

DIVERSIDAD DEL GEN DE SUPEROXIDO DISMUTASA ASOCIADO CON ESTRÉS OXIDATIVO EN POBLACIONES DE *Dactylis glomerata*

DIVERSITY OF THE OXIDATIVE STRESS-ASSOCIATED GENE SUPEROXIDE DISMUTASE IN *Dactylis glomerata* POPULATIONS

O. Esquivel A., R. Trejo C., A. Flores H., J. G. Arreola A., J. L. Blando N., F. Gómez L.

Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas. Universidad Autónoma Chapingo. Apdo. Postal 8, C.P. 35230. Bermejillo, Dgo.

RESUMEN. Grandes regiones del mundo están siendo afectadas por el cambio climático global, efecto invernadero, erosión y desertificación, resultado de las actividades del hombre, repercutiendo en la pérdida de recursos bióticos y reducción en la diversidad genética. Para poder enfrentar y sobrevivir al estrés abiótico, que provoca estrés oxidativo varias especies de regiones áridas han desarrollado mecanismos de defensa que incluyen la presencia de sistemas antioxidantes. La superóxido dismutasa (SOD) primera línea de defensa y probablemente de tolerancia contra el estrés oxidativo, enzima que convierte al radical superóxido en peróxido de hidrógeno. El objetivo del trabajo fue identificar la diversidad del gen SOD en poblaciones de *Dactylis glomerata*. Se tomaron como base los registros de fragmentos de restricción (RFLPs) para el gen SOD en tres poblaciones del norte de Israel (Shimron, Carmel, Givat Hamore) y tres poblaciones del sur (Pura, Lalow, Sausana). Fueron analizadas a partir de autoradiografías, se identificaron los polimorfismos y se elaboraron matrices para registrar la presencia con valor de 1 o ausencia con valor de 0 de bandas de hibridación. Las matrices fueron empleadas para determinar la diversidad genética (h), el flujo de genes (Nm), así como la identidad y distancia genética entre las poblaciones. Los resultados indican que las poblaciones del norte de Israel (clima templado) eran poblaciones ancestrales comparadas con las poblaciones del sur de Israel (clima seco). Sin embargo, la diversidad del gen que codifica para SOD era más significativo en la población Pura.

PALABRAS CLAVE: estrés abiótico, RFLPs, SOD, estrés oxidativo, diversidad genética.

SUMMARY. Great areas of the world are being affected by global change, desertification and erosion. As a result, biologic and genetic diversity is decreasing, mostly in arid regions where the environmental conditions are more adverse. Plants and animals have evolved morphological, physiological and molecular characteristics to deal with the abiotic stress imposed by the environment in arid lands. It has been shown that water deficit, salinity, extreme temperatures and high irradiation causes oxidative stress. A number of plant species have evolved defense mechanisms against oxidative stress, including antioxidant systems. One member of these systems is superoxide dismutase (SOD), an enzyme that converts superoxide to hydrogen superoxide. The objective of this study was to identify the diversity of the gene that codes for SOD in six populations of *Dactylis glomerata* and to find phylogenetic relationships to other plant species. Restriction Fragment Length Polymorphisms (RFLP) for SOD in three populations of north Israel (Shimron, Carmel, and Givat Hamore) and three populations of south Israel (Pura, Lalow and Sausana) were analyzed. The results show that populations from north Israel (temperate climate) were ancestral to populations of South Israel (dry climate). However, diversity of the gene that code for SOD was significant greater in Pura population.

KEYWORDS: abiotic stress, RFLPs, SOD, oxidative stress, gene diversity.

INTRODUCCIÓN

Todas las regiones áridas se ven afectadas por cambio climático global, efecto invernadero, erosión y desertificación, resultado de las actividades del hombre que están repercutiendo en la pérdida de recursos bióticos y por consiguiente una reducción en la diversidad genética (O'Connell, 1995; Trejo, 2001).

En zonas áridas muchas especies vegetales están adoptando cambios fisiológicos, morfológicos y moleculares. Estos últimos cobran gran importancia en los últimos años, ya que se está logrando conocer el comportamiento básico de las plantas bajo estrés a través de la identificación y caracterización de genes involucrados (O'Connell, 1995; Trejo, 2001).

En condiciones naturales las plantas están expuestas a diversos tipos de estrés biótico y abiótico y su efecto se percibe con una disminución de la fotosíntesis y del crecimiento, asociada a alteraciones en metabolismo de carbono y del nitrógeno. A nivel molecular, el efecto es negativo como consecuencia del daño oxidativo, resultado del desequilibrio entre la producción del O_2 y consumo de oxígeno, función esencial para la vida de las plantas. Sin embargo, las plantas han desarrollado en el curso de la evolución una serie de mecanismos de defensa llamados antioxidantes (Foyer *et al.*, 1994; Simontacchi *et al.*, 2000).

