applied commercially in Mexico, because this is the technology that the multinational corporations manage to release the GMOs. It is not the intention of the authors of this paper, to questioning the potential of molecular biology as support and assistant of classical genetic improvement or future developments in genetic biotechnology-engineering themselves, which will eventually overcome its current limitations.

Genetic diversity of maize

Approximately 70 million years ago (MY), the ancestors of maize and sorghum diverged genetically (Paterson *et al.*, 2004). Then, the genome duplication of the following maize ancestors and re-diploidization occurred 5 to 12 MY (Blanc *et al.*, 2004; Swigonova *et al.*, 2004). The genome size of latest maize ancestral expanded (up to 2.3 giga bases) ~3 MY (San Miguel *et al.*, 1998). Maize was domesticated 7 000 to 10 000 years from the teosintle (Matsuoka *et al.*, 2002); maize is a diploid with more than 32 000 qualitative genes, quantitative and regulators in 10 chromosomes, while 85% of the genome consists of hundreds of families of transposable elements (Schnable *et al.*, 2009).

Their action has been a key factor in the maize genome evolution, as well as the mutations, recombination, natural selection and gene flow (Gaut *et al.*, 2000). Mutations arise mainly from errors in the genes transcription, the transposons action or by environmental effects. The most common mutations are known as specific, in which one of the constituent nucleotides of the gene is exchanged for another in a legitimate manner, thus its heritability is not lost.

The mutation is a gene variant, known as alleles; and this new allele may encode itself a competitive advantage, disadvantage or be neutral to the phenotype. Depending on this quality, the new allele will increase or not its frequency in the population or, disappear from the gene pool of the species. The inheritance of the allele may be additive, dominant, over-dominant or recessive. According to Wright *et al.* (2005), not all the diversity of the teocintle was passed to maize due to the bottleneck of domestication; but the Mesoamerica's inhabitants used and still uses the backcross of domesticated with local teocintle, as part of the scattering and adaptation process in Mesoamerica (Wellhausen, 1952; Wilkes, 1977; Benz *et al.*, 1990).

el fenotipo. Dependiendo de esta cualidad, el nuevo alelo aumentará o no su frecuencia en la población, o desaparecerá del reservorio genético de la especie. La herencia del alelo puede ser de carácter aditivo, dominante, sobre-dominante o recesivo. Según Wright *et al.* (2005) no toda la diversidad del teocintle fue pasada al maíz, debido al cuello de botella de la domesticación; sin embargo, el habitante de Mesoamérica recurrió y recurre al retrocruzamiento del domesticando con el teocintle local, como parte de su proceso de dispersión y adaptación en Mesoamérica (Wellhausen, 1952; Wilkes, 1977; Benz *et al.*, 1990).

Esta acción podría ser factor de recuperación de parte de la biodiversidad del teocintle en el maíz (Huspeh y Gula, 1989). La diversidad genética del maíz se manifiesta en el número de alelos por cada gene responsable de la diversidad intraespecífica. Hay un alelo por gene en el estado haploide; los dos alelos de un mismo gene parental (diploide), típicamente intercambian el ADN acompañante del cromosoma durante el proceso de meiosis. En la reproducción sexual del maíz, aquellos dos alelos pueden encontrarse con otros alelos del mismo gen por separado, expresando la diversidad de la especie en su progenie.

Doebly *et al.* (1985) evaluaron mediante isozimas, una muestra de esa biodiversidad en 23 loci de 34 razas nativas de maíz mexicano. Encontraron que el número promedio de alelos por locus fue 7, con variación de 3 a 18. La diversidad genética involucrada en la muestra es del orden de 7^{23} ($\sim 10^{19}$) genotipos posibles, si se ignora al resto del genoma. Más recientemente, Swanson-Wagner *et al.* (2006) encontraron 1 367 marcadores de secuencia expresada (EST) diferentes entre las líneas parentales B73 y Mo17 así como su híbrido heterótico F1. En este caso, el número posible de genotipos suponiendo de manera conservadora sólo 3 alelos por gene, sería 3^{1367} ($\sim 10^{652}$), que representa prácticamente infinito.

El tipo de diversidad genética del maíz que más ha interesado a la comunidad agronómica mundial, es la del carácter fenotípico rendimiento de materia seca de grano. Este carácter resulta de la interacción de los factores bióticos y abióticos del agro-ecosistema con la constelación de genes del genoma y epigenoma que controlan las expresiones del transcriptoma, proteoma, interactoma, y metaboloma (Traavick *et al.*, 2007a). Esta interacción compleja origina también un complejo de caracteres fenotípicos reunidos en el arquetipo de planta, la fenología, la eficiencia en la captación y aprovechamiento de la radiación solar, la partición de los

This could be a recovery factor of the teocintle's biodiversity of maize (Huspeh and Gula, 1989). The maize genetic diversity is reflected in the number of alleles for each gene responsible for the intraspecific diversity. There is an allele per gene in the haploid state; the two alleles of the same parental gene (diploid), typically exchange the accompanying DNA of chromosome during meiosis. In sexual reproduction of maize, these two alleles can be found with other alleles of the same gene separately, expressing the species' diversity in its progeny.

Doebly *et al.* (1985) assessed using isozymes, a sample of that diversity in 23 loci of 34 Mexican maize landraces. They found that, the average number of alleles per locus was 7, ranging from 3 to 18. The genetic diversity involved in the sample is about 7^{23} ($\sim 10^{19}$) possible genotypes, while ignoring the rest of the genome. More recently, Swanson-Wagner *et al.* (2006), found 1 367 expressed sequence tags (EST), different between the parental lines B73 and Mo17 and their heterotic F1 hybrid. In this case, the number of genotypes conservatively assuming only 3 alleles per gene, would be 3^{1367} ($\sim 10^{652}$), which is practically infinite.

The maize's genetic diversity that has interested most of the world's agricultural community is the phenotypic characteristic of dry grain matter yield. This character results from the interaction of biotic and abiotic factors of the agro-ecosystem with the constellation of genes in the genome and epigenome that control the expression of the transcriptome, proteome, interactome and metabolome (Traavick *et al.*, 2007a). This complex interaction also results in a complex of phenotypic characters gathered in the plant's archetype, the phenology, efficiency in the collection and use of solar radiation, the partitioning of photosynthates, extraction and exploitation of mineral nutrients and water, adaptation or resistance to biotic and abiotic efforts of agro-ecosystem and others.

