



Imágenes de Luis Adán Sanchez Rodríguez

Aspectos morfofisiológicos y genéticos para establecer programas de mejoramiento en *Moringa oleifera* Lam

Morphophysiological and genetic aspects to establish breeding programs in *Moringa oleifera* Lam

Yadiana Ontivero-Vasallo¹, Jahel Echeverría-Carracedo¹, Alejandro Palacios-Espinosa^{2*}

RESUMEN

El mejoramiento genético en plantas permite incrementar el rendimiento, productividad y resistencia al estrés al modificar el genotipo de la progenie. El objetivo del presente trabajo fue revisar los criterios de selección que apoyen la implementación de programas de mejoramiento genético de *Moringa oleifera* enfocados en producción y resistencia al estrés. La polinización de esta planta es principalmente abierta, lo que dificulta mantener progresos en su genotipo. Lo recomendable es establecer cruzamientos entre ejemplares con características superiores. Los principales caracteres que muestran diversidad y deben ser empleados como criterio de selección son el diámetro del tronco, número de flores por inflorescencia, longitud y peso del fruto, aunque también algunas características foliares como mayor cantidad de follaje y mejor calidad nutritiva, podrían constituir un criterio positivo de selección. Los marcadores AFLP, RAPD, SSR y citocromo P450 se han empleado para estudiar su variabilidad genética. Los criterios morfológicos y los marcadores moleculares se muestran relacionados y, por lo tanto, se complementan. Los mayores vacíos de información están relacionados con la arquitectura del sistema radical, el flujo de polen según los genotipos y los mecanismos de resistencia contra el estrés biótico.

PALABRAS CLAVE: reproducción, resistencia, genética, selección.

ABSTRACT

Genetic improvement in plants can increase yield, productivity and resistance to stress by modifying the genotype of the progeny. The objective of the present work was to review selection criteria to support the implementation of breeding programs focused on yield and stress resistance. The pollination is mainly open, which makes it difficult to maintain the improvements in its genotype. It is advisable to establish crosses between specimens with superior characteristics. The main characters that show diversity and should be used as selection criteria are the trunk diameter, number of flowers per inflorescence, fruit length and weight, although also some foliar characteristics could constitute a positive selection criterion. AFLP, RAPD, SSR and cytochrome P450 markers have been used to study its genetic variability. Morphological criteria molecular markers are related and, therefore, complement each other. The major research gaps are related to the architecture of the root system, the pollen flow according to genotypes and resistance mechanisms against biotic stress.

KEYWORDS: reproduction, resistance, genetics, selection.

*Correspondencia: palacios@uabcs.mx/ Fecha de recepción: 17 de diciembre de 2020/ Fecha de aceptación: 25 de agosto de 2021/ Fecha de publicación: 28 de enero de 2022.

¹Instituto de Investigaciones de Pastos y Forrajes, Departamento de Especialistas e Investigación. ²Universidad Autónoma de Baja California Sur, Departamento de Ciencia Animal y Conservación de Hábitat, km 5.5 carretera al sur, La Paz, Baja California Sur, México, C. P. 23080.

INTRODUCCIÓN

La moringa (*Moringa oleifera*, Lam 1783) es un árbol originario del sur del Himalaya, abarcando una ancha franja en la frontera norte de la India, desde Pakistán hasta Bangladesh (Pérez y col., 2010). Actualmente se ha extendido a otras regiones del mundo, incluyendo Filipinas, África, Camboya, Norte, Centro y Suramérica, las islas del Caribe y China (Anwar y col., 2007; Tian y col., 2015). Este árbol (Figura 1) destaca por su alto valor nutritivo, rápido crecimiento, tolerancia a altas temperaturas y a sequía (Tian y col., 2015; Padilla y col., 2017); su uso en el consumo animal aumenta el rendimiento del mismo (Babiker y col., 2017). Sin embargo, los efectos del cambio climático, la degradación de los ecosistemas agrícolas y la presencia de plagas y enfermedades atentan contra la seguridad alimentaria de los animales (Mridha y Barakah, 2017), por lo que una alternativa es establecer programas de mejoramiento genético para especies vegetales con al-



■ Figura 1. Plantación de *Moringa oleifera* en Cuba.
Figure 1. *Moringa oleifera* plantation in Cuba.

to potencial en la producción de alimento, como es el caso de la moringa.

