



Ciencia y Agricultura

ISSN: 0122-8420

ISSN: 2539-0899

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia
(UPTC)

Zúñiga Orozco, Andrés; Carrodegua González, Ayerín; Ortiz Cruz, María Victoria
Impatiens walleriana: perspectivas para el mejoramiento genético
Ciencia y Agricultura, vol. 19, núm. 1, 2022, Enero-Abril, pp. 61-83
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC)

DOI: <https://doi.org/10.19053/01228420.v19.n1.2022.13518>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=560070786005>

- ▶ [Cómo citar el artículo](#)
- ▶ [Número completo](#)
- ▶ [Más información del artículo](#)
- ▶ [Página de la revista en redalyc.org](#)

UPTC [redalyc.org](https://www.redalyc.org)

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto



Impatiens walleriana: perspectivas para el mejoramiento genético

Impatiens Walleriana: Prospects For Genetic Improvement

Andrés Zúñiga Orozco¹
Ayerin Carrodeguas González²,
María Victoria Ortiz Cruz³



DOI: <https://doi.org/10.19053/01228420.v19.n1.2022.13518>

RESUMEN: *Impatiens walleriana* es una planta de la familia *Balsaminaceae* con alto valor ornamental. Presenta flores muy atractivas, las cuales se pueden encontrar en diferentes formas y colores, debido a ello, forma parte de muchos jardines en un gran número de países alrededor del mundo. El mejoramiento genético en esta especie usualmente se ha llevado a cabo mediante métodos convencionales, sin embargo, el avance de la tecnología ha hecho posible la utilización de un gran número de herramientas biotecnológicas y moleculares. El objetivo de esta revisión es consolidar las bases para un programa de mejora genética en *I. walleriana*. En esta revisión se abarcan diferentes aspectos que son básicos para incurrir en la mejora genética de esta especie; dichos factores son la morfología floral, polinización, cariotipado y estudios de variabilidad genética. Además, se expone lo que se conoce hasta la fecha sobre estudios enfocados en genes implicados en los procesos de estrés ante la sequía, tolerancia a *Plasmopara obducens* y longevidad floral.

PALABRAS CLAVE: Biotecnología, Morfología Floral, Transformación Genética, Ornamental, Génes Candidatos.

ABSTRACT: *Impatiens walleriana* is a plant of the *Balsaminaceae* family with high ornamental value. It presents very attractive flowers, which can be found in different shapes and colors, due to which, it is part of many gardens worldwide. Genetic improvement in this specie has usually been carried out by conventional methods, however, the advancement of technology has made possible the use of a large number of biotechnological and molecular tools. The objective of this review is to consolidate the bases for a genetic improvement program of *I. walleriana*. This review covers different aspects that are basic to incur in the genetic improvement of this species; these factors are floral morphology, pollination, karyotyping and studies of genetic variability. In addition, what is known to date about studies focused on genes involved in drought stress processes, tolerance to *Plasmopara obducens* and floral longevity is presented.

KEYWORDS: Biotechnology, Floral Morphology, Genetic Transformation, Ornamental, Candidate Genes.

FECHA DE RADICACIÓN: 15 de octubre de 2021 **FECHA DE APROBACIÓN:** 01 de febrero de 2022

CÓMO CITAR: Zúñiga Orozco, A., Carrodeguas González, A., & Ortiz Cruz, M. V. (2022) *Impatiens walleriana*: perspectivas para el mejoramiento genético. *Ciencia y Agricultura*, 19(1): 61-83. <https://doi.org/10.19053/01228420.v19.n1.2022.13518>

1 Lic. Carrera Ingeniería Agronómica. Universidad Estatal a Distancia (UNED). San José, Costa Rica, azunigao@uned.ac.cr

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8214-4435>

2 Lic. Investigadora en mejoramiento genético vegetal, Investigador Independiente, Mayabeque, Cuba, ayerim2009@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5890-4174>

3 Lic. Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, ECOVIDA, CITMA. Artemisa, Cuba, mvortiz2697@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9140-0971>

INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Impatiens* L. son muy populares en la jardinería y presentan un alto valor económico y ornamental (Diningsih, 2019). Este género está constituido por más de 1000 especies, distribuidas principalmente en los bosques montanos de los trópicos y subtropicos del Viejo Mundo, con cinco centros conocidos de diversidad: África tropical, Madagascar, el sur de la India, Sri Lanka, Sino-Himalaya y el sudeste de Asia (Gray-Wilson, 1980; Mabberley, 2017). Algunas especies también se distribuyen por las regiones templadas de Europa y Norteamérica (Navarro y Muñoz-Garmendia, 2013). Pueden sobrevivir en diferentes hábitats, como alrededor de lagunas que se forman en los bosques, lugares húmedos y sombreados, selvas densamente pobladas o en rocas y troncos caídos cerca de riachuelos (Fischer y Rahelivololona, 2002; Fischer y Rahelivololona, 2016).

El género *Impatiens* pertenece a la familia *Balsaminaceae* junto al género *Hydrocera*, el cual solo cuenta con una especie. Muchas especies del género *Impatiens* son muy valoradas por su valor ornamental, gracias a la vistosidad de las flores, capacidad de adaptación y gran producción de semillas. Estas dos últimas características han propiciado que estas plantas puedan pasar desde los jardines al medio natural con bastante facilidad. Tal es el caso de *I. glandulifera* Arn., una de las plantas anuales con mayor potencial invasor en hábitats riparios de Europa Central (Pyšek y Prach, 1993; Pyšek, 1995). En algunos trabajos de investigación se han propuesto medidas que impidan el uso con fines ornamentales de algunas plantas de este género, como por ejemplo, la especie *I. balfourii* (Blanco y Vázquez, 2014).

Muchas especies del género no solo presentan valor ornamental, sino que existe un amplio número de reportes que afirman la presencia de extractos o metabolitos secundarios específicos, los cuales presentan una significativa actividad antipruriginosa, antiinflamatoria, antianafiláctica, anticonceptiva, antimicrobiana, citotóxica, antihiper glucemiante, entre otros efectos biológicos (Fukumoto et al., 1996; Motz et al., 2015).

La mayoría de las especies de *Impatiens*, muestran una arquitectura diversa. Sin embargo, uno de los rasgos más típicos es la presencia de flores pentámeras de colores vivos, con un espolón prominente desarrollado por el sépalo central. Estas especies son productoras de néctar y son polinizadas normalmente por varios grupos, tales como abejas, mariposas, polillas o aves (Abrahamczyk et al., 2017). Son hierbas más o menos suculentas, anuales o perennes, que rara vez se convierten en arbustos o epífitas. La mayoría de las *impatiens* silvestres tienen un gran potencial hortícola debido a sus formas diversificadas y amplia gama de colores en las flores (Sreekala et al., 2008).

Impatiens walleriana es una de las especies de plantas ornamentales más cultivadas del mundo. En muchas ocasiones ha escapado del cultivo y consecuentemente se puede encontrar naturalizada en bosques secundarios, matorrales costeros, barrancos forestales, riberas, bordes de caminos y lugares húmedos y sombreados. Cuando se establece, a menudo forma plantaciones que superan con éxito a las especies de plantas nativas y alteran la composición ecológica. Actualmente, está catalogada como invasora en China, Australia, Brasil, Argentina, Chile, Colombia, Uruguay, Costa Rica, Cuba, Galápagos, Polinesia Francesa, Nueva Caledonia, Hawái y Canarias. *Impatiens walleriana* sigue siendo una planta de gran interés entre jardineros y mejoradores. Por tanto, cada año se desarrollan nuevos híbridos y variedades que facilita la introducción y propagación de esta especie a nuevas áreas (CABI, 2019).

Impatiens walleriana es originaria de África Oriental, incluidos Kenia, Tanzania, Malawi y Mozambique. Se cultiva ampliamente y comúnmente se encuentra naturalizada en Asia y África tropical y subtropical, América del Norte, Central y del Sur, las Indias Occidentales, Europa, Australia y en muchas islas del Océano Pacífico (Broome et al., 2007; DAISIE, 2018; GRIIS, 2018; PIER, 2018; USDA-ARS, 2018; Gobierno de Queensland, 2018). Entre todas las especies de *Impatiens* cultivadas, *I. walleriana* es actualmente la más extendida y se cultiva en todos los continentes excepto en la Antártida (Adamowski, 2008).

El mejoramiento genético convencional en esta especie ha dado como resultado un rotundo éxito comercial, apoyado por la amplia adaptabilidad, diversidad en cuanto a forma de flores y colores. Sin embargo, la demanda en el mercado mundial exige la creación de un mayor número de cultivares, lo cual podría estar apoyado por herramientas biotecnológicas. Existen muy pocos estudios científicos que ofrezcan una base para un programa de mejora genética en *Impatiens*. Por tales razones el objetivo de esta revisión, es consolidar lo que se conoce hasta la fecha sobre la genética de *I. walleriana* para un futuro programa de mejoramiento genético.