This complex leads to yield. As a result of the rediscovery of Mendel's work, scientists studied the inheritance of different characters and cultures. It was found that, in addition to genes associated with discrete characters, the most important agronomic characters, such as yield, are quantitative, controlled by polygenes. The individual effects of these genes on the phenotype are small but consistent with Mendel's laws (Yule, 1906; cited by Hallauer, 2007). The diversity of genes controlling quantitative trait involves

fotosintatos, la extracción y aprovechamiento de nutrientes minerales y agua, la adaptación o resistencia a los esfuerzos bióticos y abióticos del agro-ecosistema y otros.

Este complejo conduce a su vez, al rendimiento. A raíz del redescubrimiento del trabajo de Mendel, la comunidad científica estudió la herencia de diversos caracteres y cultivos. Se encontró que además de los genes asociados con caracteres discretos, los caracteres de mayor importancia agronómica como el rendimiento, son de tipo cuantitativo, controlados por poligenes. Los efectos individuales de estos genes sobre el fenotipo son pequeños pero consistentes con las leyes de Mendel (Yule, 1906; citado por Hallauer, 2007). La diversidad de los genes que controlan rasgos cuantitativos involucra alelos favorables, desfavorables y neutros. Con frecuencia, sus loci son contiguos por lo que tienen alto grado de ligamiento durante la meiosis; es decir, tienden a heredarse juntos y las constelaciones de genes que afectan el rendimiento pueden ubicarse en diferentes cromosomas.

Mejoramiento genético clásico (MGC) aplicado al maíz

En su desarrollo, el MGC ha tenido como cimientos conceptuales al fenotipo, a la biología reproductiva, a la genética Mendeliana (cualitativa y cuantitativa), a la ubicación del gen en el cromosoma, al ligamiento entre genes, y al agro-ecosistema. También se ha enriquecido del conocimiento derivado de la interacción de la genética y la bioquímica, a partir del segundo tercio del siglo XX, que dio lugar a la biología molecular y a la genética molecular.

La principal tarea del fitomejorador ha sido aumentar la frecuencia de alelos favorables al rendimiento y a la adaptación de un fenotipo superior a su agro-ecosistema. Típicamente, esos alelos favorables se encuentran dispersos en diferentes razas y poblaciones de maíz, ligados con alelos de otros genes que controlan caracteres cuantitativos no deseados y que frecuentemente se heredan juntos. El proceso de reunir los alelos favorables en un genotipo mediante cruzamiento sexual y lograr un fenotipo superior para un agro-ecosistema, es por necesidad gradual y a largo plazo. Ciertamente, lo fue reunir los 1 367 alelos favorables en las líneas parentales B73 y Mo17 y su híbrido heterótico (Swanson-Wagner *et al.*, 2006).

Varios descubrimientos y desarrollos teóricos han reforzado el proceso de fitomejoramiento de caracteres cuantitativos: 1) la heterosis (Shull, 1910); 2) la teoría para el estudio de caracteres cuantitativos (R. A. Fisher, Sewall Wright y J. B.

favorable, unfavorable and neutral alleles. Often, their loci are contiguous so they have a high linkage degree during meiosis; i. e., they tend to run together and the constellations of genes that affect yield can be located in different chromosomes.

Classical genetic improvement on maize

During its development, classical genetic improvement (CGI) has led as conceptual foundations: phenotype, reproductive biology, Mendelian genetics (qualitative and quantitative), the gene location on the chromosome, the linkage between genes and agro-ecosystem. It has also been enriched by the knowledge derived from the interaction of genetics and biochemistry since the second third of the XX century, leading to molecular biology and molecular genetics.

The main task of the plant-breeding has been to increase the frequency of favorable yield alleles and adaptation of a superior phenotype to an agro-ecosystem. Typically, these favorable alleles are scattered in different races and maize populations, linked with alleles of other genes controlling unwanted quantitative traits and that are often inherited together. The process of gathering favorable alleles in a genotype by sexual crossing and to achieve a superior phenotype for an agro-ecosystem is by gradual need and long-term. Certainly it was, by meeting the 1 367 favorable alleles in the B73 and Mo17 parental lines and its heterotic hybrid (Swanson-Wagner *et al.*, 2006).

Several discoveries and theoretical developments have reinforced the breeding of quantitative traits: 1) heterosis (Shull, 1910); 2) the theory for the study of quantitative traits (R.A. Fisher, Sewall Wright and J. B. S. Haldane; quoted by Hallauer, 2007); 3) methods for refining germplasm sources; 4) development of new and better homozygous lines for hybridization; 5) early assessment of general and specific combining ability of inbred lines; and 6) improving cyclical methods of homozygous lines for single-cross hybrids.

According to Hallauer (2007), the plant-breeding procedure is: 1) start with the integration of a mixed population, containing desired alleles; 2) conduct a selection process of multiple characters of outstanding individuals; 3) to develop from outstanding individuals a superior population; and 4) to interbreed the superior individuals to improve the original population and repeat the process (cyclical selection).

S. Haldane; citados por Hallauer, 2007); 3) los métodos para el refinamiento fuentes de germoplasma; 4) la obtención de nuevas y mejores líneas homocigóticas para la hibridación; 5) evaluación temprana de la capacidad combinatoria general y específica de líneas autofecundadas; y 6) métodos cíclicos de mejoramiento de líneas homocigóticas para híbridos de cruce simple.

Según Hallauer (2007), el procedimiento del fitomejorador es: 1) comenzar con la integración de una población mixta que en conjunto contenga los alelos deseados; 2) realizar un proceso de selección de caracteres múltiples de individuos sobresalientes; 3) desarrollar a partir de individuos sobresalientes una población superior; y 4) entrecruzar los individuos superiores para mejorar a su vez a la población original y repetir el proceso (selección cíclica). A lo largo de este proceso, se obtiene gradualmente fenotipos progresivamente mejores, que siempre serán mejorables al concurrir más alelos favorables.

La mayor parte de la comunidad de fitomejoradores identifica en los nuevos conocimientos de la genética molecular, oportunidades para avanzar en la genética cuantitativa, sin abandonar los conceptos básicos del MGC (Hallauer, 2007). Muy probablemente, la genética molecular en el campo de los marcadores genéticos ampliará el acceso del Fitomejoramiento a los alelos favorables de genes cuantitativos ligados (Ragot y Lee, 2007; Bernardo, 2008; y Moose y Mumm, 2008). Toca a otras disciplinas como la Fisiología y la Agronomía dar pautas para asegurar que tal avance tenga balance en el complejo de los caracteres fenotípicos del rendimiento.