Se han desarrollado investigaciones sobre su morfología y genética (Tian y col., 2015; Popoola y col., 2016; Ledea y col., 2018; Panwar y Mathur, 2020), pero, a pesar del volumen de información disponible, no se han obtenido grandes avances en el desarrollo de programas que permitan mejorarla genéticamente (Deng y col., 2016). Estos proyectos se pueden realizar por cruzamiento o selección de ejemplares con características deseadas, lo que permite concentrar o combinar genes en un cultivar (Rimieri, 2017) para obtener variedades más resistentes y productivas. La selección de parentales depende de su diversidad genética y morfológica, la cual está influenciada por su distribución geográfica y su sistema reproductivo (Karunakar y col., 2018; Panwar y Mathur, 2020). En Cuba, los estudios sobre moringa están frecuentemente enfocados en aspectos agropecuarios en lugar de en su constitución genética, lo que ha limitado el desarrollo de estos programas (Padilla y col., 2017; Ledea y col., 2018). En contraste, en otras regiones se han logrado importantes avances genéticos (Tian y col., 2015; Panwar y Mathur, 2020).

El objetivo de este trabajo fue establecer criterios de selección de *Moringa oleifera* que apoyen la implementación de programas de mejoramiento genético enfocados en producción y resistencia al estrés.

Reproducción sexual

El éxito de la reproducción sexual depende de factores genéticos, morfológicos, bioquímicos, climáticos y poblacionales, así como del tipo, abundancia y eficiencia de los polinizadores (Krieg y col., 2017; Wu y col., 2018). La moringa tiene flores hermafroditas y se reproduce por geitonogamia y xenogamia. Esta última contribuye a la procreación de más del 70 % de la descendencia y tiene gran influencia en los patrones de transmisión de genes (Leone y col., 2015). La magnitud de la polinización cruzada varía según la distribución geográfica de los ejemplares y su densidad poblacional (Wu y

col., 2018), por lo que la proporción entre ambos tipos de reproducción debe ser estudiada.

La floración en *M. oleifera* depende de factores genéticos, cuyas características tienen un impacto determinante en la atracción de polinizadores y en la producción del cultivo (Kurian y col., 2020). La tasa y patrón de flujo del polen en esta especie, así como su fertilidad y abundancia, están relacionados con la capacidad de producción de frutos y semillas (Muluvi y col., 2004), lo que determina la cantidad y calidad del intercambio genético (Nora y col., 2011). Aunque se carece de trabajos que comparen las características del polen de diferentes variedades de moringa, se podría tomar como referencia que aquellos ejemplares cuyas flores superan los 246 000 granos de polen, con viabilidad de 90 % o más, tendrán mayor eficiencia y superioridad reproductiva (Jyothi y col., 1990; Anwar, 2016). Las variedades de moringa tienen entre 1 y 3 picos de floración, con inflorescencias que dan lugar a entre 25 y 65 flores (Resmi y col., 2005) y las inflorescencias con mayor cantidad de flores contribuirán a una mayor producción de semillas y posteriormente de frutos.

En poblaciones pequeñas de moringa, la dispersión del polen alcanza 25 m, aunque el viento y los insectos incrementan considerablemente esta distancia. Por esta razón, para disminuir el intercambio genético entre los parentales seleccionados y otras poblaciones de moringa, es recomendable separarlos por espacio mínimo de un kilómetro (Wu y col., 2018).