La superóxido dismutasa (SOD), primer metaloenzima descubierta que convierte al radical superóxido (O_2^-) en peróxido de hidrógeno (H_2O_2), en todos los organismos aerobios al igual que en algunos anaerobios (McKersie, 1996; Perl-Treves y Perl, 2003). La SOD tiene un papel central en la defensa contra el estrés oxidativo (Beyer, *et al.*, 1991; Bowler *et al.*, 1992 citados por McKersie, 1996; Scandalios, 1993). Dentro de una célula, la SOD constituye la primera línea de defensa contra las especies reactivas de oxígeno (EROs) (Alscher *et al.*, 2002; Bannister *et al.*, 1987 citado por Perl-Treves y Perl, 2003).

Se han identificado tres clases de SOD en plantas, con base en su contenido del cofactor metálico. La FeSOD se encuentra solamente en los cloroplastos. Los eucariotes contienen generalmente MnSOD y se encuentra principalmente en las mitocondrias de las plantas y Cu/ZnSOD, están localizados en los cloroplastos, citosol, apoplasto y peroxisomas (Bowler *et al.*, 1992 citado por Dutilleul *et al.*, 2003).

La identificación de numerosos genes cuya expresión se ve incrementada en condiciones de estrés, puede servir como base para la obtención de plantas resistentes (Fernández y Gómez; 2002). Las técnicas DDRT, PCR, librerías de ADNc y el análisis Northern y marcadores moleculares, han sido utilizadas para caracterizar los genes que se expresan en condiciones ambientales adversas (Trejo, 2001).

En la actualidad hay sistemas de marcadores moleculares que son conocidos y utilizados en estudios de diversidad genética en plantas, tales como isoenzimas, polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (RFLP), herramientas moleculares que pueden determinar la diversidad genética si existen una gran heterosigosis en una población de plantas cultivadas o nativas (Trejo, 2001; Martin; 2002).

En México hay estudios que se han enfocado a evaluar los efectos que provocan los diferentes tipos de estrés

en términos de rendimiento, sin identificar cuales son los efectos que tienen esos factores a nivel molecular y en consecuencia a nivel metabólico. Por ello se plantea la necesidad de hacer trabajos en aspectos moleculares sobre el estrés oxidativo, dadas las condiciones geográficas y climáticas de México.

El objetivo de la investigación es identificar la diversidad del gen SOD en poblaciones de *Dactylis glomerata* de dos ambientes climáticos de Israel (templado y seco).

MATERIALES Y METODOS

Se tomaron como base los registros de fragmentos de restricción (RFLPs) del gen de SOD en seis poblaciones de *Dactylis glomerata* de dos ambientes climáticos de Israel (templado y seco), generados en un trabajo previo de Trejo (2001). La sonda del gen SOD fue obtenida mediante la selección diferencial en una librería de ADNc de plantas de *Dactylis glomerata* en condiciones de déficit hídrico (Trejo, 2001). El grupo del sur esta compuesto por 3 poblaciones; Pura (DactyPUs_H3), Sausana (DactySAs_H3), Lalow (DactyLAs_H3). El grupo del norte esta compuesto por 3 poblaciones; Shimron (DactySHn_H3), Carmel (DactyCAn_H3), Givat Hamore (DactyGHn_H3), donde *Dacty* significa *Dactylis glomerata*, las siguientes letras mayúsculas *PU*, *LA*, *SA*, *SH*, *CA*, *GH*, indican el nombre de la población, y la letra minúscula *n* y *s*, indican que son de la región norte y sur respectivamente y H3, indica el nombre de la enzima HindIII con que fue digerido el ADN.

Para la obtención de los RFLPs se aisló ADN genómico de 20 individuos de cada población. A 10 μ g de ADN de cada individuo se le agregaron 2 μ l (10 unidades/ μ l). Las 20 muestras de ADN digerido de cada población fueron sometidas a electroforesis en gel de agarosa al 0.8% a 70 V (4 V/cm). El ADN fue transferido a membranas de nylon Zetabind empleando una solución alcalina (NaCl 0.6 M y NaOH 0.4 M) y secadas al vacío a 80°C durante 1.5 a 2 horas. Las membranas fueron prehibridadas durante una noche una solución de Na_2HPO_4 0.5M, EDTA 1 mM, 1% de BSA, 7% de SDS y a un pH de 7.2. Posteriormente las membranas fueron hibridadas durante otra noche con la sonda del gen que codifica para superóxido dismutasa marcado con dCTP [^{32}P] a 68°C y agitación continua. Luego las membranas fueron lavadas con una solución de Na_2HPO_4 0.5 M, EDTA 0.5M, 10% de SDS, 3% de fish guts y pH de 7.2 (protocolo de fish guts). Las membranas fueron expuestas a película de rayos X (Midwest Scientific) en condiciones de bajas temperaturas (-80°C) durante 1 a 7 días (Trejo, 2001).

A partir de las autoradiografías se identificaron los polimorfismos y se elaboraron matrices con valores binarios para registrar la presencia de una banda en un genotipo toma el valor de 1 y su ausencia toma un valor de cero. Las matrices fueron empleadas para determinar el número de loci polimorficos y estimar la diversidad genética (h), el flujo de genes (Nm), así como la identidad y distancia genética entre las poblaciones. Las matrices de las bandas polimorficas fueron elaboradas en el paquete Microsoft Excel. Para el análisis de diversidad genética en las poblaciones se empleó el paquete computacional Popgene Versión 1.31.