Mejoramiento del maíz por ingeniería genética (MIG)

El proceso de transformación de un organismo por medio de ingeniería genética se inscribe en la llamada tecnología de ADN recombinante (TADNR). Es una aplicación de la biología y genética molecular fundamentada en: 1) la caracterización del gen como la estructura físico-química de la molécula del ADN y base de la herencia y 2) el dogma central de la biología molecular (ADN → ARN → PROTEÍNA); 3) tecnología de recombinación *in vitro* del ADN; y 4) el cultivo de tejidos.

En su etapa actual, la transformación consiste en la inserción de una construcción transgénica o quimera al genoma de un organismo (transformando). La quimera se construye con ADN de diferentes especies entre las que no hay flujo genético, mediante la tecnología del ADN recombinante.

Through this process, progressively better phenotypes are gotten, and they will always be upgradeable when more favorable alleles are presented.

Most of the community of plant-breeders, identify in the new knowledge of molecular genetics, opportunities to advance in quantitative genetics without abandoning the basic concepts of CGI (Hallauer, 2007). Most likely, the molecular genetics in the field of genetic markers will expand access of plant-breeding to favorable alleles of linked quantitative genes (Ragot and Lee, 2007; Bernardo, 2008; Moose and Mumm, 2008). It is up to other disciplines such as Physiology and Agronomy to give guidelines in order to ensure that such progress will be balanced on the complex of yield phenotypic characters.

Maize improvement by genetic engineering

The transformation process of an organism by genetic engineering is part of the so-called recombinant DNA technology (RDNAT). This is an application of molecular biology and genetics based on: 1) the characterization of gene as physico-chemical structure of DNA molecule and basis of inheritance; 2) the central dogma of molecular biology (DNA → RNA → PROTEIN); 3) *in vitro* recombination technology of DNA; and 4) tissue crop.

In its current stage, the transformation involves the insertion of a transgenic construction or chimera into an organism's genome (transforming). The chimera is constructed with DNA from different species without gene flow, through recombinant DNA technology. The chimera contains basically a structural gene, a constitutive promoter and small terminal sequences of DNA. This transgene chimera is inserted into the genome of the transforming, which is accomplished through two basic methods: *Agrobacterium*-mediated transformation and transformation by chemical or physical introduction of DNA.

In maize, direct methods are the most used in RDNAT: biolistic and agrolistic methods (Hansen and Chilton, 1996). The locus transgene insertion is unpredictable *a priori* in both methods, although, it's located with great precision *a posteriori*. All processing methods can integrate more than one copy of the transgene chimera in the host organism, but with the biolistic method multiple copies of transforming are produced and, in maize, tens of copies have been detected (Mehlo *et al.*, 2000).

La quimera incluye básicamente, un gene estructural, un promotor constitutivo, y pequeñas secuencias terminales de ADN. Esta quimera transgénica se inserta en el genoma del transformando, lo que se logra mediante dos métodos básicos: transformación mediada por *Agrobacterium* y transformación por introducción física o química del ADN.

En maíz, los métodos directos son los más utilizados en la TADNR: el método biolístico y el agrolístico (Hansen y Chilton, 1996). El locus de inserción transgénica es impredecible *a priori* en ambos métodos, aunque sí es ubicable con gran precisión *a posteriori*. Todos los métodos de transformación pueden integrar más de una copia de la quimera transgénica en el organismo receptor; sin embargo, con el método biolístico se producen múltiples copias por transformando y en maíz se ha podido detectar decenas de copias (Mehlo *et al.*, 2000).

El promotor constitutivo más usado, aunque no el único, es el CaMV35S que se obtiene a partir del virus del mosaico de la coliflor. Este promotor actúa de manera independiente del sistema regulatorio del transformando. Por lo tanto, las expresiones de los genes estructural, marcador, y el promotor constitutivo son somáticos; esto es, se expresan en cada una de las células del transformando. Aunque el gen estructural puede provenir de un organismo de la misma especie, que se intenta transformar lo que se conocería como evento cisgénico (Schubert y Williams, 2006), no prescindiría del resto de los elementos acompañantes de la quimera, ni del método de inserción.

La transformación biolística del maíz se hace a través de células de embriones inmaduros, las cuales se seleccionan para producir explantes, plántulas y posteriormente plantas maduras, que servirán como material básico para la producción de semilla transgénica y que aquí llamamos “línea nodriza”. Después de un proceso exhaustivo de selección de la(s) planta(s) transformadas, que incluye la evaluación de la estabilidad genética del transformando, puede seguir un proceso de cruzamientos sexuales para transferir el inserto transgénico de la “línea nodriza”, a una de las líneas parentales del híbrido de destino. Esta transferencia implica varios ciclos de retrocruzamiento hacia la línea parental para recuperar una gran fracción de su genotipo; si bien, no se puede descartar al ligamiento residual de alelos, potencialmente indeseables, de genes contiguos al inserto transgénico de la línea nodriza (Gepts, 2002), por lo que puede ocurrir que el híbrido transgénico no tenga contraparte exacta de líneas isogénicas, aunque es factible obtenerla.

The most widely used constitutive promoter, although is not unique, is the CaMV35S obtained from the mosaic virus of cauliflower. This promoter acts independently of the regulatory system of the transformando. Therefore, the expression of structural, marker and the constitutive promoter genes are somatic; i. e., they expressed in each of the transforming cells. Although, the structural gene may come from an organism of the same species that is trying to be transformed, what is known as cisgenic event (Schubert and Williams, 2006), it would not be dispensed of the rest of the chimera accompanying elements, or the insertion method.

The biolistic transformation of maize is done through immature embryo cells, which are selected to produce explants, seedlings and mature plants later, which will serve as background material for the production of transgenic seeds that is called “nurse line”. After a thorough process of selection(s) of transformed plant(s), which includes assessing the genetic stability of the transformant, it can follow a sexual crosses process to transfer the transgenic insert of the “nurse line” to one of the parental lines of the destination hybrid. This transfer involves several cycles of backcrossing to the parental line in order to retrieve a large fraction of its genotype; although, potentially undesirable residual linkage of alleles of adjacent genes to transgenic insert of the nurse line, cannot be ruled out (Gepts, 2002), so it may happen that, the transgenic hybrid has no exact counterpart of isogenic lines, been feasible to obtain it though.