La endogamia disminuye la diversidad en la descendencia, limita su futura capacidad de respuesta a condiciones ambientales estresantes (Frankham y col., 2002) y afecta la producción de frutos, germinación, viabilidad y vigor de las semillas (Nason y Hamrick, 1997). La endogamia es el resultado del cruzamiento de ejemplares emparentados y provoca que los alelos idénticos tengan mayor probabilidad de combinarse en la descendencia, lo que disminuye o elimina la variabilidad genética (Loo, 2011). Este fenómeno se exagera en poblaciones fragmentadas y cultivos de pocos ejem-

plares (Nora y col., 2011), como se ha reportado en la moringa (Muluvi y col., 2004). Aunque se menciona la ocurrencia de endogamia en esta especie, este proceso no ha sido abordado a cabalidad y se debe tener en cuenta para evaluar las accesiones y su descendencia. Por esta razón, los parentales escogidos no deben provenir de una misma población o de poblaciones cercanas, para evitar la selección de individuos genéticamente semejantes (Rufai y col., 2013; Panwar y Mathur, 2020).

Comportamiento frente a factores abióticos estresantes

Las modificaciones morfológicas en plantas son la primera evidencia de resistencia al estrés (Vallejo y col., 2010), pero estos estudios se deben complementar con la determinación de genes de referencia, su magnitud de expresión, en qué tejidos y en qué situaciones ambientales se activan (Deng y col., 2016).

La moringa tiene mecanismos de protección contra altas y bajas temperaturas, sequía, salinidad, poca disponibilidad de nutrientes e inestabilidad en las condiciones de iluminación (Tian y col., 2015; Deng y col., 2016; Padilla y col., 2017; Zhang y col., 2019). No obstante, el estrés ambiental influye negativamente en su germinación, establecimiento, supervivencia y productividad (Abud y col., 2018; Fátima y col., 2018), aunque, debido a su alta variabilidad morfológica y genética (Selvakumari y Ponnuswami, 2017; Ledea y col., 2018), es de esperar que tales condiciones afecten diferencialmente a las disímiles accesiones y/o genotipos, lo que se puede aprovechar para mejorar genéticamente la especie.

La capacidad de respuesta de la moringa ante el anegamiento es baja, lo que se evidencia por los pocos mecanismos de protección frente a este estrés y por su comportamiento productivo (Tian y col., 2015; Padilla y col., 2017). De igual forma, el déficit hídrico intenso afecta su germinación, pero se ha reportado que las semillas que logran germinar bajo estas condiciones incrementan la tolerancia a la sequía de las plántulas, las cuales son capaces de man-

tener un alto contenido de agua y mayor eficiencia en su uso, aumentar el contenido de pigmentos fotosintéticos y potenciar la actividad de enzimas antioxidantes (Rivas y col., 2013). Los resultados de Rivas y col. (2013) indican que una alternativa de selección se basa en escoger aquellas plantas que al desarrollarse bajo condiciones de estrés intenso muestran un mejor comportamiento en el campo.

La salinización de los suelos afecta en mayor o menor medida a los países que colindan con los océanos, por tanto, hay que implementar oportunamente programas de mejoramiento previendo el efecto de este fenómeno en el cultivo de la moringa. Para enfrentar el estrés salino, las plantas emplean mecanismos de osmorregulación, homeostasis iónica intracelular y desintoxicación de especies reactivas al oxígeno. Esto se logra a través de la acción de agentes antioxidantes (Lamz y González, 2013). La moringa resiste condiciones de salinidad durante sus primeras fases de desarrollo gracias a la presencia de su sistema antioxidante, pero una vez que madura pierde esta resistencia (Oliveira y col., 2009; Nouman y col., 2012). Se necesitan estudios más a fondo que aborden el resto de los mecanismos protectores contra la salinidad y determinen su eficiencia en esta especie, sobre todo cuando la moringa alcanza su madurez fisiológica.