GENERALIDADES SOBRE *I. WALLERIANA*

Descripción técnica

Impatiens walleriana es una planta herbácea que mide de 30 a 150 cm de altura con un tallo simple o ramificado, verdoso, rosáceo o rojo. Las hojas son alternas, dispuestas en espiral, con pecíolos delgados de 1 a 6 cm de longitud. La lámina es ampliamente elíptica a ovada u ovada-oblonga, de 2.5 a 13 cm de largo y 2.5 a 6 cm de ancho, con ápice agudo a acuminado, base

cuneada a atenuada, borde crenado-aserrado, con frecuencia con tonalidades rojizas o purpúreas, en el envés (Mondragón, 2009).

Una de las enfermedades más comunes en *I. walleriana* es la enfermedad fúngica del mildew vellosa causada por *Plasmopara obducens* (oomycete) (Lane et al., 2005). El primer brote epidémico de *Plasmopara obducens* en los Estados Unidos se reportó en 2004 (USDA-ARS, 2018). Desde entonces, *P. obducens* también se ha registrado en Europa, Asia y Australia infectando varias especies de *Impatiens* silvestres y cultivadas, incluidas *I. walleriana* e *I. balsamina* (Jones y O'Neill, 2004). Los primeros informes de *P. obducens* en Reino Unido (Lane et al., 2005), California (Wegulo et al., 2004) y Australia (Cunnington et al., 2008), indican brotes significativos en *I. walleriana* comercial, que causaron desde 80 a 100% de incidencia de la enfermedad.

Morfología floral

Las flores en *I. walleriana* se agrupan en inflorescencias del tipo racimo reducidos o fascículos de 1 a 5 flores que generalmente se aglomeran hacia la parte superior de la planta. Presentan pedúnculo de 2 a 5 cm de largo, brácteas linear-lanceoladas, de 3 a 6 mm de largo, pedicelos delgados, de 1 a 3 cm de largo.

Las flores son bisexuales, zigomorfas y se pueden encontrar en varios colores como: rojo, naranja, morado, rosa, blanco y a veces en más de un color. Presentan dos sépalos laterales, verdes, ovado-lanceolados, de 3 a 7 mm de largo y 1 a 3 mm de ancho, un sépalo impar navicular (doblado sobre sí mismo a manera de barquita), petaloide, de 8 a 15 mm de largo, el cual forma en la parte inferior un espolón delgado y nectarífero. Los pétalos son relativamente similares en forma y tamaño, el impar libre, subreñiforme a obovado, de 1 a 2 cm de largo y 1.5 a 2.5 cm de ancho, con una hendidura en el ápice y una mancha en el centro similar en forma y color al sépalo impar. Los pétalos laterales están unidos basalmente, los dos superiores de cada par obovados a obovado-espátulados, de 1.5 a 2.5 cm de largo y 1 a 1.8 cm de ancho, enteros o con una ligera hendidura en el ápice, los inferiores semejantes (Figura 1). Presentan 5 estambres con filamentos y anteras de unos 4 mm de largo en conjunto, las anteras fusionadas forman una caliptra que cubre el estigma; ovario ovoide a elipsoide, sin pelos, 1 o 5 estigmas en forma de dientes cortos (Mondragón, 2009).

El fruto es una cápsula fusiforme, de 1.5 a 2 cm de largo y 0.4 a 0.6 cm de ancho, sin pelos; numerosas semillas piriformes, de 1 a 1.5 mm de largo, color café, papiloso-vernicioso (superficie brillante) o provistas de pelos cortos (Mondragón, 2009).

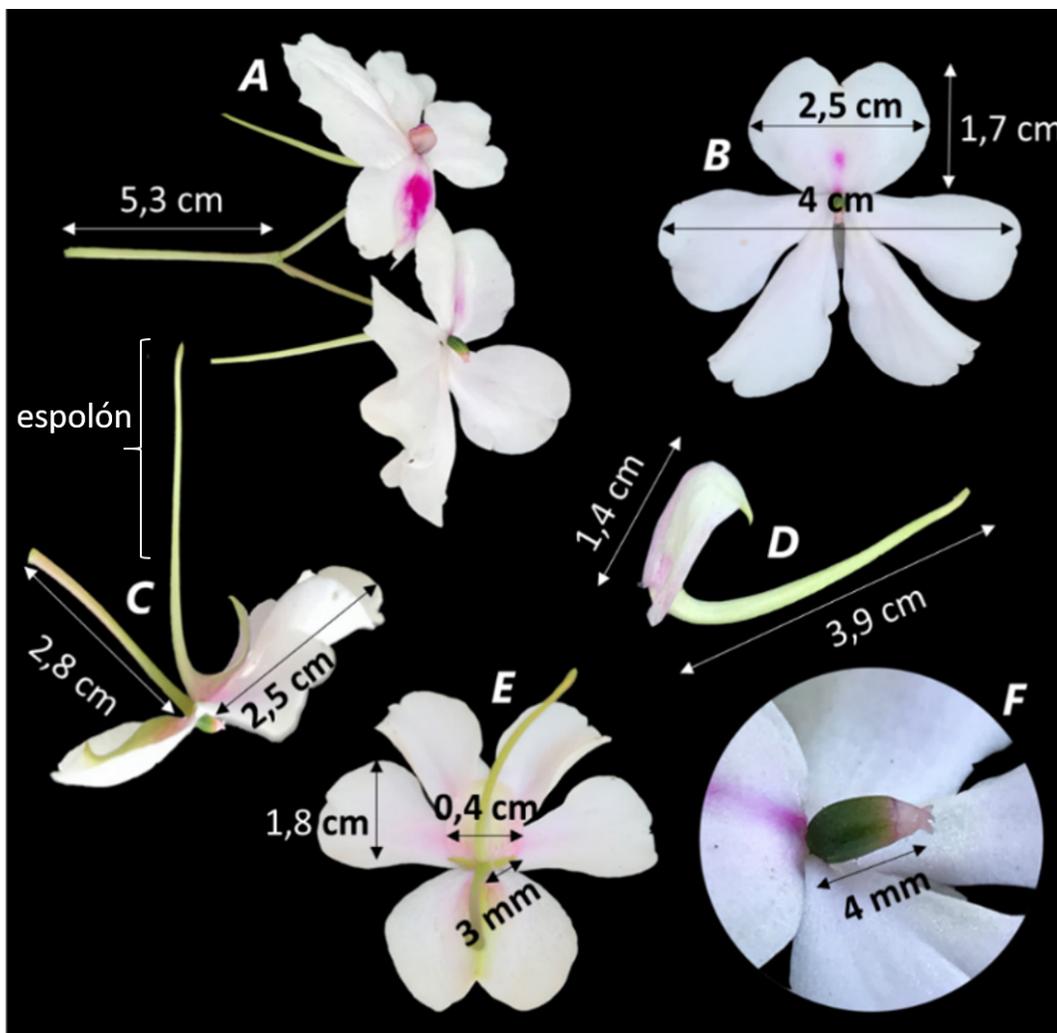


FIGURA 1. Morfología floral de *I. walleriana*. **A:** Inflorescencia compuesta por dos flores. **B:** Vista superior de la flor. **C:** Vista lateral de la flor, donde se observa el espolón. **D:** Sépalo impar navicular. **E:** Vista inferior de la flor. **F:** Pistilo. Fuente: propia.

Polinización

Las flores de *I. walleriana* son protándricas; cuando abren, primeramente, se observan los estambres y después el pistilo se vuelve visible. El polen puede ser muy colorido, generalmente se observa blanco, rojo o morado y tiene un aspecto lanoso. A los pocos días de abrir la flor, el polen se desprende fácilmente y se observa el pistilo (Figura 2). En unas pocas horas, los estigmas son receptivos al polen de otra flor. En teoría, este hábito reproductivo es para prevenir o reducir la autopolinización. La polinización manual es muy fácil en *I. walleriana*, solo se necesita tomar el polen de una flor con un pincel o unas pinzas y colocarlo en el estigma de otra flor. Si se logra la fecundación, comienzan a formarse las semillas.

Según Parker (2005), *I. walleriana* en la ausencia de polinizadores, es capaz de auto polinizarse, por tanto, su reproducción no es completamente

dependiente de insectos polinizadores. Sin embargo, con polinización cruzada son capaces de producir un mayor número de semillas.



FIGURA 2. Desarrollo de la flor en *I. walleriana*. Primero se hace visible el androceo, y cuando el pistilo se desprende, se observa el estigma. Fuente: propia

Fitomejoramiento convencional

El mejoramiento convencional ha sido realizado principalmente por empresas privadas tales como Syngenta, PanAmerican/Ball, Benary, Sakata, Harris Moran y Goldsmith. Inicialmente se introdujeron variedades de polinización abierta pero posteriormente los híbridos F1 predominan en el mercado.