There are no current developments in genetic engineering for manipulating yield quantitative traits, in the same way it is done with the qualitative characters available in the market. This is due to its still insufficiently development to address the complexity of quantitative traits; for that reason, it is typically chosen as transforming a high yield potential hybrid that has been developed through classical genetic improvement.

The knowledge developed by molecular biology and genetic engineering has been captured and concentrated by private companies that take advantage of the capital protection system, to demand the payment of royalties for access to these technologies. According to Agbios (2009), there are currently 53 independent transgenic events (ITE) in the world market for edible maize seeds, out of which, 27 are from the U. S. A. market. The 53 ITE involve a limited number of genes (CERA, 2011) in 53 loci; probably, the 53 loci are scattered in the chromosomal space of maize.

No hay desarrollos actuales de la ingeniería genética en que se manipule a los caracteres cuantitativos del rendimiento, de la misma manera que lo hace con los caracteres cualitativos disponibles en el mercado. Esto se debe a su todavía insuficiente desarrollo para abordar la complejidad de los rasgos cuantitativos; por tal motivo, se escoge típicamente como transformando, a un híbrido de alto potencial de rendimiento, que ha sido desarrollado mediante el mejoramiento genético clásico.

El conocimiento desarrollado por la biología molecular y la ingeniería genética, ha sido acaparado y concentrado por empresas privadas que aprovechan el sistema de protección del capital, para demandar el pago de regalías por el acceso a esas tecnologías. Según Agbios (2009) hay en la actualidad 53 eventos transgénicos independientes (ETI) en el mercado mundial de semillas de maíz comestible, de los que 27 son del mercado de EE.UU. Los 53 ETI involucran a un número limitado de genes (CERA, 2011) en 53 loci; probablemente, esos 53 loci se encuentran dispersos en el espacio cromosómico del maíz.

Se ha demostrado que el hecho en sí no es relevante, mientras cada híbrido de maíz funcione con un evento transgénico o bien, con unos pocos que pueden haber sido producidos mediante apilamiento de genes o acumulados por cruzamiento sexual. Esta estrategia funciona para los productores que adquieren semilla transgénica cada año y procesan o venden toda su producción de grano. En cambio, la dispersión de semilla con transgenes acumulados sí puede ser causa de alarma para los productores que cultivan su propia semilla y la cruzan de manera inadvertida con diferentes maíces transgénicos, puesto que las progenies sucesivas acumularían los insertos transgénicos por herencia mendeliana (Kato, 2006; Turrent *et al.*, 2009a y 2009b). Además, a diferencia del proceso de generación de un híbrido transgénico, el productor no podría eliminar *a posteriori* a las plantas transformadas defectuosas o genéticamente inestables.

DISCUSIÓN

¿Existen diferencias fundamentales entre el mejoramiento genético clásico (MGC) y el mejoramiento por ingeniería genética (MIG)? ¿Es el MIG una extensión del MGC más eficiente, más preciso y que da mayor seguridad al consumidor? (Hansen, 2000; National Research Council EE.UU., 2001).

It has been shown that, the fact itself is not quite relevant, as each maize hybrid works with a transgenic event or with a few that may have been produced by gene stacking or accumulated by sexual crossing. This strategy works for farmers, who buy transgenic seeds each year and processed or sell all their grain production. In contrast, seed dispersal with transgenes accumulated can be an alarm caused for producers who grow their own seed and inadvertently crossed with different GM maize, since the successive progeny would accumulate transgenic inserts by Mendelian inheritance (Kato, 2006; Turrent *et al.*, 2009a; 2009b). Furthermore, unlike the process of generating a transgenic hybrid, the producer could not eliminate *a posteriori* defective transformed plants or genetically unstable.

DISCUSSION

Are there any fundamental differences between the classic genetic improvement (CGI) and genetic engineering improvement (GEI)? Is GEI an extension of CGI but more efficient, more accurate and gives more certainty to the consumer? (Hansen, 2000; U. S. A. National Research Council, 2001).

Both methods of plant breeding, CGI and GEI pursue goals that can be complementary. Nevertheless, they have profound methodological differences associated with deep differences in their products. The main objective of the CGI in maize is to develop superior phenotypes for their intrinsic yield (Gurian-Sherman, 2009) and characteristics associated with grain quality as well as adaptation to a part of the burdens of an agro-ecosystem. There is no flow of foreign DNA, as favorable source of DNA is used the large gene pool of the species expressed in alleles of genes associated with qualitative and quantitative traits scattered in about 350 maize races, only in America (Vigouroux *et al.*, 2008).

The CGI works within the limits of sexual compatibility and follows a long-term ongoing process to gather or combine alleles that make a superior phenotype for an agro-ecosystem. At this stage, the GEI seeks to confer adaptation or resistance to maize against any oppression of the agro-ecosystem, typically going beyond the known genetic reservoir of *Zea mays* L.; this procedure introduces foreign DNA as a central tool. At the present trade stage,

Ambos procedimientos de mejoramiento de plantas, MGC y MIG persiguen objetivos que pueden ser complementarios. Aún así, tienen profundas divergencias metodológicas que se asocian con profundas diferencias en sus productos. El objetivo central del MGC en el maíz es desarrollar fenotipos superiores por su rendimiento intrínseco (Gurian-Sherman, 2009) y características asociadas a la calidad del grano, así como por su adaptación a parte de los agobios de un agro-ecosistema específico. No hay flujo de ADN extraño, se aprovecha como fuente de ADN favorable, al amplio reservorio genético de la especie expresado en alelos de genes, asociados a caracteres cualitativos y cuantitativos dispersos en cerca de 350 razas de maíz, tan sólo en el continente Americano (Vigouroux *et al.*, 2008).

El MGC funciona dentro de los límites de la compatibilidad sexual y sigue un proceso progresivo de largo plazo, para reunir o combinar los alelos que hagan a un fenotipo superior para un agro-ecosistema. En la etapa actual, el MIG persigue conferir adaptación o resistencia del maíz, en contra de algún agobio del agroecosistema, yendo típicamente más allá del reservorio genético conocido de la especie *Zea mays mays* L.; este procedimiento introduce ADN extraño como herramienta central. En la etapa actual comercial, el MIG funciona solamente con caracteres de tipo cualitativo con efecto sobre el rendimiento operativo (Gurian-Sherman, 2009). Más que una extensión del MGC, el MIG funciona en su etapa actual como apéndice insertable en cualquier etapa del desarrollo del MGC.