El comportamiento del germoplasma durante su germinación y emergencia cuando es sometido a un estrés abiótico es una forma rápida y fácil de inferir su desenvolvimiento futuro ante estos factores (Fátima y col., 2018). Además, se puede analizar su desempeño productivo como un método de selección de genotipos resistentes (Suárez y col., 2018). Elegir de acuerdo al comportamiento y caracteres morfológicos, como la producción de biomasa, coloración del follaje y capacidad de fructificación es una herramienta útil de discriminación de genotipos que pueden emplear los agricultores.

Los mejoradores necesitan conocer los mecanismos genéticos, fisiológicos y bioquímicos que se activan frente a condiciones adversas,

lo que se logra al realizar exámenes integrales de estrés, que se basan en analizar las modificaciones intrínsecas que se desarrollan cuando se expone una especie a diferentes condiciones estresantes. En este sentido, se ha observado que la trehalosa-6-fosfato, metabolito que participa en la floración y fructificación, modifica sus niveles de expresión en la moringa ante altas (42 °C) y bajas temperaturas (4 °C), salinidad (riego con 1 M NaCl) y sequía (una semana sin riego) (Lin y col., 2018). Zhang y col. (2019) al incrementar la complejidad de la investigación sobre estrés ambiental en *M. oleifera* encontraron en total 54 factores de transcripción WRKY que intervienen en la resistencia a condiciones ambientales subóptimas, comparado con los 5 factores reportados por Tian y col. (2015) durante la secuenciación de su genoma, si bien, en ninguno de estos trabajos se reporta si estos resultados son una característica propia de la especie o un carácter particular de la variedad analizada.

Comportamiento frente a factores bióticos estresantes

Más de 70 especies de plagas y enfermedades que incluyen lepidópteros, dípteros, coleópteros y hongos, atacan hojas, frutos, semillas y raíces de la moringa (Martínez y col., 2013; Mridha y Barakah, 2017; Patricio y Palada, 2017), pese a ello, ha sido calificada como especie resistente a dichos factores. Esta catalogación errónea se debe a que las observaciones sobre la moringa se han centrado en la producción, dejando de lado el mejoramiento genético, características fisiológicas y agroecológicas, sin analizar su nivel real de fortaleza, tolerancia o susceptibilidad. Para entender la dinámica de la afectación de las condiciones bióticas estresantes hay que realizar monitoreos periódicos a poblaciones en diferentes lugares y épocas del año, así como profundizar en los estudios fisiológicos y genéticos en este aspecto (Aguilar y Ramírez, 2015).

Los metabolitos secundarios participan en la respuesta de las plantas al ataque de plagas y enfermedades. En la moringa se han detectado taninos, taninos condensados, fitatos, glucosinolatos, fenoles, flavonoides y saponinas en

diferentes concentraciones, cuyo nivel de expresión está relacionado con la madurez de la planta, su procedencia y características genéticas (Bennett y col., 2003; Cabrera y col., 2017). Esta inestabilidad en las accesiones puede influir en su respuesta particular a la incidencia de factores bióticos estresantes.

Variabilidad morfológica

El estudio de los caracteres morfológicos es el primer paso para conocer la variabilidad en las plantas, pero este tipo de investigaciones requiere de mucho tiempo para la toma de los datos (Caruso y col., 2015). Los análisis morfológicos de la moringa se han enfocado en la altura y diámetro del tronco, longitud y número de hojas, producción de frutos y semillas (Resmi y col., 2005; Karunakar y col., 2018; Ledea y col., 2018), de los cuales, el diámetro del tronco, la longitud y peso del fruto deben su diversidad a la prevalencia de la acción genética aditiva y, por tanto, constituyen buenos indicadores para la selección de genotipos superiores. En el caso del diámetro del tronco se ha reportado una media de 140.69 cm, con un rango que va de 70.75 cm a 250.74 cm, por lo que deben considerarse árboles colocados por encima del tercer cuartil de ese rango de dimensiones (arriba de los 187 cm) (Selvakumari y Ponnuswami, 2017). Drisya-Ravi y col. (2021) consideraron 23 genotipos como los más productivos de un total de 120, ya que el peso, longitud y diámetro de sus frutos varió entre 72.22 g y 163.27 g, 30.56 cm y 127.57 cm y 3 cm y 8 cm, respectivamente; además, estos ejemplares produjeron entre 320 y 1 000 frutos por planta, con un promedio de 11 a 29 semillas cada uno. Estos resultados los llevaron a plantear, que los criterios más importantes de selección, en función de estimular la productividad, son el número de frutos por árbol y el peso del fruto. Este último parámetro se encuentra asociado con la longitud de la vaina, el cual es un criterio más fácil de evaluar. En ese sentido, Raja y col. (2013) reportaron que la longitud de los frutos oscila entre 32.5 cm y los 123.1 cm, por lo que un criterio adecuado de selección sería de frutos con longitudes ubicadas arriba del tercer cuartil (superior a 92 cm). Lo anterior concuerda con