Los rasgos importantes para la mejora genética del cultivo realizado por dichas empresas incluyen: germinación de semillas, durabilidad de semillas en empaque, color de las flores, precocidad de floración, patrones de coloración y tamaño de las flores, color del follaje, flores dobles, hábito de la planta y ramificación. También es importante la resistencia a factores bióticos y abióticos, éste último con el desarrollo de la tolerancia al sol (Uchneat, 2007). Entre las investigaciones en mejoramiento clásico se destaca el estudio de Howard *et al* (2012), quienes realizaron cruzamientos dialelicos para estimar la habilidad combinatoria general y específica de 259 líneas para la longevidad floral.

Se registraron cruzamientos interespecíficos de forma natural entre *I. walleriana* e *I. usambarensis* (Grey-Wilson, 1980). Beck et al. (1974) intentaron cruzar *I. walleriana* con varias especies de *Impatiens* de Nueva Guinea y Java, pero no se informó ningún éxito para ninguno de estos cruces debido a diferencias significativas en la morfología cromosómica. En 1985, Merlin y Grant, lograron hibridar con éxito *I. walleriana* con *I. usambarensis* e *I. gordonii*, mientras que con *I. sodenii*, *I. pseudoviola*, *I. harlandii*, *I. flacida*, *I. platypetala* ssp *aurantica*, *I. cinnabarina* no fue posible.

PERSPECTIVAS PARA LA MEJORA GENÉTICA

Poliploidización en *I. walleriana*

Impatiens walleriana es una especie diploide con número cromosómico $2n = 16$ (Song et al. 2003). En algunas ocasiones, por motivos relacionados a la mejora genética, se busca realizar cruces con otras especies de *Impatiens* y no es fácil la obtención de semilla debido a la diferencia en el número cromosómico. No obstante, existen reportes de hibridación interespecífica (Merlin y Grant, 1986), tal es el caso de cruzamientos con *I. gordonii* e *I. usambarensis*. (Merlin y Grant, 1986).

Impatiens walleriana es ampliamente afectada por *P. obducens*, la cual es una de las plagas más devastadoras para esta planta ornamental. La tolerancia a esta enfermedad está presente en *I. hawkeri*, pero no se ha podido transferir a *I. walleriana* por las diferencias en el número cromosómico entre estas especies ya que *I. hawkeri* es $2n = 32$ (Arisumi, 1973) o $2n = 48$ (Jones y Smith, 1966; Song, Yong-Ming y Phillipe, 2003).

La duplicación de cromosomas es una herramienta muy útil en la manipulación de la ploidía para el mejoramiento genético de plantas. Después de la duplicación de cromosomas, los autopoliploides pueden producir órganos más grandes y mayores cantidades de biomasa, presentar mayores rendimientos biológicos, mostrar cambios en las estructuras anatómicas (principalmente en el tamaño y densidad de los estomas) además de aumentar el valor ornamental. Los tetraploides inducidos también pueden mostrar una mejor resistencia a enfermedades (Wang et al., 2018; Fort, 2013; Oswald y Nuismer, 2007).

Para inducir la duplicación de cromosomas se ha utilizado ampliamente la colchicina. La eficiencia de la inducción tetraploide se ha tomado como un parámetro importante para seleccionar tratamientos con este compuesto (Lehrer et al., 2008). En un estudio llevado a cabo por Wang et al. (2018), la aplicación de colchicina al 0.05% produjo la mayor eficiencia de inducción tetraploide; por lo tanto, esta concentración sería un buen punto de partida para inducir tetraploides de *I. walleriana* en futuras investigaciones. Además, según el estudio anterior, los tetraploides inducidos mostraron cambios morfológicos importantes, como, por ejemplo: hojas más grandes y gruesas, menor número de estomas, tallos, flores y granos de polen de mayor tamaño. También, los tetraploides presentaron una mayor tolerancia al mildew veloso, con menor gravedad de la enfermedad, incidencia y densidad de esporangios.

Ghanbari et al., (2019) evaluaron el efecto del compuesto orizalina *in vitro*, para inducir poliploidización en *I. walleriana*. Luego de realizar los análisis de citometría de flujo de las plántulas, revelaron que el 68,75% de los

explantes tratados con orizalina (60 μM) en un medio de cultivo con MS durante 24 horas se convirtieron en tetraploides ($2n = 4x = 32$), lo que indica que este tratamiento fue muy efectivo para la inducción de tetraploidía. Las plantas tetraploides exhibieron mayor área foliar, grosor de la hoja, ancho del ovario, tamaño de las estomas, y mostraron disminuciones en la altura, la densidad de las células protectoras de los estomas y el número de flores. Por tanto, la orizalina, al igual que la colchicina, puede ser utilizada para la poliploidización en *I. walleriana*.

Variabilidad genética en *I. walleriana* y Filogenia

Determinar las relaciones filogenéticas entre genotipos dentro de una especie o entre especies proporciona información valiosa para los mejoradores de plantas. Históricamente, estas relaciones han sido estimadas en base a genealogías, características morfológicas, compatibilidad sexual y clasificación taxonómica (Barrett et al., 1998; Renganayaki et al., 2001).

Evaluar la variabilidad genética es el requisito previo para el éxito en cualquier programa de selección (Chavan *et al.*, 2018). La evaluación de la variabilidad genética puede realizarse a través de marcadores morfológicos, bioquímicos o moleculares. Actualmente los más utilizados son los moleculares en combinación con los morfológicos (Carrodegua y Zúñiga, 2020; Zúñiga y Carrodegua, 2020; Haddad et al., 2020; Palumbo et al., 2019; Mercati y Sunseri, 2020).

En un estudio realizado por Carr y Korban (2004) se evaluó la variabilidad genética mediante Polimorfismo de Longitud de Fragmentos Amplificados (AFLP) en 20 cultivares comerciales de *I. walleriana*. Se utilizaron ocho combinaciones de cebadores para la amplificación por PCR y todos mostraron un alto nivel de polimorfismo lo que indica una alta diversidad genética en el germoplasma y la eficacia de estos marcadores en *Impatiens*. Se observó que los cultivares “Super Elfin Blush” y “Deco Crystal” son muy cercanos genéticamente, al igual que los cultivares “Pink Swirl”, “Super Elfin Salmon”, “Super Elfin Lilac”, “Super Elfin Apricot” y “Super Elfin Pastel”.

La filogenética molecular ha contribuido en gran medida a la comprensión de las relaciones dentro del género *Impatiens*. Para el mejoramiento genético, es relevante conocer las relaciones filogenéticas entre especies o variedades, pues cuanto más cercanas estén, existe mayor posibilidad de hibridación (Song, Yong-Ming y Phillipe, 2003; van Valkenburg et al., 2019; Shajita et al., 2015).

Fujihashi et al. (2002) publicaron la primera filogenia molecular del género. Sin embargo, el uso de un grupo externo muy distante (*Tropaeolum*, Tropaeolaceae) y el muestreo de taxón limitado dio como resultado información muy limitada sobre las relaciones infragenéricas. Un segundo estudio

infragenérico molecular en Balsaminaceae, basado en el Espaciador Interno Transcrito (ITS) del ribosoma nuclear para 111 especies, proporcionó nuevos conocimientos filogenéticos significativos (Yuan et al., 2004). Posteriormente, las relaciones infragenéricas en *Impatiens* se ajustaron aún más mediante análisis basados en datos de plastidios (Janssens et al., 2006, 2007, 2009, 2012). En este último estudio se analizaron los genomas de cloroplastos de siete familias pertenecientes a las Ericales, incluidas 12 especies de Balsaminaceae (*I. chlorosepala*, *I. fanjingshanica*, *I. guizhouensis*, *I. linearisepala*, *I. loulanensis* e *I. stenosepala*). La estructura del genoma del cloroplasto de *I. guizhouensis* representa el estado ancestral de la familia Balsaminaceae.

Yua et al. (2016) realizaron un análisis filogenético de 150 especies de *Impatiens* utilizando 46 caracteres morfológicos y datos de secuencia de tres regiones genéticas, incluyendo los espaciadores: ITS, atpB-rbcL y trnL-F. Con base en la evidencia tanto morfológica como molecular, presentaron un nuevo esquema de clasificación, en el que *Impatiens* se divide en dos subgéneros, *Clavicarpa* y *Impatiens*. El subgénero *Impatiens* se subdivide en siete secciones: *Semiocardio*, *Tuberosae*, *Racemosae*, *Impatiens*, *Scorpioidae*, *Fasciculatae* y *Uniflorae*.

Fitomejoramiento: coloración de las flores

Esta especie tiene flores atractivas en numerosos colores, incluido el blanco, rosa, amarillo y naranja, así como flores dobles (Figura 3) Los colores llamativos presentes en los pétalos de las flores suelen estar asociados con la presencia de varios compuestos (de Morais, 2020).