Como asevera Gepts (2002) es inexacto que el MIG permita acelerar el avance del MGC. Son más bien los avances de la genética molecular, los que tienen la potencialidad de impulsar el progreso de ambos, MGC y MIG. También es inexacto asociar al MIG con productos de una mayor precisión y por tanto mayor seguridad para el consumidor que los productos derivados del MGC. Por el contrario, aquel es reconocidamente impreciso porque no es posible dirigir el inserto transgénico a un cromosoma específico y menos a un locus específico. Cada evento transgénico independiente implica un locus distinto generado al azar. Una vez transferido el inserto transgénico y seleccionado a la plántula transgénica, se puede conocer la posición del inserto con precisión.

La dispersión de eventos transgénicos independientes en el espacio cromosómico, multiplica significativamente el grado de dificultad para entender los efectos e interacciones genéticas *cis* y *trans* de los genes estructurales, marcador

the CGI works only with qualitative characters with effect on operational yield (Gurian-Sherman, 2009). More than an extension of the CGI, the GEI operates in its current stage as an appendix to be inserted in any development stage of the CGI.

According to Gepts (2002), it is untrue that, the GEI could accelerate the progress of CGI. The advances in molecular genetics have the potential to promote the progress of both, CGI and GEI. It is also inaccurate to associate the GEI with greater precision products and, therefore, greater safety for the consumer than products derived from CGI. On the contrary, that is admittedly imprecise because it is not possible to direct the transgenic insertion to a specific chromosome, let alone to a specific locus. Each independent transgenic event involves a different locus randomly generated. Once the transgenic insertion transfer is transferred and the transgenic seedlings are selected, the position of the insertion can be known precisely.

The dispersion of independent transgenic events in the chromosomal space, significantly multiplies the difficulty degree for understanding genetic effects and interactions of *cis* and *trans* of structural genes, marker and constitutive promoter in the genome, transcriptome, proteome, interactome and metabolome of the transformant (Quist *et al.*, 2007) and the potential risks (Hilbeck *et al.*, 2004). The GEI introduces another element of uncertainty in the CGI, as it could negatively modify the elements of natural genetic recombination during sexual reproduction of maize. Although, the CGI works within the framework of artificial selection of genotype/phenotype, it is much more harmonious with the changes that occur in maize populations.

When applying CGI to maize, it is not possible to know *a priori* the epistatic, pleiotropic and collateral effects result from the addition of a new favorable allele on the superior phenotype in an agro-ecosystem. Hence, the safety of improved crops to the consumer is knowable only *a posteriori*. The improved crop can be allergenic to some fraction of consumers of improved wheat, apple and others. For its condition of CGI appendix, the GEI applied to maize, in addition to the *a priori* lack of knowledge of epistatic effects, pleiotropic and side effects of CGI, the *a priori* ignorance derived from the processing itself, as the GEI uses the CGI product as the basis for transformation. There are evidences *a posteriori* of additional effects resulting from the processing despite its proclaimed

y el promotor constitutivo con el genoma, transcriptoma, proteoma, interactoma y metaboloma del transformando (Quist *et al.*, 2007) y de los riesgos que pueden derivarse (Hilbeck *et al.*, 2004). El MIG introduce un elemento más de incertidumbre en el MGC ya que se podrían modificar negativamente los elementos de recombinación genética natural, durante la reproducción sexual del maíz. Aunque el MGC funciona dentro del esquema de selección artificial del genotipo/fenotipo, es mucho más armónico con los cambios que se van produciendo en las poblaciones de maíz.

No es posible, al aplicar el MGC al maíz, conocer *a priori* los efectos epistáticos, pleiotrópicos y colaterales, derivados de la adición de un nuevo alelo favorable sobre el fenotipo superior en un agro-ecosistema. De ahí que la inocuidad del cultivo mejorado para el consumidor sólo sea conocible *a posteriori*. Puede el cultivo mejorado ser alergénico para alguna fracción de los consumidores del trigo mejorado, de la manzana, y otros. Por su condición de apéndice del MGC, el MIG aplicado al maíz, suma al desconocimiento *a priori* de los efectos epistáticos, pleiotrópicos y colaterales del MGC, el desconocimiento *a priori* derivado de la transformación en sí, ya que el MIG usa el producto del MGC como base para la transformación. Hay evidencias *a posteriori* que los efectos adicionales derivados de la transformación a pesar de su proclamada superior precisión, podrían no ser inocuos al consumidor, como se deriva de estudios con animales de laboratorio (Serallini *et al.*, 2007; Magaña-Gómez *et al.*, 2008).

La decisión del productor agrícola de adoptar tecnología de maíz, producto del MGC o el MIG requiere información objetiva sobre el desempeño de campo de sus productos. Con frecuencia, el desempeño del producto del maíz transgénico se confunden los efectos de ambos métodos, MGC y MIG. Hay un consenso en la comunidad agronómica de que la evaluación del desempeño de un híbrido transgénico en un agroecosistema dado, debe usar como testigo al híbrido no transgénico de sus isolíneas y no a otros híbridos no transgénicos de uso comercial. De esta manera se intenta eliminar aquella confusión (Cox *et al.*, 2009). Sin embargo, la diferencia medida en los desempeños puede seguir sobreestimando el efecto de la transformación, porque éste incluye a la interacción entre ambos métodos. Una evaluación de esos efectos requeriría el diseño factorial 2², que incluyera a un híbrido comercial no transgénico de uso comercial en el agro-ecosistema, al híbrido de isolíneas, y las versiones transgénicas de ambos.

superior accuracy; they may not be safe for consumers, as known by studies with laboratory animals (Serallini *et al.*, 2007; Magaña-Gómez *et al.*, 2008).

The farmer's decision to adopt maize technology, result of CGI or GEI requires objective information on the field yield of its products. Often, the yield of transgenic maize products confuses the effects of both methods, CGI and GEI. There is an agricultural community *consensus* that, for the yield evaluation of a transgenic hybrid in a determined agro-ecosystem, a non-transgenic hybrid in its isolines must be used as a control and not another non-transgenic hybrid of commercial use. And thus, try to eliminate the confusion (Cox *et al.*, 2009). However, the measured difference in yield may still be overestimating the effect of transformation, because it includes the interaction between the two methods. An assessment of these effects would require the 2² factorial designs, which would include a non-transgenic commercial hybrid of commercial use in the agro-ecosystem, the isolate hybrid and transgenic versions of both.