Popoola y col. (2016), quienes estiman que frutos en poca cantidad, con pequeño tamaño y baja proporción de semillas constituyen evidencias de baja eficiencia reproductiva y además disminuyen el material con que se cuenta para la siembra, por lo que ejemplares con estas características deben excluirse de los programas de mejoramiento genético.

La variabilidad también está influenciada por el efecto de la acción de caracteres genéticos no aditivos, para cuyo estudio, se debe primeramente determinar si son el resultado de la dominancia, de la epistasis o de la interacción genotipo-ambiente. La varianza de los componentes no aditivos está determinada por el modo y la fuerza de la interacción de los genes, así como por la distribución de genotipos en la población (Gimelfarb y Lande, 1994).

Para los ganaderos, la ventaja de un programa de mejoramiento genético en moringa debe centrarse en obtener plantas con mayor cantidad de follaje y mejor calidad nutritiva. En este sentido, se conoce que la morfología foliar de la moringa varía de bipinnada a tripinnada (Hassanein y Al-Soqeer, 2018), lo que influye en la cantidad de biomasa verde que produce. En función de esto, se podría esperar que los parentales seleccionados para futuros programas de mejoramiento sean aquellos capaces de generarla en menos tiempo y con más alto contenido nutricional.

La mayor parte de los análisis morfológicos de moringa no abordan las características de su sistema radical (Karunakar y col., 2018; Ledea y col., 2018), ya que resulta complejo y requiere con frecuencia de métodos destructivos (Ontivero y col., 2021). Esto limita su uso como parámetro en la selección de parentales en los programas de cruzamientos. Sin embargo, conocer la base genética de su variabilidad permite obtener cultivos con mejores respuestas al estrés ambiental (Seck y col., 2020), ya que su disposición en el suelo y su desarrollo evidencian cuándo las plantas están en presencia de algún estrés ambiental y cuál es su respuesta (Fátima y col., 2018; Seo y col., 2020; Sil-

va y col., 2020). El engrosamiento de las raíces de la moringa se presenta desde estadios tempranos del desarrollo (Ontivero y col., 2021) y constituye una adaptación frente a condiciones adversas, como el déficit hídrico (Casanova y col., 2018). Para evitar los métodos perjudiciales, algunos recursos que se utilizan en el examen del sistema radical son las tomografías computarizadas de rayos X (Mooney y col., 2012) y la introducción en la tierra de radares que estiman el volumen, biomasa y distribución de la raíz (Cui y col., 2011). El empleo de dichas herramientas abre oportunidades para realizar este tipo de investigaciones en la moringa en condiciones de campo.

Herramientas moleculares empleadas en el estudio de la moringa

El fenotipo es una correcta alternativa de selección, pero al ser el resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente no siempre permite diferenciar entre un ejemplar genéticamente superior de otro que no lo es (Va-

llejo y col., 2010). Como opción, en los programas de mejoramiento genético se recurre a marcadores moleculares como herramienta para conocer la variabilidad genética intrínseca de cada ejemplar (Popoola y col., 2014), cuyo conocimiento es vital en el fitomejoramiento, para favorecer la producción y la resistencia a factores ambientales estresantes (Lamz y González, 2013). En la selección de marcadores se debe tener en cuenta su tipo de expresión (dominante o codominante), grado de polimorfismo, rapidez y bajo costo (Staub y col., 1996; Wu y col., 2010; Rufai y col., 2013).