La diversidad de genes se estimó por la heterocigosis en la población asumiendo el equilibrio de Hardy-Weinberg y calculando las frecuencias genotípicas a partir de las frecuencias alélicas. La heterocigosis fue estimada utilizando las matrices de RFLPs.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se identificaron los polimorfismos a partir de las autoradiografías, elaborandose matrices para registrar bandas de hibridación, la presencia representada con el valor 1 ó ausencia indicada con 0, con la sonda empleada para el gen SOD de *Dactylis glomerata* (Figura 1 y 2).

El número de loci puede ser identificado sobre la autoradiografía. La mayoría de los loci son polimórficos.

Los diferentes haplotipos pueden ser fácilmente identificados sobre las películas de rayos X. La presencia del alelo es representada por 1 en tanto que la ausencia es representada por 0.

Se llevo a cabo el análisis de las matrices utilizando el paquete PopGen Versión 1.31, en el cual se obtuvo la diversidad genética, flujo de genes, y arboles filogeneticos de las 6 poblaciones, divididas en dos grupos, el grupo del sur (Pura, Sausana, Lalow) y el grupo del norte (Shimron, Carmel, Givat Hamore). La diversidad de genes se estimó con la heterocigosis en la población asumiendo el equilibrio de Hardy-Weinberg.

Diversidad del gen SOD en poblaciones de *Dactylis glomerata* del grupo de la región sur

La población Pura, muestra una alta diversidad genética (0.4531), tanto que Lalow la diversidad genética es de (0.3225), donde esta ligeramente por abajo del promedio de este grupo (0.3753) (Cuadro 1). Sin embargo; Sausana, tiene una baja diversidad genética (0.2625) con respecto al promedio.

El flujo de genes definido como el número de migrantes cambiados en poblaciones locales por generación (Sun, 1997; citado por Trejo, 2001), fue estimado para el grupo de la región sur utilizando el método de Nei ((1987), citado por Trejo, 2001), con el coeficiente de diferenciación (Gst) como $Nm = 0.5(1 - Gst)/Gst$. El flujo de genes estimado para las tres poblaciones del grupo de la región sur, fue relativamente alto, con un promedio de 5.9040.

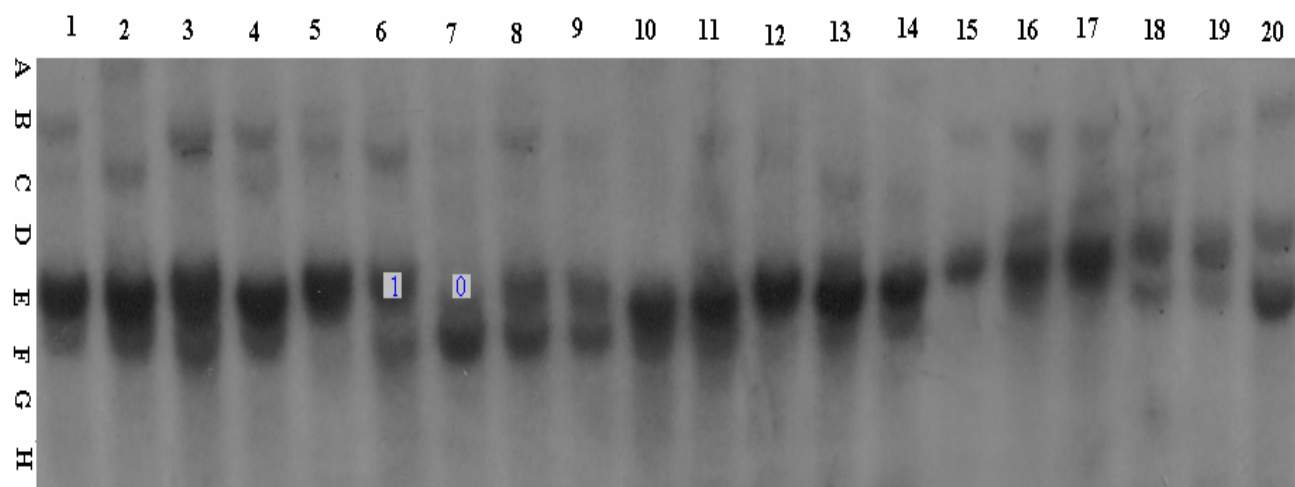


Figura 1. Autoradiografía representativa del ADN genómico de 20 individuos de una población de *Dactylis glomerata* de la localidad de Sausana digerida con la enzima HindIII, probada con un gen inducido por sequía.