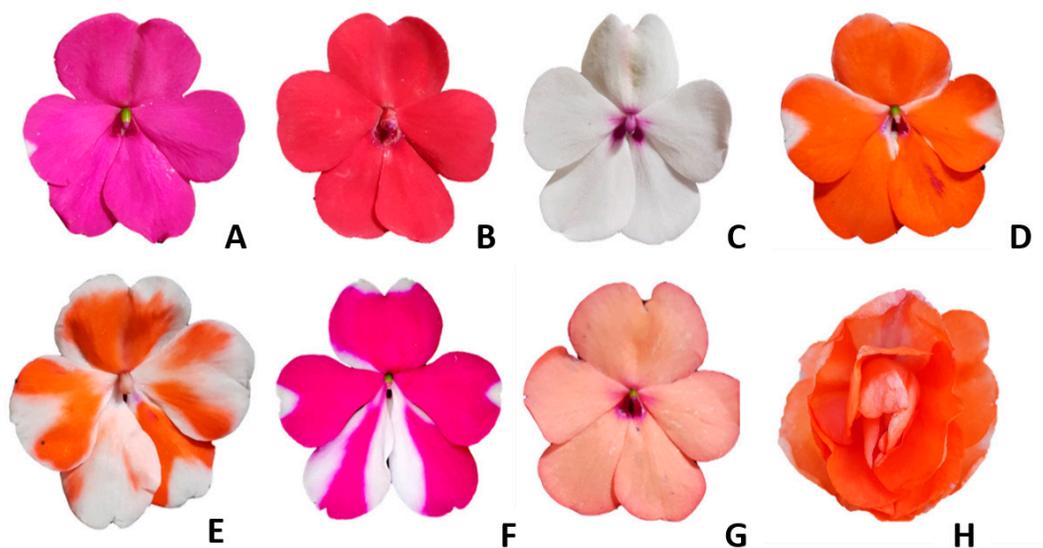


FIGURA 3. Diversidad de colores y formas en *Impatiens walleriana*. **A-C y G:** Accent Premium de Muller Seeds, **D-F:** Starbright bicolor de Fleuroselect **H)** Rockapulco Orange Shades de Proven Winners. Fuente: propia

En un estudio realizado por Pires et al. (2021) se identificaron y cuantificaron compuestos fenólicos no antociánicos y antocianínicos en flores rosas y naranjas de *I. walleriana*. Con respecto a los compuestos no antociánicos, se identificaron cuatro ácidos fenólicos (derivados de ácido cafeico y p - cumárico) y en cuanto a los antocianínicos: cuatro derivados de pelargonidina, tres derivados de malvidina y tres derivados de peonidina.

También Tatsuzawa et al. (2016), estudiaron la relación entre el color de la flor y la composición de flavonoides de los pétalos en 10 cultivares de esta especie. Se identificaron trece antocianinas conocidas y una no conocida, así como dos glicósidos de flavonol conocidos.

El estudio de los compuestos involucrados en la coloración de *I. walleriana*, así como la ruta metabólica mediante la cual son sintetizados y los genes implicados en dicha vía, son de vital importancia para futuros estudios de transformación genética enfocados a la coloración de las flores. La innovación en el color de las flores, en particular la generación de variedades azules y amarillas, constituye una de las mayores fuerzas conductoras en el desarrollo de nuevas variedades de plantas ornamentales.

En *I. walleriana*, la herencia del color de la flor no es muy conocida producto a que la mayoría de las investigaciones se ha llevado a cabo por empresas privadas y los datos son protegidos como «secretos comerciales» (Uchneat, 2007). Se ha observado patrones de codominancia entre flores con coloración blanco/rosa y blanco/naranja (Figura 4).



FIGURA 4. Patrones de codominancia asimétricos en el color de la flor de *Impatiens walleriana*. Fuente: propia

En la opinión de los autores de la presente investigación, para el caso de la codominancia también hay un efecto ambiental, puesto que, plantas del mismo genotipo presentan mayor coloración blanca cuando son sembradas a la sombra y mayor pigmentación rosa o naranja cuando se exponen al sol directo. Los pigmentos como las antocianinas se ven estimulados a expresarse para proteger a las flores de los rayos del sol (Lodish et al., 2016).

Estrés a la sequía

Impatiens walleriana posee altos requerimientos hídricos, la deficiencia de agua en el sustrato conduce a una rápida disminución de la turgencia celular y produce deshidratación de los tejidos. Este es el principal problema en la producción comercial de estas plantas (Antonic et al., 2016). Por tales razones, aumentar la tolerancia a la sequía en *I. walleriana* es uno de los puntos clave en un programa de mejoramiento genético.

La tolerancia a la sequía implica la capacidad de una planta para mantener las funciones fisiológicas normales, incluso durante un período prolongado sin agua y un menor potencial hídrico en los tejidos. Esto se logra principalmente mediante la expresión de genes específicos que proporcionan la acumulación de osmoprotectores y componentes del sistema de defensa antioxidante. Estos componentes de defensa son las enzimas antioxidantes, como la superóxido dismutasa (SOD), peroxidasas (POX), catalasas (CAT) y enzimas del ciclo de ascorbato glutatión, las cuales eliminan los ROS (Especies Reactivas del Oxígeno) de las células y reducen la oxidación (Demidchik et al., 2015), así como antioxidantes no enzimáticos como el ascorbato, el glutatión y compuestos de naturaleza fenólica (Gechev et al., 2006).

En *I. walleriana* se han realizado estudios enfocados en identificar los genes implicados en la producción de componentes del sistema de defensa antioxidante. Tal es el caso del estudio realizado por Dragi evi et al. (2020), donde se identificaron tres secuencias de deshidrina en el transcriptoma foliar ensamblado de novo: *lWdhn1*, *lWdhn2.1* e *lWdhn2.2* como respuesta a la sequía. También Djuric et al. (2020) observaron una expresión genética regulada por la sequía, en el que se encontraron genes relacionados con la biosíntesis del ácido abscísico (ABA): 9-cis-epoxicarotenoide dioxigenasa 4 (NCED4), la aldehído oxidasa abscísico 2 (AAO2) y el gen catabólico ABA 8 -hidroxilasa 3 (ABA8ox3). Djuric et al. (2021) identificaron cuatro acuaporinas en *I. walleriana*: *lWPIP1*; 4, *lWPIP2*; 2, *lWPIP2*; 7 e *lWTIP4*, que se expresaban bajo estrés hídrico. Las acuaporinas comprenden un gran grupo de proteínas transmembrana responsables del transporte de agua, que es crucial para la supervivencia de las plantas en condiciones de estrés.

La manipulación de genes, relacionados con el mantenimiento de la estructura y función de los componentes celulares, es una de las vías para obtener plantas tolerantes al estrés por sequía (Sanjari et al., 2008; Díez y Nuez,

2008). Investigaciones recientes han utilizado fundamentalmente la transformación genética como una herramienta para desarrollar plantas tolerantes al estrés en otros cultivos (Yue et al., 2008; Messina et al., 2011) aunque aún existe un escaso número de genes identificados en *I. walleriana* relacionados con el déficit hídrico. La identificación de nuevos genes que desempeñen papeles significativos en los mecanismos de respuesta a sequía, como los que codifican para osmoprotectantes, transportadores de iones y enzimas antioxidantes, es un objetivo prioritario. El avance en la mejora de la tolerancia de *I. walleriana* antes el estrés hídrico dependerá del descubrimiento de genes adicionales que jueguen un papel esencial.

Tolerancia a *P. obducens*

Como se mencionó anteriormente, el mildew veloso (*P. obducens*) es una enfermedad altamente destructiva de *I. walleriana*. Se han realizado algunos estudios encaminados a detectar los genes involucrados en el proceso de defensa ante este patógeno puesto a que existe una fuerte demanda por parte de los consumidores.

Salgado-Salazar et al. (2018) realizaron una investigación utilizando la técnica FISH (Hibridación Fluorescente In Situ) para visualizar el patógeno en los tejidos de *impatiens*. Además, esta técnica puede ser utilizada también con fines genéticos para la identificación de cromosomas específicos, estudio del origen y la estructura de los genomas de híbridos, comparación de regiones genómicas homólogas, estudios del comportamiento cromosómico, y localización de secuencias específicas de ADN como transposones y otros fragmentos cromosómicos (Herrera, 2007).

Bhattacharai et al. (2018) realizaron un estudio de transcriptómica en el cual se identificaron 15 unigenes relacionados a la tolerancia a mildew veloso. La mayoría de ellos mostraban altos niveles de similitud con los genes que codifican para la familia de proteínas NB-LRR, las cuales son conocidas por tener un papel crítico en respuesta ante el ataque de patógenos funcionando como transductores de señales para iniciar la defensa de la planta. Se identificaron microsatélites y SNPs, los cuales permitirán entender e identificar la base genética de la resistencia a *P. obducens* en *I. hawkeri* para introducir y posiblemente sobreexpresar los genes en *I. walleriana*.