Estos marcadores moleculares aplicados en los estudios genéticos en moringa, han proporcionado información adicional sobre las diferencias en la especie de acuerdo con su fenotipo, distribución y grado de domesticación, permitiendo agruparlos mediante dendrogramas, en función de su semejanza genética (Tabla 1) (Mgendi y col., 2010; Rufai y col., 2013; Kleden y col., 2017).

■ **Tabla 1. Evidencia de investigaciones realizadas en el estudio de la genética de *Moringa oleifera*.**
Table 1. Evidence of research carried out in the study of *Moringa oleifera* genetics.

Marcadores	Estudios en los que se han utilizado	Referencia
RAPD	Análisis de diversidad genética y su relación con la composición química y producción de gas <i>in vitro</i> en 4 accesiones de moringa.	Kleden y col. (2017)
	Empleo de 12 cebadores para determinar la variabilidad y distancia genética de 20 genotipos.	Rufai y col. (2013)
AFLP	Determinación de tasas de cruzamiento entre 86 ejemplares de 4 familias.	Muluvi y col. (2004)
SSR	Empleo de 20 SSR para analizar la diversidad genética de 97 accesiones de moringa y determinar su estructura poblacional.	Rajalakshmi y col. (2017)
Citocromo P450	Caracterizar diferentes genotipos de la especie.	Drisy-Ravi y col. (2020)
Microsatélites	Estudiar el polimorfismo en 24 ejemplares domesticados mediante 20 microsatélites. El análisis permitió conocer la estructura genética de la población.	Wu y col. (2010)

AFLP (Amplified fragment length polymorphism): Polimorfismo de fragmentos amplificados aleatoriamente. RAPD (Random Amplified Polimorphic DNA): Polimorfismo de productos amplificados al azar. SSR (Simple sequence repeat): Secuencias simples repetidas.

Aunque las herramientas moleculares aportan un gran cúmulo de información, lo recomendable es correlacionar análisis genéticos y morfológicos, para establecer criterios sólidos en la

selección de genotipos superiores (Popoola y col., 2014; Selvakumari y Ponnuswami, 2017). La determinación del grado de polimorfismo entre accesiones y genotipos y la distancia genética entre estos facilita el proceso de elección de ejemplares para el mejoramiento y la evaluación de su descendencia.

CONCLUSIONES

En *Moringa oleifera*, los parámetros que evidencian mayor variabilidad y que por tanto hay que aplicar como criterios de selección son el diámetro del tronco, superior a los 187 cm, más de un pico de floración con número de flores por inflorescencia superior a 60, longitud y peso del fruto de más de 92 cm y 72 g, respectivamente. Las hojas deben utilizarse para escoger

parentales, con miras a incrementar la producción de biomasa. En la obtención de semillas a partir del cruzamiento de variedades elegidas en sistemas de plantación intensiva hay que evitar sembrar otras variedades de la especie en la cercanía, para evitar los cruzamientos no deseados que afectan el mejoramiento. Existe una estrecha relación entre los marcadores moleculares y los criterios morfológicos de diferentes genotipos de moringa. Hay grandes vacíos de información sobre la variabilidad en la arquitectura del sistema radical, las características del flujo del polen según el genotipo, los mecanismos de resistencia contra el estrés ambiental y la definición sustentada en pruebas de su resistencia, tolerancia o susceptibilidad real a las plagas y enfermedades.