Individuo	A	B	C	D	E	F	G	H
1	0	1	0	0	1	1	0	0
2	1	0	1	0	1	1	0	0
3	0	1	0	0	1	1	0	0
4	0	1	1	0	1	1	0	0
5	0	1	0	0	1	0	0	0
6	0	0	1	0	1	1	0	0
7	0	0	0	0	0	1	0	0
8	0	1	0	0	1	1	0	0
9	0	0	0	0	1	1	0	0
10	0	0	0	0	1	1	1	0
11	0	0	0	0	1	1	0	0
12	0	0	0	0	1	0	0	0
13	0	0	1	0	1	0	0	0
14	0	0	0	0	1	0	0	0
15	0	0	0	0	1	0	0	0
16	0	1	0	1	1	0	0	0
17	0	1	0	1	1	0	0	0
18	0	0	1	1	1	0	0	0
19	0	0	0	1	0	0	0	0
20	0	1	0	1	1	0	0	0

Figura 2. Matriz generada, a partir de una autoradiografía de una población de 20 individuos de *Dactylis glomerata* de la localidad de Sausana, cuyo ADN fue digerido con HindIII. Las filas representan los haplotipos de los individuos y las columnas la distribución de los alelos en la población.

Cuadro 1. Promedio de la diversidad genética del gen que codifica para SOD de *Dactylis glomerata* en 3 poblaciones del sur de Israel.

Población	h*		I*	
	*diversidad de genes		*Índice de información de Shannon's	
	Media	Error Est.	Media	Error Est.
Pura	0.4531	0.0099	0.6449	0.0103
Sausana	0.2625	0.0432	0.4016	0.0573
Lalow	0.3225	0.0346	0.4828	0.0484
Media del grupo del sur	0.3753	0.0138	0.5574	0.0159

En el Cuadro 2, se identifica que el grupo de las poblaciones del sur mantienen entre sí, una alta identidad genética con la población Pura arriba de 0.9. También estas poblaciones de la región sur, tienen una menor distancia genética, principalmente entre las poblaciones Sausana y Lalow, como se muestra en el dendrograma de la Figura 3.

Cuadro 2. Identidad genética (arriba de la diagonal) y distancia genética (debajo de la diagonal) del gen que codifica para SOD de *Dactylis glomerata* en tres poblaciones al sur de Israel.

	Pura	Sausana	Lalow
Pura	*****	0.9231	0.9272
Sausana	0.0800	*****	0.9611
Lalow	0.0756	0.0397	*****

El árbol filogenético o dendrograma de la Figura 3, se divide en dos subordenes equidistantes, uno de ellos

Pura, que muestra mayor distancia genética (3.88982) y es la población origen la cual evolucionó primero de este grupo y el segundo se subdivide en dos infraorden, dividiéndose en Sausana, Lalow siendo similares en su distancia genética.

Diversidad genética de las poblaciones de *Dactylis glomerata* del grupo de la región norte

La población Carmel mostró una alta diversidad genética (0.3575), Shimron su diversidad genética fue de (0.3113), la cual es ligeramente inferior al promedio de este grupo (0.3705) (Cuadro 3). Sin embargo en la población Givat Hamore, se observó una baja diversidad genética (0.2069), con respecto al promedio. El flujo de genes estimado para las tres poblaciones de la región norte, fue relativamente bajo, con un promedio de 1.8564.

La población de la región norte Shimron presentó una alta identidad genética con la población Givat Hamore (Cuadro 4), fue superior a 0.96. Mientras que la identidad genética fue menor para la población Carmel que fue de 0.82. La más baja identidad genética (0.70) se observó entre la población Carmel y Givat Hamore

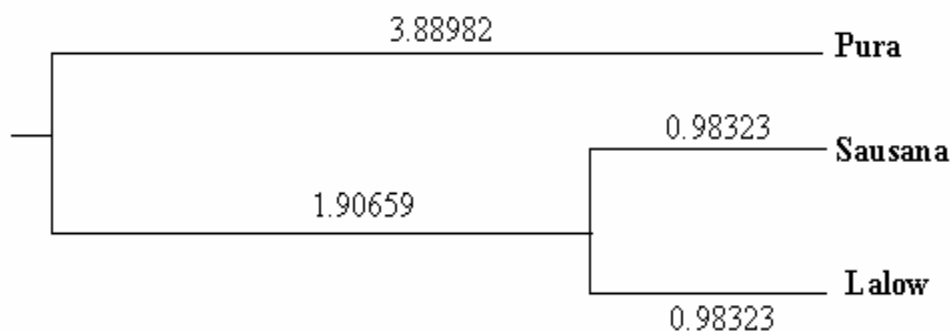


Figura 3. El Dendrograma generado del grupo del sur, basado en la distancia genética de Nei (1972) por el método: UPGMA. Modificado por el procedimiento NEIGHBOR de PHYLIP Version 3.5

Cuadro 3. Promedio de la diversidad genética del gen que codifica para SOD de *Dactylis glomerata* en 3 poblaciones del norte de Israel.

Población	h* * diversidad de genes		I* *Índice de información de Shannon's	
	Media	Error Est.	Media	Error Est.
Shimron	0.3113	0.0324	0.4707	0.0468
Carmel	0.3575	0.0376	0.5209	0.0516
Givat Hamore	0.2069	0.0455	0.3146	0.0649
Media del grupo del norte	0.3705	0.0118	0.5539	0.0130

La distancia genética es baja entre las poblaciones Shimron y Givat Hamore, cumpliéndose con la alta identidad genética que guardan entre sí, estas dos poblaciones. Sin embargo la distancia genética entre Carmel y Givat Hamore es mas grande de 0.1868, por lo que se considerará que son dos grupos totalmente diferentes y esto se puede comprobar con el dendrograma generado en la Figura 4.