Por otra parte, se ha encontrado que los receptores de reconocimiento de patrones (PRR) son la primera etapa de defensa en el sistema inmunológico innato de las plantas. Se encuentran localizados en las membranas de las células hospederas y reconocen estructuras o moléculas de patógenos, conocidas como Patrón Molecular Asociado a Patógenos (PAMP) y, a su vez, activan la Inmunidad activada por PAMP (PTI). La PTI es un mecanismo de defensa no específico que permite el reconocimiento de microorganismos patógenos y no patógenos y, por lo tanto, combate la invasión de los mismos

(Ojito-Ramos y Portal, 2010; Gutiérrez-Beltrán y de la Torre, 2015; Bigeard, Colcombet y Hirt, 2015).

En un estudio realizado por Suárez, Afzal y Shad (2019) se observó la expresión diferencial de PRR en *Impatiens* infectadas con *P. obducens*. Las plantas portan dos tipos de PRR: quinasas similares a receptores (RLK) y proteínas similares a receptores (RLP) (Tang et al., 2017). Se ha registrado que muchas RLK son reguladores positivos de la defensa de las plantas contra los hongos (Delteil et al., 2016). Después del reconocimiento por los PRR, las concentraciones de iones de calcio (Ca^{+2}) se consideran el siguiente evento en la respuesta de las plantas a cualquier señal ambiental (Ranty et al., 2016). Muchos estudios de transcriptómica han revelado que hay participación de genes de señalización de Ca^{+2} en interacciones compatibles huésped-patógeno (Aldon et al., 2018; Naveed y Ali, 2018).

Los genes que codifican para las proteínas MLO (Locus O asociado al Mildeo) también se han identificado como relacionados a la susceptibilidad al mildew velloso. Estudios recientes han descubierto que también están involucradas en las interacciones planta-oomycete (Zhu et al., 2017; Naveed y Ali, 2018). Suárez et al. (2019) encontraron seis homólogos de genes MLO que se expresan diferencialmente en *I. walleriana*.

Durante el 2019 y el 2020 fueron liberadas al mercado dos nuevas series de cultivares de *I. walleriana* en los Estados Unidos. Beacon fue desarrollada por Pan American Seed e Imara XDR por Syngenta Flowers. Las pruebas de campo mostraron que estas nuevas series de cultivares son altamente resistentes al mildew velloso, sin embargo, ninguna de las dos es completamente inmune a la enfermedad (Daughtrey et al., 2020). Las condiciones ambientales posiblemente influyeron en que las plantas con resistencia se vieran afectadas por el patógeno. También es de considerar que la resistencia a *P. obducens* es de carácter cuantitativo, como se mencionó anteriormente, y eso hace difícil que todos los genes o los más importantes estén presentes en los genotipos.

Longevidad floral

Lograr potenciar la longevidad de las flores puede incrementar el interés por cualquier planta ornamental, incluyendo *I. walleriana*. La senescencia de la flor se acelera cuando se separa de la planta, lo que determina que en pocos días la flor pierda su valor comercial.

Se considera como longevidad de la flor, el tiempo que esta conserva sus cualidades decorativas, los primeros síntomas de envejecimiento se detectan cuando se inicia la producción de etileno (Van-Alvorst y Bovy, 1995). Aunque el etileno es uno de los principales causantes de senescencia, también existen otros factores pre y pos cosecha como el manejo agronómico y el genotipo

de la planta. Sin embargo, desde el punto de vista fisiológico, la senescencia es un proceso activo y continuo que involucra cambios estructurales, funcionales, bioquímicos y moleculares tales como: pérdida de permeabilidad de la membrana celular, fuga de iones, aumento de enzimas oxidativas, generación de especies reactivas del oxígeno (ROS), degradación de proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos y desbalance de hormonas, azúcares y calcio (De la Riva, 2011). Lo anterior desencadena la activación de genes SAGs (Genes Asociados a la Senescencia).

En este aspecto se ha encontrado a través de mejoramiento genético clásico, incremento en la longevidad floral de otros cultivos como *Dianthus caryophyllus* (5.7 a 15.9 días) (Onozaki y Yagi, 2011). En los materiales usados en este experimento se encontró una disminución extremadamente baja de los genes ACS1, ACS2 y ACO1, los cuales se relacionan con la síntesis de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) y de la ACC oxidasa (ACO), precursores de etileno (Tanase y Otsu, 2013). La disminución en la concentración de etileno se ha registrado en muchos cultivos incluyendo *I. walleriana* (Howard *et al.*, 2012; Olsen *et al.*, 2015). Por otra parte, se ha registrado casos en los que por hibridación inter e intraespecífica se ha logrado obtener también plantas menos sensibles al etileno (Macnish *et al.*, 2004).

También mediante transformación genética se ha logrado reducir la sensibilidad a etileno en *Petunia hybrida*, creando líneas con sobreexpresión del gen EIN2 y usando un promotor CaMV 35S (cita). Posteriormente se le añadió un segundo gen llamado ETR1-1, lo cual indica no solamente la obtención de resultados por uno, sino por 2 genes que incrementaron el efecto de manera sinérgica (Shibuya *et al.*, 2004). Olsen *et al.* (2015) realizaron un listado de genes, promotores y cepas de *Agrobacterium* utilizados en ornamentales, lo que constituye una base para futuras investigaciones en *I. walleriana*.

Con el creciente interés en la tecnología de edición de genomas por medio de CRISPR-Cas9 se propone valorar genes homólogos a la síntesis de ACS, ACO, receptores de etileno, factores de transcripción EIN3/EIL como candidatos para la edición (Olsen *et al.*, 2015). Otro mecanismo propuesto es la modificación de la proteína TOR, la cual es una kinasa de serina/treonina muy conservada que modula negativamente a la ACS (Zuo *et al.*, 2020).

Ingeniería genética

En el mejoramiento de los cultivos ornamentales, la ingeniería genética es una herramienta de gran utilidad para incrementar artificialmente la variabilidad genética (Cubero, 2003). Existe una larga lista de procesos utilizados para la transferencia de genes foráneos a los genomas de especies vegetales, que incluye: vectores virales, liposomas, electroporación, sonicación,

transferencia mediada por compuestos químicos, fibras de carburo de silicón, microinyección y microláser. Sin embargo, los cultivos ornamentales transgénicos que se han liberado comercialmente, se han producido principalmente mediante el uso de dos tecnologías: biobalística y transformación mediada por *Agrobacterium tumefaciens* (Granados y Chaparro-Giraldo, 2012; Taylor y Fauquet, 2002; Rommens, 2004; Rao et al., 2009).

En el caso de *I. walleriana*, como en otros cultivos ornamentales, es necesario realizar modificaciones para mejorar su aceptación en el mercado; tales modificaciones han sido clásicamente referentes a resistencia a herbicidas, a diferentes tipos de estrés y a insectos y plagas, sin embargo es necesario modificar rasgos de apreciación estética como: su arquitectura, colores, capacidad de generar aromas, manejo de los tiempos de floración, entre otros (Tanaka et al., 2005) y por supuesto para *I. walleriana* es muy importante la tolerancia a *P. obducens*.

En la naturaleza se dispone de una muy importante variedad de genes que tienen, o pueden tener, una gran relevancia en el mejoramiento de *I. walleriana*. Por ejemplo, es posible hallar genes que modifican la arquitectura de la planta utilizando *A. tumefaciens* (genes IAAM, IAAH e IPT), así como los genes ROL, AUX 1 y AUX 2 con el uso de *A. rhizogenes* (Casanova et al., 2005). Otro gen de gran utilidad en la modificación de la arquitectura de las plantas es el inhibidor de la síntesis de giberelinas (GAI) encontrado en *Arabidopsis thaliana* (Wang y Li, 2006).

El protocolo para transformación con *A. tumefaciens* ha sido probado con éxito por Dan et al. (2010), sin embargo, en un estudio realizado por Milošević et al. (2015) se inocularon brotes de *I. walleriana* con *A. rhizogenes* (A4M70GUS) con el fin de determinar cambio en el crecimiento radicular *in vitro* para uso en el estudio de virus. Para esto se evaluaron los efectos de la transformación genética sobre las ROS (especies reactivas de oxígeno) y la acumulación de materia seca. Se observó la aparición de raíces pilosas en los sitios de las heridas de los brotes diez días después de la inoculación y se indujo proliferación radical en el 100% de los explantes.

Finalmente, la maximización del uso de la ingeniería genética en *I. walleriana* debería ir enfocada en el desarrollo de tolerancia a mildew veloso, puesto que es el principal problema fitosanitario de esta especie, además que es una planta muy susceptible a la deshidratación. El descubrimiento de genes candidatos para la tolerancia a mildew veloso, además de los presentados por Suárez et al. (2019) son de gran importancia para saber si la modificación de ambos, o algunos otros, disminuirían la infección del oomycete. Por su parte y de igual forma, los genes candidatos asociados a la tolerancia a la deshidratación deben ser investigados. En la figura 5 se presenta una infografía respecto a los genes candidatos relacionados con los dos problemas principales en *I. walleriana*.