REFERENCIAS

- Abud, M., Espinosa, A. K., González, T., Gutiérrez, V. F., Ruíz, V., González, D., ..., and Gutiérrez, F. A. (2018). Growth and biochemical responses of moringa (*Moringa oleifera* L.) to vermicompost and phosphate rock under water stress conditions. *Phyton. International Journal of Experimental Botany*. 87: 209-215.
- Aguilar, G. M. y Ramírez, W. (2015). Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, en *Repositorio Institucional de Documentación Científica*. [En línea]. Disponible en: <http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/9281>. Fecha de consulta: 19 de agosto de 2020.
- Anwar, G. M. (2016). Studies of some cytological features on two moringa species (*M. oleifera* and *M. stenopetala*) cultivated in Egypt. *Minia Journal of Agriculture Research & Development*. 36(4): 601-611.
- Anwar, F., Latif, S., Ashraf, M., and Gilani, A. H. (2007). *Moringa oleifera*: a food plant with multiple medicinal uses. *Phytotherapy Research*. 21: 17-25.
- Babiker, E. E., Juhaimi, F. A., Ghafoor, K., and Abdoun, K. A. (2017). Comparative study on feeding value of moringa leaves as a partial replacement for alfalfa hay in ewes and goats. *Livestock Science*. 195: 21-26.
- Bennett, R. N., Mellon, F. A., Foild, N., Pratt, J. H., Dupont, M. S., Perkins, L., and Kroon, P. A. (2003). Profiling glucosinolates and phenolics in vegetative and reproductive tissues of the multi-purpose trees *Moringa oleifera* L. (Horseradish Tree) and *Moringa stenopetala* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 51(12):3546-3553.
- Cabrera, J. L., Jaramillo, C., Dután, F., Cun, J., García, P. A. y Rojas, L. (2017). Variación del contenido de alcaloides, fenoles, flavonoides y taninos en *Moringa oleifera* Lam en función de su edad y altura. *Bioagro*. 29(1): 53-60.
- Caruso, G., Broglia, V. y Pocovi, M. (2015). Diversidad genética. Importancia y aplicaciones en el mejoramiento vegetal. *Nuestro Entorno*. 4(1): 45-50.
- Casanova, F., Cetzal, W., Díaz, V., Chay, A., Ortega, I., Piñeiro, I. y González, N. (2018). "*Moringa oleifera* Lam. (Moringaceae): Árbol exótico con gran potencial para la ganadería ecológica en el trópico". *AgroProductividad*. 11(2): 100-105.
- Cui, X. H., Chen, J., Shen, J. S., Cao, X., Chen, X. H., and Zhu, X. L. (2011). Modeling tree root diameter and biomass by ground-penetrating radar. *Science China Earth Science*. 54(5): 711-719.
- Deng, L. T., Wu, Y. L., Li, J. C., OuYang, K. X., Ding, M. M., Zhang, J. J., ..., and Chen, X. Y. (2016). Screening reliable reference genes for RT-qPCR analysis of gene-expression in *Moringa oleifera*. *PLoS One*. 11(8): 1-18.
- Drisyra-Ravi, R. S., Nair, B. R., and Siril, E. A. (2021). Morphological diversity, phenotypic and genotypic variance and heritability estimates in *Moringa oleifera* Lam: a less used vegetable with substantial nutritional value. *Genetic Resource Crop Evolution*. 1-21.
- Drisyra-Ravi, R. S., Siril, E. A., and Nair, B. R. (2020). The efficiency of Cytochrome P450 gene-based markers in accessing genetic variability of drumstick (*Moringa oleifera* Lam.) accessions, en *Molecular Biology Reports*. [En línea]. Disponible en: <https://doi.org/10.29059/cienciauat.v16i2.1511>