Cuadro 4. Identidad genética (arriba de la diagonal) y distancia genética (debajo de la diagonal) del gen que codifica para SOD en *Dactylis glomerata* en tres poblaciones del norte de Israel.

	Shimron	Carmel	Givat Hamore
Shimron	*****	0.8296	0.9649
Carmel	0.1868	*****	0.7083
Givat Hamore	0.0358	0.3449	*****

El dendrograma de la Figura 4, se divide en dos subordenes equidistantes, donde Carmel, es la población origen, lo que significa que esta población ha evolucionado primero dada su distancia genética de 13.29199 y el segundo suborden se divide en dos infraorden, dando origen a la población Shimron y Givat Hamore, las cuales tienen la misma distancia genética

Diversidad genética entre las seis poblaciones

La diversidad genética para las poblaciones de la región sur fue de 0.3753, y para la región norte de 0.3705. Cuando se considero el grupo de las seis poblaciones (norte y sur) la diversidad genética fue 0.3759, indicando que entre ellos hay una diversidad genética similar como se muestra en el Cuadro 5. Sin embargo, donde se encontro una mayor diversidad genética fue en las

poblaciones del grupo del sur, especialmente con la población Pura (Cuadro 1).

Sin embargo en el dendrograma de la Figura 10, se observo que las poblaciones del norte es donde se encuentra la población origen que fue Carmel, del mismo modo en el Cuadro 6, la población Carmel tuvo mayor diversidad genética comparada con su grupo.

Cuadro 5. Promedio de la diversidad genética entre grupos.

Población	h* * diversidad de genes		I* *Índice de información de Shannon's	
	Media	Error Est.	Media	Error Est.
Grupo del sur	0.3753	0.0138	0.5574	0.0158
Grupo del norte	0.3705	0.0118	0.5539	0.0130
Grupo de 6 poblaciones	0.3759	0.0083	0.5599	0.0091

El flujo de genes fue estimado para el grupo de las 6 poblaciones (región sur y región norte) por el metodo de Nei (1987), con el coeficiente de diferenciación (Gst) como $Nm = 0.5(1 - Gst)/Gst$. El flujo de genes estimado para las seis poblaciones fue muy alto, con un promedio de 62.4419, comparado con el promedio del flujo de genes del grupo de la región norte que fue de 1.8564 y el flujo de genes de la región sur que fue de 5.9040.

En el Cuadro 6, se muestra que la población de la región sur Pura, guarda una alta identidad genética con las poblaciones Sausana, Lalow y Shimron que es arriba de 0.9. En tanto que la identidad genética entre esta población y las poblaciones Carmel, Givat Hamore fue 0.89. La elevada identidad genética encontrada, resultado posiblemente a que estos materiales pertenecen a una población que dio origen a subgrupos esto posiblemente

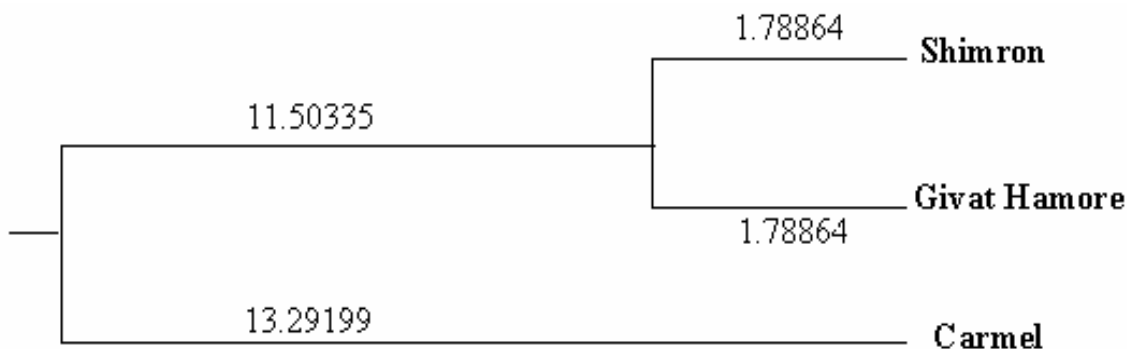


Figura 4. Dendrograma del grupo del norte basado en la distancia genética propuesto por Nei (1972) por el metodo: UPGMA. Modificado por el procedimiento NEIGHBOR de PHYLIP Version 3.5.

se deba a que pertenecen a una población que da origen a subgrupos con alta identidad genética, en tanto que las que tienen menor identidad genética formen otro grupo totalmente diferente.