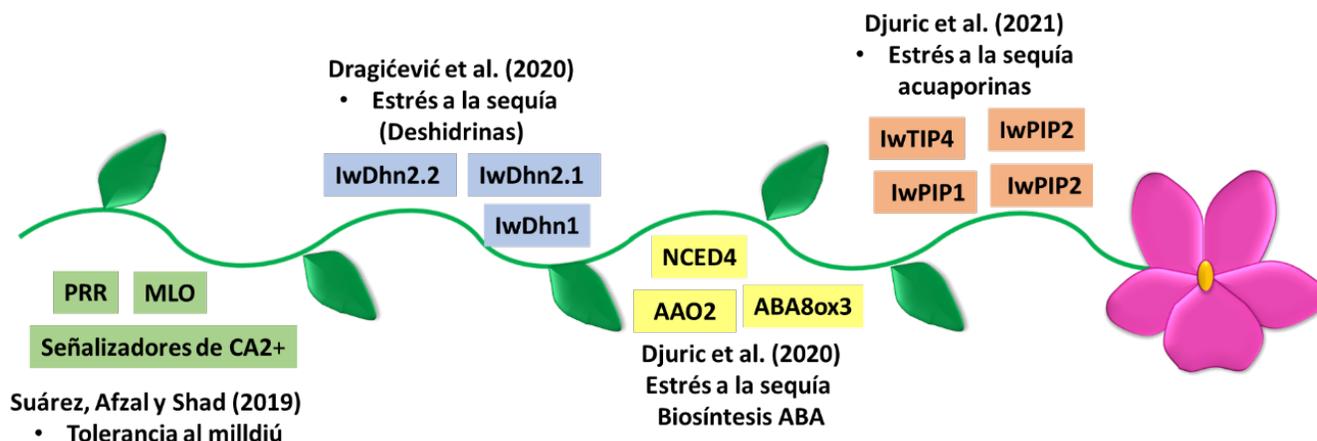


FIGURA 5. Genes candidatos para ingeniería genética en procesos importantes para *Impatiens walleriana*. Fuente: propia.

Con el advenimiento de las tecnologías de edición genómica y la constante investigación realizada por encontrar mejores enzimas y ARN guías, sería de esperar que los investigadores tomen en cuenta esta herramienta.

CONCLUSIONES

La duplicación de cromosomas es una herramienta muy útil en la manipulación de la ploidía para el mejoramiento genético de *I. walleriana*; los compuestos más utilizados con este fin son la colchicina y la orizalina.

Conocer la variabilidad genética y las relaciones filogenéticas entre genotipos de *I. walleriana* es de importancia para estimar las posibilidades de hibridación.

Estudios enfocados en los genes implicados en la coloración de las flores de *I. walleriana* y de la longevidad floral, son necesarios para modificaciones por medio de transformación o edición genética.

Aumentar la tolerancia a la sequía en *I. walleriana* es uno de los puntos clave en un programa de mejoramiento genético, por lo cual, es necesario identificar los genes implicados y su interrelación en la producción de componentes del sistema de defensa antioxidante.

Una de las enfermedades que más daños causa en *I. walleriana* es la enfermedad fúngica del mildiú veloso causada por *P. obducens* por lo cual, detectar los genes involucrados en el proceso de defensa y su interrelación ante este patógeno es de gran importancia para la futura creación de cultivares tolerantes.

REFERENCIAS

- Abrahamczyk S., Lozada-Gobilard S., Ackermann M., Fischer E., Krieger V., Redling A. y Weigend M. (2017). A question of data quality – testing pollination syndromes in Balsaminaceae. *PLoS One*, 12(10), e0186125. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186125>
- Adamowski W. (2008). Balsams on the offensive: the role of planting in the invasion of *Impatiens* species. In Tokarska-Guzik B., Brock J. H., Brundu G., Child L., Daehler C. C. y Pyšek P. (eds), *Plant invasions: human perception, ecological impacts and management* (pp. 57-70). Leiden, Netherlands: Backhuys Publishers.
- Aldon D., Mbengue M., Mazars C. y Galaud J. P. (2018). Calcium signaling in plant biotic interactions. *Int. J. Mol. Sci.*, 19(3), 665. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19030665>
- Antonic D., Milošević S., Cingel A., Lojic M., Trifunovic-Momcilov M., Petric M. y Simonovic A. (2016). Effects of exogenous salicylic acid on *Impatiens walleriana* L grown in vitro under polyethylene glycol-imposed drought. *S. Afr. J. Bot.*, 105, 226-233.
- Arisumi T. (1973). Chromosome numbers and interspecific hybrids among New Guinea *Impatiens* species. *J. Hered.*, 64(2), 77-79.
- Barrett B.A., Kidwell K.K. y Fox P.N. (1998). AFLP vs. pedigree based genetic diversity assessment methods. *Crop Sci.*, 38, 1271-1278.
- Bhatarai K., Wang W., Cao Z. y Deng Z. (2018). Comparative Analysis of *Impatiens* Leaf Transcriptomes Reveal Candidate Genes for Resistance to Downy Mildew Caused by *Plasmopara obducens*. *Int. J. Mol. Sci.*, 19(7), 2057. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19072057>
- Bicknell R. (1995). Breeding cut flower cultivars of *Leptospermum* using interspecific hybridization. *New Zeal J Crop Hortic.*, 23, 412-421.
- Bigéard J., Colcombet J. y Hirt H. (2015). Signaling Mechanisms in Pattern-Triggered Immunity (PTI). *Molecular Plant.*, 8(4), 521-539. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.12.022>
- Blanco J. y Vázquez F.M. (2014). *Impatiens balfourii* Hook (Balsaminaceae) actuando como especie invasora en la Reserva Natural de la Garganta de los Infiernos (Extremadura). *Bouteloua*, 18, 100-105.
- Broome R., Sabir K. y Carrington S. (2007). Plants of the Eastern Caribbean. Online database. University of the West Indies, Barbados. <http://ecflora.cavehill.uwi.edu/index.html>
- CABI. (2019). Invasive Species Compendium. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/28769#tosummaryOfInvasiveness>
- Carr J. y Korban S.S. (2004). Evaluating genetic relationships in seed impatiens, *Impatiens walleriana*, using AFLP profiling. *Plant Breeding*, 123, 577-581.
- Carrodegua A. y Zúñiga, A. (2020). Bases para la mejora genética en *Gerbera hybrida*. *Repertorio Científico*, 23(2), 62-51.
- Casanova E., Trillasa M.I., Moyseta L.L., Vainstein A. (2005). Influence of rol genes in floriculture. *Biotechnology Advances*, 23, 3-39.
- Chavan S. K., Singh A. y Barkule S. (2018). Genetic variability studies on *Adenium obesum* Forssk Roem & Schult. *Asian. Jr. of Microbiol. Biotech. Env. Sc.*, 20(3), 965-969.

- Cubero J.I. (2003). Los poliploides en la mejora vegetal. In: Introducción a la mejora genética vegetal. Cap. 15. Ediciones Mundi-prensa. Madrid. España, 2003. p. 325-351.
- Cunnington J.H., Aldaoud R., Loh M., Washington W.S. y Irvine G., (2008). First record of *Plasmopara obducens* (downy mildew) on impatiens in Australia. *Plant Pathology*, 57(2), 371. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01630.x>
- DAISIE (2018). Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. <http://www.europe-aliens.org/>
- Dan Y., Baxter A., Zhang S., Pantazis C. y Veilleux, R. (2010). Development of Efficient Plant Regeneration and Transformation System for *Impatiens* using *Agrobacterium tumefaciens* and multiple bud cultures as explants. *BMC Plant Biol.*, 10: 165. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-165>
- Daughtrey M., Beckerman J., Davis W.J., Rane K., Crouch J.A. (2020). Corroboration That Highly Resistant Impatiens Cultivars Are Not Immune to Downy Mildew Disease: A Report of Crop Losses from Two California Producers. *Plant Health Progress*, 21(3): 214-216.
- De La Riva F. (2011). Poscosecha de flores de corte y medio ambiente. *IDESIA*, 29(3), 125-130
- de Moraes J.S., Sant'Ana A.S., Dantas A.M., Silva B.S., Lima M.S., Borges G.C. y Magnani M. (2020). Antioxidant activity and bioaccessibility of phenolic compounds in white, red, blue, purple, yellow and orange edible flowers through a simulated intestinal barrier. *Food Res. Int.*, 131, 109046. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109046>
- Delteil A., Gobbato E., Cayrol B., Estevan J., Michel-Romiti C., Dievart A., Kroj T. y Morel J.B. (2016). Several wall-associated kinases participate positively and negatively in basal defense against rice blast fungus. *BMC Plant Biology*, 16, 17. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0711-x>
- Demidchik V. (2015). Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environ. Exp. Bot.*, 109, 212-228.
- Díez M.J. y Nuez F. (2008). Tomato. In: J. Prohens-Tomás y J. Nuez (eds), *Vegetables II: Fabaceae, Liliaceae, Solanaceae, and Umbelliferae*. Handbook of Plant Breeding. Ed. Springer Publishing. NY, USA.
- Diningsih E., Yanda R.P. Soehendi R. y Marwoto B. (2019). Identification of the main virus infecting impatiens (*Impatiens balsamina* L.) IOP Conference Series: Earth and Environmental Series. Southeast Asia Plant Protection Conference. Bongor, Indonesia
- Djuric M., Subotic A., Prokic L., Trifunović-Momčilov M., Cingel A., Dragičević M., Simonovic A. y Milosevic S. (2021). Molecular characterization and expression of four aquaporin Genes in *Impatiens walleriana* during drought stress and recovery. *Plants*, 10(1), 154. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10010154>
- Djuric M., Subotic A., Prokic L., Trifunović-Momčilov M., Cingel A., Vujicic M. y Milosevic S. (2020). Morpho-physiological and molecular evaluation of drought and recovery in *Impatiens walleriana* grown ex vitro. *Plants*, 9(11), 1559. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9111559>
- Antonić, D.D., Subotic A.R., Dragičević M.B., Pantelic D., Milosevic S.M., Simonovic A.D. y Momčilović I. (2020). Effects of exogenous salicylic acid on drought