2. "The transformation by GEI is equivalent to a natural mutation" (Bourlag, 2000; Prakash, 2001).

It makes no sense to discuss the equivalence between GEI transformation and "natural" mutations. This statement is more a propaganda argument, which seeks to soften the criticism of GEI procedures that break the natural barriers of DNA transfer, between organisms, than a discussion topic between alternate positions. In principle, any alteration or modification of genetic information in DNA is a mutation (Bolivar, 2001); therefore, our line of argument and discussion is directed toward the implications of the mutation produced by transgenesis in the genotype. These implications are derived from: a) the location of the resident gene and its polymorphism (alleles); b) the expression regulation; and c) interaction with the transcriptome, proteome, interactome and metabolome.

The locus of a gene is fixed in chromosomal space and is shared in the species with other alleles of the same gene (polymorphism), but it only occurs in a homozygous genotype or two in a heterozygous genotype. In this case there is an allele in the maternal chromatid and other in the paternal, establishing in its expression relationships of additivity, dominance, overdominance or recessiveness. The free crossing of a maize population who had the

2. “La transformación mediante el MIG es equivalente a una mutación natural” (Bourlag, 2000; Prakash, 2001).

No tiene ningún sentido discutir la equivalencia entre transformación por MIG y mutaciones “naturales”. Esta aseveración es más un argumento propagandístico, que trata de amortiguar las críticas a los procedimientos del MIG que rompen las barreras, esa sí naturales, de transferencia de ADN entre organismos, que es un tema importante de discusión entre posiciones alternas. En principio, cualquier alteración o modificación a la información genética contenida en el ADN es una mutación (Bolívar, 2001); por lo tanto, nuestra línea de argumentación y discusión está dirigida hacia las implicaciones de la mutación producida por transgénesis en la esfera del genotipo. Estas implicaciones derivan de: a) la ubicación del gene residente y su polimorfismo (alelos); b) la regulación de expresión; y c) la interacción con el transcriptoma, proteoma, interactoma y metaboloma.

El locus de un gen es fijo en el espacio cromosómico, y es compartido en la especie con otros alelos del mismo gen (polimorfismo), aunque sólo uno ocurre en un genotipo homocigótico o bien dos en un genotipo heterocigótico. En este caso hay un alelo en la cromátida materna y otro en la paterna, estableciéndose en su expresión relaciones de aditividad, dominancia, superdominancia o recesividad. El cruzamiento libre de una población de maíz que contuviera en conjunto los 18 alelos de un gene encontrados por Doebley y col (1985), en razas nativas mexicanas produciría progenies que contendrían uno o dos alelos del mismo gen, en genotipos homocigóticos o heterocigóticos por lo que no habrá acumulación progresiva de alelos. La mutación transgénica en cambio, podemos inferir que carece de polimorfismo (no tiene alelos) y el locus es fijo una vez realizada la inserción.

Los 53 ETI del mercado mundial de semillas de maíz transgénico o su mayoría, tienen diferentes loci, siendo cada uno un transgén (misma o diferente quimera, diferente locus). Durante el cruzamiento libre de una población de mutantes transgénicos que reúna a esos 53 transgenes, después de suficientes ciclos, podrán aparecer genotipos en los que hubiera desde cero hasta los 53 insertos, como homocigotes o como heterocigotes. Lo mismo ocurrirá con el cruzamiento libre entre los 53 ETI y cada una de las razas nativas de México, expuestas a su interacción genética (a través del mejoramiento genético autóctono) durante suficiente tiempo. La diferencia entre el maíz nativo, con sus

18 alelos de un gene found by Doebley and Col (1985) in Mexican landraces would produce progenies which contain one or two alleles of the same gene, in homozygous or heterozygous genotypes, so there will not be progressive accumulation of alleles. The transgenic mutation however, does not have polymorphism (does not have alleles) and the locus is fixed, once the insertion is made.

The 53 ITE of the world’s market of genetically modified maize seeds or most of them have different loci, each of them is a transgene (same or different chimera, different locus). During the free crossing of a population of transgenic mutants that brings together the 53 transgenes, after sufficient cycles, it may appear genotypes which would have from zero to 53 inserts, as homozygous or heterozygous. The same will happen to the free cross between the 53 ITE and each of the native races of Mexico exposed to their genetic interaction (through autochthonous genetic improvement) for long enough. The difference between the native maize, with its resident genes and transgenic maize with the alteration of genetic information may be markedly significant in the field of genotyping.

The expression of each allele is regulated by the genome and epigenome to be activated or deactivated, according to a growth-development plan of the genotype. In contrast, transgenic maize autonomously expresses the transgene product, without pause. The combined effect of the transgenes accumulation and its potentially uninterrupted somatic expression could be deleterious in the genotype as inferred by several authors (Kato, 2006; Turrent *et al.*, 2009a; 2009b).

CONCLUSIONS

The classical genetic improvement (CGI) and genetic engineering improvement (GEI) are fundamentally different, despite their superficial similarity. The CGI uses favorable qualitative and quantitative phenotypic traits existing in genetic diversity of the species, by developing superior phenotypes for an agro-ecosystem. In contrast, in the current operating environment, the GEI excludes quantitative traits, which makes it dependent on the CGI when developing a superior phenotype in the agro-ecosystem. The proclaimed accuracy of the GEI is limited to the exact knowledge of the transgenic locus, once the

genes residentes y el maíz transgénico, con la alteración de la información genética puede ser marcadamente significativa en la esfera del genotipo.

La expresión de cada alelo es regulada por el genoma y epigenoma para activarse o desactivarse de acuerdo con un plan de crecimiento-desarrollo del genotipo. En cambio, el maíz transgénico se expresa de manera autónoma el producto del transgene, sin pausa. El efecto conjunto de la acumulación de transgenes y su expresión somática potencialmente ininterrumpida, podría alcanzar ser deletéreo en el genotipo según es inferido por varios autores (Kato, 2006; Turrent *et al.*, 2009a y 2009b).