Se observó que la población Sausana mostró valores de identidad genética arriba de 0.9 con Pura, Lalow, Shimron y Givat Hamore. Sin embargo cuando se relacionó con la población Carmel la identidad genética fue baja 0.85. Esto también se refleja en la distancia genética donde las poblaciones Sausana, Lalow, Shimron son las que tienen menor distancia genética, comparadas con Pura, debido a que son originadas de un mismo subgrupo, como se muestra en el dendrograma generado al analizar las 6 poblaciones en el PopGen 1.32. Sin embargo la distancia genética entre esta población, fue mayor con las poblaciones Givat Hamore, Carmel, debido a que son dos poblaciones que son originadas de otro subgrupo, como se muestra en el dendrograma de la Figura 5.

Cuando se relacionó la población Lalow se observó de nuevo que guarda una mayor identidad genética con las poblaciones Pura, Sausana, Shimron, Carmel, Givat Hamore, el valor de identidad genética fue superior a 0.9. Sin embargo la distancia genética entre las poblaciones Pura, Sausana, Shimron, es muy baja con la población Lalow, debido a que estas poblaciones son originadas de un mismo subgrupo, como lo muestra el dendrograma de la Figura 5. En tanto que Carmel, Givat Hamore, también mostró una baja distancia genética con Lalow, pero siguen siendo dos poblaciones que se originan de subgrupos muy diferentes a las anteriores.

La identidad genética entre la población Shimron con las poblaciones Pura, Sausana, Lalow, Givat Hamore fue mayor de 0.9 y mostrando una menor identidad genética de 0.82 con la población Carmel. En cuanto a la distancia genética que guarda la población Shimron

con las poblaciones Pura, Sausana, Lalow, Givat Hamore se encontró menor distancia genética. Sin embargo la población Carmel, sigue siendo la población con mayor distancia genética, indicando que esta población, es la que da origen a las demás poblaciones, evolucionando a través del tiempo, seguida de la población Givat Hamore, mostrado en el Cuadro 6.

La población Carmel, mostró una identidad genética superior a 0.9, con la población Lalow. Sin embargo las poblaciones Pura, Sausana, Shimron, mostraron una identidad genética de 0.8 con Carmel, mientras que tuvo una identidad genética de 0.7, lo que nos indica que es una población que pertenece a un subgrupo diferente, según lo mostrado en el dendrograma generado en la Figura 5 y se comprueba que la población Carmel, es la población origen de la cual, a través del tiempo ha ido evolucionando y dando origen a las otras poblaciones de la región norte y sur. En cuanto a la distancia genética que guardan entre estas poblaciones se comprueba que la población Lalow es la que tiene una menor distancia genética y las poblaciones Pura, Sausana, Shimron, Givat Hamore, son poblaciones con mayor distancia genética, sobre todo la población Givat Hamore, comprobándose que esta población evolucionó primero que las otras antes mencionadas, como se muestra en el dendrograma de la Figura 5.

La población Givat Hamore, muestra una identidad genética por arriba de 0.9 con Sausana, Lalow, Shimron, esta última con la que mostró mayor identidad genética con 0.96, esto se explica por el hecho que esta población se incluye en el dendrograma de la Figura 5, entre las poblaciones del sur, por lo que se comprueba que esta población ha ido evolucionando más que las otras dos poblaciones del grupo del norte. La población Pura, tuvo una identidad genética de 0.89 y la población Carmel es la única que tuvo una identidad genética de 0.7 con Givat Hamore, lo que indica que es de un grupo

Cuadro 6. Identidad genética (arriba de la diagonal) y distancia genética (abajo de la diagonal) propuesto por Nei de las 6 poblaciones del gen que codifica para SOD en *Dactylis glomerata* en el sur y norte de Israel.

Dacty	PU _s _H3	SA _s _H3	LA _s _H3	SH _n _H3	CA _n _H3	GH _n _H3
PU _s _H3	*****	0.9231	0.9272	0.9389	0.8920	0.8978
SA _s _H3	0.0800	*****	0.9611	0.9708	0.8580	0.9079
LA _s _H3	0.0756	0.0397	*****	0.9570	0.9056	0.9080
SH _n _H3	0.0630	0.0297	0.0439	*****	0.8296	0.9649
CA _n _H3	0.1143	0.1531	0.0991	0.1868	*****	0.7083
GH _n _H3	0.1079	0.0966	0.0965	0.0358	0.3449	*****

totalmente diferente, a su vez se corrobora que la población Carmel es la población ancestral.

La distancia genética que guarda Givat Hamore con las poblaciones Carmel y Pura en 0.34 y 0.10 respectivamente, por lo que se comprueba que la población Carmel evolucionó primero que todas, y se corrobora que es la población origen y Givat Hamore, fue una población que evolucionó después de la población Carmel, en tanto que Sausana, Lalow, Shimron, Givat Hamore son poblaciones con menor distancia genética.

En este árbol filogenético se muestra que la población Carmel es el origen de las demás poblaciones, que a

través del tiempo evoluciono para dar origen a dos subgrupos, un subgrupo da origen a la población Givat Hamore y el segundo subgrupo se subdivide en dos infraorden, dando origen a la población Pura y el otro subgrupo se subdivide en otros dos, dando origen a la población Lalow y la población Sausana y Shimron, las cuales guardan entre sí, la misma distancia genética. Permitiendo diferenciar que la población Carmel es la población ancestral y la población Pura es la población que mas recientemente ha evolucionado.