- response and characterization of dehydrins in *Impatiens walleriana*. *Plants*, 9(11), 1589. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9111589>
- Fischer E. y Rahelivololona M.E. (2002). New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar I. *Adansonia*, 24, 271-294.
- Fischer E. y Rahelivololona M.E. (2016). New taxa of *Impatiens* (Balsaminaceae) from Madagascar VIII. *Impatiens maxhuberi*, a new species from Marojejy and Anjanaharibe-Sud. *Phytotaxa*, 244, 191-195.
- Fort A. (2013). Genome dosage and parent of origin effects in a ploidy series of *Arabidopsis thaliana* (PhD Diss.). National University Ireland, Galway. <https://aran.library.nuigalway.ie/handle/10379/4432>
- Fujihashi H., Akiyama S. y Ohba H. (2002). Origin and relationships of the Sino-Himalayan *Impatiens* (Balsaminaceae) based on molecular phylogenetic analysis, chromosome numbers and gross morphology. *J. Jap. Bot.* 77, 284-295.
- Fukumoto H., Yamaki M., Isoi K. y Ishiuro K. (1996). Antianaphylactic Effects of the Principal Compounds from the White Petals of *Impatiens balsamina* L. *Phytother Res.*, 10: 202-206.
- Gechev T.S., Van-Breusegem F., Stone J.M., Denev I. y Laloi C. (2006). Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *Bioessays*, 28, 1091-1101. DOI: <https://doi.org/10.1002/bies.20493>
- Ghanbari M., Jowkar A., Salehi H. y Zarei M. (2019). Effects of polyploidization on petal characteristics and optical properties of *Impatiens walleriana* (Hook.). *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 138, 299-310. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-019-01625-3>
- Granados C. y Chaparro-Giraldo A. (2012). Métodos de transformación genética de plantas. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica*. 15, 49-61. DOI: <https://doi.org/10.31910/rudca.v15.n1.2012.802>
- Grey-Wilson C. (1980). *Impatiens* of Africa: Morphology, pollination and pollinators, ecology, phytogeography, hybridization, keys and a systematic treatment of all African species with a note on collecting and cultivation. Ed. University of Chicago Press.
- GRIS (2018). Global Register of Introduced and Invasive Species. IUCN ISSG. <http://gris.org/>
- Gutiérrez-Beltrán E. y de la Torre F.N. (2015). La coevolución como un sistema de defensa en la interacción planta-patógeno. *Encuentros en la biología*, 9(157), 79-81.
- Haddad B., Gristina A.S., Mercati F., Saadi A.E., Aiter N., Martorana A., Sharaf A. y Carimi F. (2020). Molecular analysis of the official Algerian olive collection highlighted a hotspot of Diversity in the Central Mediterranean basin. *Genes*, 11(3), 303. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes11030303>
- Herrera J.C. (2007). La citogenética molecular y su aplicación en el estudio de los genomas vegetales. *Agronomía Colombiana*, 25(1), 26-35.
- Howard N.P., Stimart D., de Leon N., Havey M.J. y Martin W. (2012). Diallel analysis of floral longevity in *Impatiens walleriana*. *J Am Soc Hortic.*, 137, 47-50.
- Janssens S.B., Geuten K., Viaene T., Yuan Y.M., Song Y. y Smets E. (2007). Phylogenetic utility of the AP3/DEF K-domain and its molecular evolution in *Impatiens* (Balsaminaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 43(1), 225-239.

- Janssens S.B., Geuten K., Yuan Y.M., Song Y., Kupfer P. y Smets E. (2006). Phylogenetics of *Impatiens* and *Hydrocera* (Balsaminaceae) using chloroplast at pB-rbcl spacer sequences. *Syst. Bot.*, 31, 171-180.
- Janssens S.B., Knox E.B., Huysmans S., Smets E.F. y Merckx V.F.S.T. (2009). Rapid radiation of *Impatiens* (Balsaminaceae) during Pliocene and Pleistocene: result of a global climate change. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 52, 806-824.
- Janssens S.B., Wilson S.Y., Yuan Y.M., Nagels A., Smets E.F. y Huysmans S. (2012). A total evidence approach using palynological characters to infer the complex evolutionary history of the Asian *Impatiens* (Balsaminaceae). *Taxon*, 61, 355-367
- Jones D. y O'Neill T. (2004). *Impatiens* downy mildew. East Malling, UK: Horticultural Development Council: Factsheet 05/04 *Impatiens* Protected Crops.
- Jones K. y Smith J.B. (1966). The cytogeography of *Impatiens* L. (Balsaminaceae). *Kew Bull.*, 20(1): 63-72.
- Lane C.R., Beales P.A., O'Neill T.M., McPherson G.M., Finlay A.R., David, J., Constantinescu O. y Henricot B. (2005). First report of *Impatiens* downy mildew (*Plasmopara obducens*) in the UK. *Plant Pathology*, 54(2), 243. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01133.x>
- Lehrer J., Brand M. y Lubell J. (2008). Induction of tetraploidy in meristematically active seeds of Japanese barberry (*Berberis thunbergii* var. *atropurpurea*) through exposure to colchicine and oryzalin. *Scientia Hort.*, 119, 67-71.
- Lodish H., Berk A., Matsudaira P., Kaiser C., Krieger M., Scott M.P., Zipursky L. y Darnell J. (2016). Cap 12. Cellular energetics. In: *Molecular Cell Biology*. Ed. W.H Freeman and Company. NY, USA.
- Mabberley D.J. (2017). *Mabberley's Plant-Book, A portable dictionary of plants, their classification and uses*, 4th ed. Cambridge University Press, UK.
- Macnish A.J., Irving D.E., Joyce D.C., Vithanage V., Wearing A.H. y Lisle A.T (2004). Variation in ethylene-induced postharvest flower abscission responses among *Chamelaucium* Desf. (Myrtaceae) genotypes. *Sci Hortic.*, 102, 415-432. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2004.05.002>
- Mercati F. y Sunseri F. (2020). Genetic Diversity Assessment and marker-assisted selection in crops. *Genes*, 11, 1481. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes11121481>
- Merling C. y Grant M.F. (1986). Hybridization studies in the genus *Impatiens*. *Canadian Journal of Botany*, 64, 5. DOI: <https://doi.org/10.1139/b86-145>
- Messina C.D., Podlich D. y Dong Z. (2011). Yield-trait performance landscapes: from theory to application in breeding maize for drought tolerance. *J. Exp. Bot.*, 62(3), 855-868. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq329>
- Milošević S., Lojić M., Antonić D., Cingel A. y Subotić A. (2015). Changes of antioxidative enzymes in *Impatiens walleriana* L. shoots in response to genetic transformation. *Genetika*, 47(1), 71-84.
- Mondragón J. (2009). *Impatiens walleriana* Hook f. (Balsaminaceae): ficha informativa. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/balsaminaceae/impatiens-walleriana/fichas/ficha.htm#:~:text=Flores%3A%20De%20varios%20colores%3A%20rojas,de%20largo%3B%20p%C3%A9talos%20relativamente%20similares>
- Motz V.A., Bowers C.P., Kneubehl A.R., Lendrum E.C., Young L.M. y Kinder D.H. (2015). Efficacy of the saponin component of *Impatiens capensis* Meerb. in preventing urushiol-induced contact dermatitis. *J Ethnopharmacol*, 162, 163-167.