CONCLUSIONES

EL mejoramiento genético clásico (MGC) y el mejoramiento por ingeniería genética (MIG) son fundamentalmente distintos, a pesar de su similitud superficial. El MGC recurre a caracteres fenotípicos cualitativos y cuantitativos favorables, ya existentes en la diversidad genética de la especie al desarrollar fenotipos superiores para un agro-ecosistema. En cambio, en el ámbito operativo actual, el MIG excluye a los caracteres cuantitativos, que lo hace dependiente del MGC al desarrollar un fenotipo superior en el agro-ecosistema. La precisión proclamada del MIG, se limita al conocimiento exacto del locus transgénico una vez hecha la inserción de una quimera transgénica. Sin embargo, esa inserción se realiza sin blanco definido (en un cromosoma y menos en un locus), acarreando diversas consecuencias, *inter alia*: a) una posible acumulación de transgenes en las progenies de cruzamiento sexual; y b) no se mejora el desconocimiento *a priori* de los efectos epistáticos, pleiotrópicos o colaterales que ocurren bajo el MGC, mientras el MIG no ofrece garantía de que sus efectos noveles sean inocuos para el consumidor o el ecosistema.

Hay implicaciones para la mutación por transgénesis en la esfera del genotipo que derivan de por lo menos: a) la inserción reconocidamente imprecisa de los transgenes en el espacio cromosómico, que dificulta el conocimiento de las interacciones *cis* y *trans* de los componentes del inserto transgénico con el genoma, y de los riesgos que pueden derivarse; y b) la regulación de la expresión del transgene en el espacio genómico del transformando.

insertion on a transgenic chimera is made. However, this insertion has not a defined target (in a chromosome nor in a locus), carrying a number of consequences, *inter alia*: a) a possible transgenes accumulation in the progenies of sexual crosses; and b) there are no improves in *a priori* knowing of epistatic effects, pleiotropic or collateral that occur under the CGI, while GEI offers no guarantee that its effects are safe for the consumer or the ecosystem.

There are implications for the mutation by transgenesis in the area of genotype derived from at least: a) the admittedly imprecise insertion of transgenes in the chromosome space, which hinders the knowledge of *cis* and *trans* interactions of the components of transgenic insertion with the genome and the potential risks, b) the regulation of transgene expression in genomic space of the transforming.

End of the English version



LITERATURA CITADA

- Agbios. 2009. GM database. Information on GM approved products. Merrickville, Ontario, Canada. URL: <http://www.agbios.com/dbase.php>.
- Benz, B. F.; Sánchez-Velásquez, L. R. and Santana-Michel, F. 1990. Ecology and ethnobotany of *Zea diploperennis*: preliminary investigations. *Maydica* 35:85-98.
- Bernardo, R. 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. *Crop Sci.* 48:1649-1664.
- Blanc, G. and Wolfe, K. H. 2004. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes. *Plant Cell.* 16:1667-1678.
- Bolívar, Z. F. G. 2001. Moléculas informacionales y el origen de la vida. In: "una visión integradora, universo, vida, hombre y sociedad" Bolívar, F. G. y Rudomín, P. (eds). El Colegio Nacional, D. F., México. 129:117-153.
- Bourlag, N. 2000. Ending world hunger. The promise of biotechnology and the threat of antiscience zealotry. *Plant Physiol.* 124:487-490.

- Center of Environmental Risk Assessment (CERA). 2011. GM Crop Database. International Life Sciences Institute, Washington D. C. URL: <http://www.cera-gmc.org/index.php?action=gm-crop-database>.
- Cox, W. J.; Hanchar, J. and El Shields. 2009. Stacked corn hybrids show inconsistent yield and economic responses in New York. *Agronomy J.* 101(6):1530-1537.
- Doebley, J. F.; Goodman, M. M. and Stuber, C. W. 1985. Isozyme variation in the races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72(5):629-639.
- Duffy, M. 2001. Who benefits from biotechnology? Address to the seed trade association meeting on. Chicago II. The New Farm, Rodale Institute. URL: <http://www.newfarm.org/depts/gleanings/1203/duffybiotech.shtml>.
- Ellstrand, N. C. 2003. *Dangerous liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives.* Baltimore, M. D. John Hopkins University Press.
- Faria, C. A.; Wäckers, F. L.; Pritchard, J.; Barret, D. A. and Turlings, T. C. 2007. High susceptibility of Bt maize to aphids enhances the performance of parasitoids of Lepidopteran pests. *PLoS ONE* 2(7):e600. doi: 10.1371/journal.pone.0000600.
- Gaut, S. de'Ennequin, M. L. T.; Peek, A. S. and Sawkins, M. C. 2000. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97(13):7008-7015.
- Gepts, P. 2002. A comparison between crop domestication, plant breeding, and genetic engineering. *Crop Sci.* 42:1780-1790.
- Gurian-Sherman D. 2009. Failure to yield. Evaluating the performance of genetically engineered crops. union of concerned scientists. UCS publications. Two Brattle Square. Cambridge, MA 022-38-9105. 42 p.
- Hallauer, A. R. 2007. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: lessons from maize. *Crop Sci.* 47: S-4-S-19. http://scijournals.org/cgi/content/full/47/Supplement_3/S-4.
- Hansen, M. K. 2000. Genetic engineering is not an extension of conventional plant breeding. Consumer Policy Institute. <http://www.consumersunion.org/food/widecpi200.htm>.
- Hansen, G. and Chilton, M. D. 1996. "Agrologic" transformation of plant cell: Integration of T-strands generated *in planta*. *PNAS.* 93(25):14978-14983.
- Hilbeck, A.; Andow, D. A.; Birch, A. N. E.; Fitt, G. P.; Jhonston, J.; Nelson, K. C.; Oser, E.; Sanga, J.; Underwood, E. and Wheatley, R. 2004. Risk assessment of Bt maize in Kenya: synthesis and recommendations. *In: environmental risk assessment of genetically modified bt maize in Kenya.* Hilbeck, A. and Andow, D. A. (eds.). Series Editors Kapuscinsky, A. R. and Schei, J. P. 8:251-266.
- Hudspeth, R. L. and Guala, J. W. 1989. Structure and expression of the maize gene encoding the phosphoenolpyruvate carboxylase isozyme involved in C4 photosynthesis. *Plant Molec. Biol.* 12(5):579-589.
- International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications. 2008. UR: <http://www.isaaa.org/resources/publications/briefs/37/ppts/slides/Global-Status-Map-2007.pdf>; y <http://www.cera-gmc.org/?action=gm-crop-database>.
- Kallman, M. 2008. Genetically modified crops and the future of world agriculture. World Resources Institute. <http://earthtrends.wri.org/updates/node/313>.
- Kato, Y. A. 2006. Variedades transgénicas y el maíz nativo en México. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo* 1(2):101-109.
- Magaña-Gómez, J. A.; López Cervantes, G.; Yépiz-Plascencia, G. and Calderón de la Barca, A. M. 2008. Pancreatic response of rats fed genetically modified soybean. DOI: 10.1002/jat.1319. *J. Appl. Toxicol.* 28:217-226.
- Matsuoka, Y.; Vigoroux, Y.; Goodman, M. M.; Sanchez, J.; Buckner, E. and Doebley, J. A. 2002. Single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 99:6080-6084.
- Mehlo, L.; Mazithulela, G.; Twyman, R. M.; Boulton, M. I.; Davies, J. W. and Christou, P. 2000. Structural analysis of transgene rearrangements and effects on expression in transgenic maize plants generated by particle bombardment. *Maydica.* 45:277-287.
- Moose, S. P. and Mumm, R. H. 2008. Molecular plant breeding as the foundation for 21st Century crop improvement. *Plant Phys.* 147:969-977.
- National Research Council (US). 2001. Committee on genetically modified pest-protected plants: Science and Regulation National Academy Press, Washington, D. C.
- Netto, A. 2008. GMO Seeds: MNCs gaining total control over farming. July 30, 2008 news. Global Research. URL: <http://www.globalresearch.ca/index.php?context=va&aid=7602>.