De esta manera se comprueba que el flujo de genes fue de la región del norte hacia la región del sur, dando origen a una mayor diversidad genética de genes asociados a sequia en las zonas aridas (región sur)

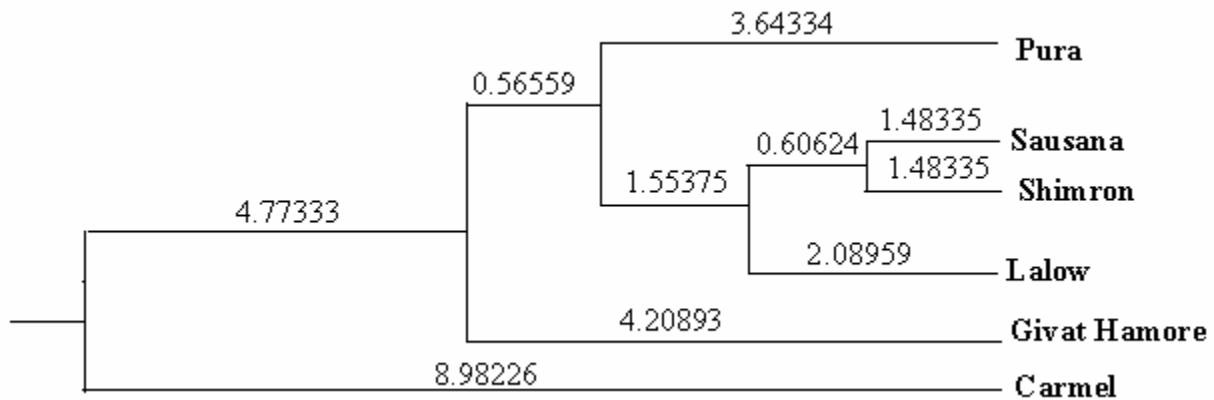


Figura 5. Dendrograma de las 6 poblaciones basado en la distancia genética propuesto por Nei (1972) por el método: UPGMA. Modificado por el procedimiento NEIGHBOR de PHYLIP Version 3.5.

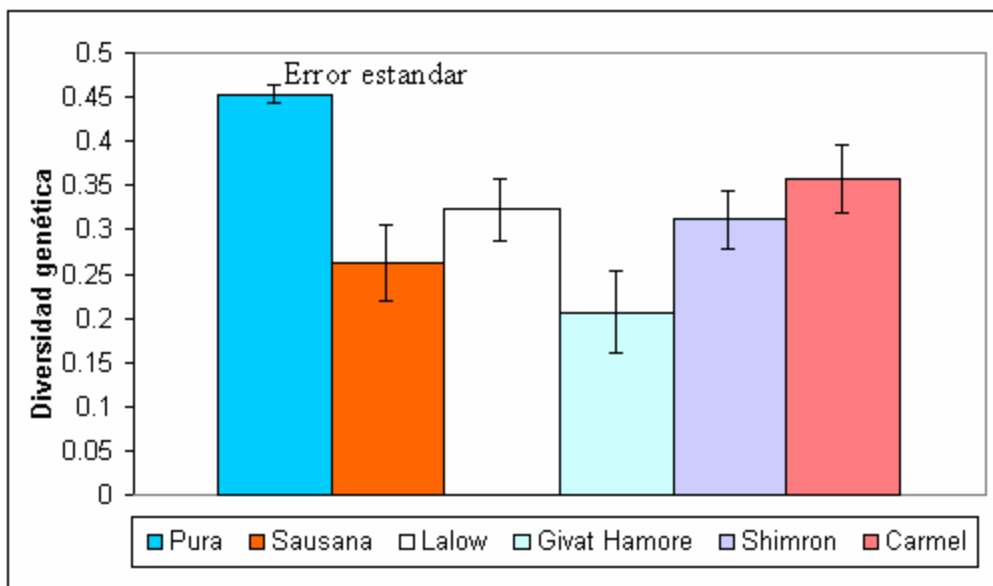


Figura 6. Diversidad genética del gen SOD de seis poblaciones de Dactylis glomerata.

que en las zonas templadas (región norte). Por lo tanto en las poblaciones de zonas secas se encuentra una mayor diversidad genética del gen superóxido dismutasa (SOD) en comparación con poblaciones de zonas húmedas como se muestra en la Figura 6.

Estadísticamente la población Pura, es más significativa comparada con las demás poblaciones, resultando con una mayor diversidad genética y mostrando un menor error estándar. Por lo tanto la cantidad de variación genética entre y dentro de poblaciones (estructura genética) resulta de la dinámica de procesos de flujo de genes (Watson *et al.*, 1995).

Esto permite corroborar que bajos niveles de flujo de genes permiten la diferenciación entre poblaciones. La diferenciación puede ser relacionada con las distancias geográficas entre poblaciones (Trejo, 2001).

Las poblaciones que crecen bajo condiciones adversas tienen una mayor resistencia y muestran gran variación en las características multigénicas comparado con plantas que se desarrollan en ambientes favorables.