- Navarro C. y Muñoz-Garmendia F. (2013) Flora Ibérica, vol. IX: *Impatiens* L. http://www.floraiberica.es/floraiberica/texto/imprenta/tomoIX/09_126_00_01_Balsaminaceae_2010_09_20.pdf
- Naveed Z.A. y Ali G.S. (2018). Comparative transcriptome analysis between a resistant and a susceptible wild tomato accession in response to *Phytophthora parasitica*. *Int. J. Mol. Sci.*, 19(2), 3735. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19123735>
- Ojito-Ramos K. y Portal O. (2010). Introducción al sistema inmune en plantas. *Biotecnología Vegetal*, 10(1), 3-19.
- Olsen A., Lutken H., Nymark J., Muller R. (2015). Ethylene resistance in flowering ornamental plants – improvements and future perspectives. *Horticulture Research*, 2, 15038. DOI: <https://doi.org/10.1038/hortres.2015.38>
- Onozaki T., Yagi M., Tanase K. y Shibata M. (2011). Crossings and selections for six generations based on flower vase life to create lines with ethylene resistance or ultra-long vase life in carnations (*Dianthus caryophyllus* L.). *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.*, 80, 486-498.
- Oswald B. y Nuismer S. (2007). Neopolyploidy and pathogen resistance. *Proc. Biol. Sci.*, 274, 2393-2397.
- Palumbo F., Galvao A.C., Nicoletto C., Sambo P. y Barcaccia G. (2019). Diversity analysis of sweet potato genetic resources using morphological and quantitative traits and molecular markers. *Genes*, 10(11), 840. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes10110840>
- Parker A. (2005). Pollinator limitation and seed set of *Impatiens walleriana*. Tropical Ecology Collection, Monteverde Institute. Digital Collections. <https://digital.lib.usf.edu/SFS0001528/00001>
- PIER (2018). Pacific Islands Ecosystems at Risk. In: Pacific Islands Ecosystems at Risk. Honolulu, Hawaii, USA: HEAR, University of Hawaii. <http://www.hear.org/pier/index.html>
- Pires E.d.O., Pereira E., Pereira C., Dias M.I., Calhelha R.C., Ćirić A., Soković M., Hassemmer G., Garcia C.C., Caleja C., Barros L. y Ferreira I.C.F.R. (2021). Chemical Composition and Bioactive Characterization of *Impatiens walleriana*. *Molecules*, 26, 1347. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules26051347>
- Pyšek P. y Prach K. (1993). Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography*, 20: 413-420.
- Queensland Government (2018). Weeds of Australia, Biosecurity Queensland Edition. In: Weeds of Australia, Biosecurity Queensland Edition. Australia: Queensland Government. <http://keyserver.lucidcentral.org/weeds/data/media/Html/search.html>
- Ranty B., Aldon D., Cotelle V., Galaud J.P., Thuleau P., Mazars C. (2016). Calcium Sensors as Key Hubs in Plant Responses to Biotic and Abiotic Stresses. *Frontiers in Plant Science*. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00327>
- Rao A., Bakhsh A., Kiani S., Shahzad K., Shahid A., Husnain T. y Riazuddin S. (2009). The myth of plant transformation. *Biotechn. Adv.*, 27, 753-763.
- Renganayaki K., Read J.C. y Fritz A.K. (2001). Genetic diversity among Texas bluegrass genotypes (*Poa arachnifera* Torr.) revealed by AFLP and RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 102, 1037-1045.
- Rommens C. (2004). All-native DNA transformation: a new approach to plant genetic engineering. *Trends Plant Sci.*, 9(9), 457-464.

- Sanjari A. y Yazdanehpas A. (2008). Evaluation of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes under Pre- and Post-anthesis Drought Stress Conditions. *J. Agric. Sci. Technol.*, 10, 109-121.
- Shajita P., Dhanesh N., Ebin P., Joseph L., Devassy A., John R. y Mathew L. (2015). Molecular phylogeny of Balsams (Genus *Impatiens*) based on ITS regions of nuclear ribosomal DNA implies two colonization events in south India. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*, 4(6), 1-9. DOI: <https://doi.org/10.7324/JABB.2016.40601>
- Yua S.X., Steven J.B., Zhua X.Y, Magnus L., Gao T.G. y Wei W. (2015). Phylogeny of *Impatiens* (Balsaminaceae): Integrating molecular and morphological evidence into a new classification. *Cladistics*, 32(2), 179-197. DOI: <https://doi.org/10.1111/cla.12119>
- Shibuya K., Berry K.G., Ciardi J.A., Loucas H.M., Underwood B.A., Nourizadeh J.R., Ecker H.J. y Klee D.G. (2004). The central role of PhEIN2 in ethylene responses throughout plant development in petunia. *Plant Physiol*, 136, 2900-2912.
- Song Y., Yong-Ming Y. y Philippe K. (2003). Chromosomal evolution in Balsaminaceae, with cytological observations on 45 species from Southeast Asia. *Caryologia*, 56, 463-481.
- Sreekala A.K., Pandurangan A.G., Ramasubbu R., Kulloli S.K. (2008). Reproductive biology of *Impatiens coelotropis* Fischer, a critically endangered balsam from the Southern Western Ghats. *Current Science*. 95(3), 386-388.
- Tanaka Y., Katsumoto Y., Brugliera F. y Mason J. (2005). Genetic engineering in floriculture. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 80, 1-24.
- Tanase K., Otsu S., Satoh S., Onozaki T. (2013). Expression and regulation of senescence related genes in carnation flowers with low ethylene production during senescence. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.*, 82, 179-187.
- Tang D., Wang G. y Zhou J. (2017). Receptor kinases in plant-pathogen interactions: more than pattern recognition. *Plant Cell*, 29, 618-637. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00891>
- Tatsuzawa F., Suzuki Y., Sato M., Kato K. (2016). Flower Colors and Pigments in the Cultivars of *Impatiens walleriana*. *Horticultural Research (Japan)*, 15, 115-122. DOI: <https://doi.org/10.2503/hrj.15.115>
- Taylor N. y Fauquet C. (2002). Microparticle bombardment as a tool in plant science and agricultural biotechnology. *DNA and Cell Biology. (USA)*, 21(12), 963-977.
- Uchneat M.S. (2007). *Impatiens*. En: Anderson N.O. (eds) Flower Breeding and Genetics. Springer, Dordrecht. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4428-1_10
- USDA-NRCS (2018). The PLANTS Database. En: The PLANTS Database Greensboro, North Carolina, USA: National Plant Data Team. <https://plants.sc.egov.usda.gov>
- Van-Alvorst A.C. y Bovy A.G. (1995). The role of ethylene in the senescence of carnation flowers, a review. *Plant Growth Regulation*, 16: 43-53.
- van Vankelburg J.L.C.H., Schoenenber N., van de Vossenber B.T.L.H., Man in 't Veld W.A., Westenberg M. y Boer E. (2019). A natural hybrid of *Impatiens*, in the introduced range, demonstrated by sequence analysis of the nuclear ribosomal DNA-gene repeat. *Biodiversity & Conservation Biology*, 166(2), 144-152. DOI: <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1584863>
- Wang W., He Y., Cao Z. y Deng Z. (2018). Induction of Tetraploids in *Impatiens (Impatiens walleriana)* and Characterization of Their Changes in Morphology

- and Resistance to Downy Mildew. *HortScience*, 53(7), 925-931. DOI: <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13093-18>
- Wang Y. y LI J. (2006). Genes controlling plant architecture. *Current opinion on Biotech*, 17, 123-129.
- Wegulo S.N., Koike S.T., Vilchez M. y Santos P., (2004). First report of downy mildew caused by *Plasmopara obducens* on *Impatiens* in California. *Plant Disease*, 88(8), 909. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.8.909B>
- Yšek P. (1995). Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera*. A century of spreading reconstructed. *Biological Conservation*, 74, 41-48.
- Yuan Y.M., Song Y., Geuten K., Rahelivololona E., Wohlhauser S., Fischer E., Smets E. y Kaupfer P. (2004). Phylogeny and biogeography of Balsaminaceae inferred from ITS sequence data. *Taxon*, 53, 391-403.
- Yue B., Xue W., Luo L. y Xing J.Y. (2008). Identification of quantitative trait loci for four morphologic traits under water stress in rice (*Oryza sativa* L.) *Genet. Genomics*, 35(9), 569-575. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1673-8527\(08\)60077-6](https://doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60077-6)
- Zhu Y., Shao J., Zhou Z. y Davis R.E. (2017). Comparative transcriptome analysis reveals a preformed defense system in apple root of a resistant genotype of G.935 in the absence of pathogen. *Int. J. Plant Genomics*. DOI: <https://doi.org/10.1155/2017/8950746>
- Zhuo F., Xiong F., Deng X., Li Z. y Ren M. (2020). Target of Rapamycin (TOR) Negatively Regulates Ethylene Signals in Arabidopsis. *Intern. Journ. Mol. Sciences*. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21082680>
- Zúñiga A. y Carrodegua A. (2020). Factores importantes para el mejoramiento genético en la piña (*Ananas comosus* var. *comosus*). *Repertorio Científico*, 23(2), 50-37.