- Paterson, A. H.; Bowers, J. E. and Chapman, B. M. 2004. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 101(26):9903-9908.
- Prakash, C. 2001. The genetically modified crop debate in the context of agricultural evolution. *Plant Physiol*. 126:8-15.
- Pusztai, A. 2002. Can science give us the tools for recognizing possible health risks for GM food? *Nutrition and Health*. 16:73-84.
- Quist, D.; Nielsen, K. M. and Traavik, T. 2007. The complex and interactive pathway from (trans) genes to proteins. *In: biosafety first*. Traavick, T. and Ching, L. L. Third world network and centre for biosafety Malaysia and Norway. 3:49-64.
- Ragot, M. and Lee, M. 2007. Marker-assisted selection in maize: current status, potential limitations and perspectives from private and public sectors. *In: marker-assisted selection. Current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish*. Guimaraes, E.; Ruane, J.; Scherf, B. D.; Sonnino, A. and Dargie, J. D. (eds.). Food and Agriculture Organization of the United Nations. 117-167 pp.
- San Miguel, P.; Gaut, B. S.; Thikonov, A.; Nakajima, A. and Bennetzen, J. L. 1998. The paleontology of intergene retrotransposons in maize: Dating the Strata. *Nat. Genet*. 20:43-45.
- Schnable, P. K. 2009. plus 128 coauthors. The B73 genome: complexity, diversity and dynamics. *Science*. Vol. 326. URL: <https://www.sciencemag.org>.
- Schubbert, R.; Renz, D. and Schmitz, D. 1997. Foreign (M13) DNA ingested by mice reaches peripheral lymphocytes, spleen and liver via the intestinal wall mucosa and can be covalently linked to mouse DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94(3):961-966.
- Schubert, D. and Williams, D. 2006. Cisgenic as a product designation. Doi:10.1038/nbt1106-1327. *Nature Biotechnology*. 24(11):1327-1329.
- Serallini, G. E.; Cellier, D. and de Vendomois, J. S. 2007. New analysis of a rat feeding study with genetically modified maize reveals signs of hepatorenal toxicity. *Arch. Environ. Contam. Toxicol*. 52:596-602.
- Shull, G. H. 1910. Hybridization methods in corn breeding. *Am. Breeders' Assoc. Mag*. 1:98107.
- Smith, J. M. 2007. Genetic roulette: the documented health risks of genetically engineered foods. Yes! Books. Fairfield IA. 52556. 320 p.
- Swanson-Wagner, R. A.; Hia, Y.; DeCook, R.; Borsuk, L. A.; Nettleton, D. and Schnable, P. 2006. All possible modes of gene action are observed in a global comparison of gene expression in maize F1 hybrid and its inbred parents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 103(18):6805-6810.
- Swigonova, S.; Lai, J.; Ma, J.; Ramakrishna, W.; Llaca, V.; Bennetzen, J. and Messing, J. 2004. Close split of sorghum and maize genome progenitors. *Genome Research*. 14:1916-1923.
- Traavick, T.; Nielsen, K. M. y Quist, D. 2007a. Genetically engineered cells and organisms: substantially equivalent or different? *In: biosafety first*. Traavick, T. and Ching, L. L. (eds.). Third world network and centre for biosafety and Malaysia and Norway. Ch. 8. 137-152 pp.
- Traavick, T.; Nielsen, K. M. y Quist, D. 2007b. Genetic engineering of living cells and organisms. *In: biosafety first*. Traavick, T. and Ching, L. L. (eds.). Third world network and centre for biosafety and Malaysia and Norway. 4:65-105.
- Turrent-Fernández, A.; Serratos-Hernández, J. A.; Mejía-Andrade, H. y Espinosa-Calderón, A. 2009a. Propuesta de cotejo de impacto de la acumulación de transgenes en el maíz (*Zea mays*. L.) nativo mexicano. *Agrociencia*. 43:257-265.
- Turrent-Fernández, A.; Serratos-Hernández, J. A.; Mejía-Andrade, H. y Espinosa-Calderón, A. 2009b. Liberación comercial de maíz transgénico y acumulación de transgenes en razas de maíz mexicano. *Rev. Fitotec. Mex*. 32(4):257-263.
- Vigorous, Y.; Glaubitz, J. C.; Matsuoka, Y.; Goodman, M. M.; Sanchez, J. and Doebley, J. 2008. Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites. *Ame. J. Bot*. 95(10):1240-1253.
- Wilkes, H. G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala, and the improvement of maize. *Econ. Bot*. 31:254-293.
- Wellhausen, E. J.; Roberts, L. M. and Hernández, X. E. 1952. Races of maize in Mexico. The Bussey Inst., Harvard University, Cambridge, Mass.
- World Resources Institute (WEI). 2003. URL: <http://www.earthtrends.wri.org/pdf/library/data-tables/agr1-2005.pdf>.
- Wright, S. I.; Bi, I. V.; Shroeder, S. G.; Yamasaki, M.; Doebley, J. F.; McMullen, M. and Gaut, B. S. 2005. The effects of artificial selection on the maize genome. *Sci*. 308(5726):1310-1314.