Estas poblaciones de plantas pueden constituir una fuente de variabilidad genética que ayude al mejoramiento de las plantas cultivadas para que estas toleren el estrés abiótico, o pueden utilizarse en la preservación de bancos de germoplasma (Brussard, 1984).

Varios de los genes que responden a la sequía han sido estudiados abundantemente y registrados para diferentes especies vegetales. Estos genes han sido caracterizados plenamente en cuanto a sus regiones reguladoras, así como de las codificadoras, inclusive algunos de ellos ya han sido empleados en la transformación génica.

La pérdida de información genética, tiene graves consecuencias genéticas, ya que separa e impide el contacto de subpoblaciones que, antes, cuando formaban parte de una población más numerosa, podían tener un mayor intercambio de genes. Las pequeñas subpoblaciones, reproductivamente aisladas, uniformizan crecientemente su conformación genética, y pierden posibilidades adaptativas, que les permitirían responder con mayor éxito a nuevas enfermedades, plagas o cambios climáticos (Crisci *et al.*, 1997).

CONCLUSIONES

Se confirma que el flujo de genes para el gen SOD de *Dactylis glomerata*, ocurre de las poblaciones de la región

norte que es una zona templada a las poblaciones de la región sur, que es zona árida.

La secuencia del gen SOD tienen una alta homología en diferentes especies de plantas, sin embargo, la evolución de este gen, tiene diferentes vías evolutivas. La mayor diversidad del gen que codifica para SOD se encontró en una población de la región árida de Israel, la población Pura.

La cantidad de variación genética entre y dentro de poblaciones resulta de la dinámica de procesos de flujo de genes, para el grupo de la región norte, fue relativamente bajo, en tanto que el flujo de genes estimado para las poblaciones del grupo de la región sur, fue relativamente alto, por lo tanto el flujo de genes ha sido de la región norte (Templado) hacia la región sur (Arido).

La relación filogenética de las poblaciones del sur y del norte, esta dada por la población Carmel la cual es la población ancestral y la población Pura es la población que más recientemente ha evolucionado, mostrando un mayor diversidad genética y una menor distancia genética.

LITERATURA CITADA

- Alscher, R. G.; Erturk N. y Heath, L. S. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *J. Exp. Bot.* 53: 1331-1341. (doi:10.1093/jexbot/53.372.1331)
- Brussard, P. 1984. Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 25-64.
- Crisci, V.; Posadas, E. y Morrone, J. 1997. La Biodiversidad en los Umbrales del Siglo XXI. *Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Asociación Ciencia Hoy*. Volumen 6. Nº36.
- Dutilleul, C.; Garmier, M.; Noctor, G.; Mathieu, C.; Chétrit, P, H. Foyer, C. y Rosine de Paepe. 2003. Leaf Mitochondria Modulate Whole Cell Redox Homeostasis, Set Antioxidant Capacity, and Determine Stress Resistance through Altered Signaling and Diurnal Regulation. *The Plant Cell*, Vol. 15, 1212-1226. (Recuperado en junio del 2004).
- www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=153727&rendertype=abstract).
- Fernández, J. A. y Gómez Gómez, L. 2002. *Ingeniería metabólica*. Ed. Mundi-Prensa. Junta de Andalucía Consejería y Pesca. Madrid, España.
- Foyer, C. H.; Descourvières P. y Kunert. K. J. 1994. Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants. *Plant Cell Environ.* 17:507-523.
- Martín, A. 2002. *Marcadores genéticos en la mejora vegetal*. Ed. Mundi-Prensa, Junta de Andalucía Consejería y Pesca. Madrid, España.

- McKersie, B. 1996. Oxidative stress. PLANTSTRESS coping with plant environmental is the foundation of sustainable agriculture Dept of Crop Science, University of Guelph. (Recuperado el 27 de noviembre del 2004. <http://www.plantstress.com/Articles/index.asp>).
- O'Connell, M. A. 1995. The Role of drought-reponsive genes in drought resistance 7(6):143-147.
- Perl-Treves y Perl, A. 2003. Oxidative stress: An introduction. Ed. Taylor. New York. London and New York. Pp 321.
- Scandalios, J.G. 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiol.* 101:7-12.
- Simontacchi M.; Galatro, A. y Puntarulo, S. 2000. El estrés oxidativo en las plantas. Cátedra de Fisiología, Facultad de Farmacia y Bioquímica, UBA Revista ciencia Hoy en línea. Volumen 10 - Nº 60. Diciembre 2000/Enero 2001. (Recuperado el 8 de agosto de 2004, de <http://www.ciencia-hoy.retina.ar/ln/hoy60/estresoxidativo.htm>).
- Trejo C., R. 2001. Diversity of drought-responsive genes in central and peripheral populations of *Dactylis glomerata* and *Trifolium purpureum*. Ph.D. Dissertation. New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico.
- Watson, R., T. *et al.*, 1995, Global biodiversity assessment : Summary for policy-makers, UNEP & Cambridge University Press, Cambridge. England.