- [//link.springer.com/article/10.1007%2Fs11033-020-05391-w](https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11033-020-05391-w). Fecha de consulta: 25 de agosto de 2020.
- Fátima, N., Akram, M., Shahid, M., Abbas, G., Hussain, M., Nafees, M., ..., and Amjad, M. (2018). Germination, growth and ions uptake of moringa (*Moringa oleifera* L.) grown under saline condition. *Journal of Plant Nutrition*. 41(12): 1555-1565.
- Frankham, R., Briscoe, D. A., and Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge: Cambridge University Press. 60 Pp.
- Gimelfarb, A. and Lande, R. (1994). Simulation of marker assisted selection for non-additive traits. *Genetics Research*. 64(2): 127-136.
- Hassanei, A. M. A. and Al-Soqeer, A. A. (2018). Morphological and genetic diversity of *Moringa oleifera* and *Moringa peregrina* genotypes. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. [En línea]. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs13580-018-0024-0>. Fecha de consulta: 21 de febrero de 2021.
- Jyothi, P. V., Atluri, J. B., and Subba, C. (1990). Pollination ecology of *Moringa oleifera* (Moringaceae). *Proc. Indian Academy of Science (Plant Science)*. 100(1): 33-42.
- Karunakar, J., Preethi, T. L., Boopat, N. M., Pugalendhi, L., and Hepziba, S. J. (2018). Genetic variability, correlation and path analysis in Moringa (*Moringa oleifera* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 7(5): 3379-3382.
- Kleden, M. M., Soetanto, H., Kusmartono, K., and Kuswanto, K. (2017). Genetic diversity evaluation of *Moringa oleifera*, Lam from East Flores Regency using marker Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) and its relationship to chemical composition and *in vitro* gas production. *AGRIVITA Journal of Agricultural Science*. 39(2): 219-231.
- Krieg, J., Goetze, D., Porembski, S., Arnold, P., Linsenmair, K. E., and Stein, K. (2017). Floral and reproductive biology of *Moringa oleifera* (Moringaceae) in Burkina Faso, West Africa, in *Acta Horticulturae*. [En línea]. Disponible en: https://www.actahort.org/books/1158/1158_8.htm. Fecha de consulta: 11 de febrero de 2020.
- Kurian, A. J., Anitha, P., and Pradeepkumar, T. (2020). Genetic divergence studies in drumstick (*Moringa oleifera* Lam.). *Journal of Tropical Agriculture*. 58(2): 158-167.
- Lamz, A. y González, M. C. (2013). La salinidad como problema en la agricultura: la mejora vegetal una solución inmediata. *Cultivos Tropicales*. 34(4): 31-42.
- Ledeá, J. L., Benítez, D. G. y Rosell, G. (2018). *Evaluación del cultivo de la Moringa oleifera. Experiencias agronómicas en el oriente de Cuba*. España: Editorial Académica Española. 53 Pp.
- Leone, A., Spada, A., Battezzati, A., Schiraldi, A., Aristil, J., and Bertoli, S. (2015). Cultivation, genetic, ethnopharmacology, phytochemistry and pharmacology of *Moringa oleifera* Leaves: An Overview. *International Journal of Molecular Sciences*. 16(6): 12791-12835.
- Lin, M., Jia, R., Li, J., Zhang, M., Chen, H., Zhang, D., ..., and Chen, X. (2018). Evolution and expression patterns of the trehalose-6-phosphate synthase gene family in drumstick (*Moringa oleifera* Lam.), in *Planta*. [En línea]. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00425-018-2945-3>. Fecha de consulta: 12 de febrero de 2020.
- Loo, J. A. (2011). Manual de Genética de la Conservación: Principios aplicados de genética para la conservación de la diversidad biológica, en *Comisión Nacional Forestal*. [En línea]. Disponible en: <https://www.conafor.gob.mx/bibl>. Fecha de consulta: 11 de marzo de 2020.
- Martínez, E., Cantillo, T. y García, D. (2013). Microbiota asociada a lotes importados de semillas de moringa (*Moringa oleifera*). *Fitosanidad*. 17(3): 125-129.
- Mgendi, M., Manoko, M., and Nyomora, A. (2010). Genetic diversity between cultivated and non-cultivated *Moringa oleifera* Lam. provenances assessed by RAPD markers. *Journal of Cell and Molecular Biology*. 8: 95-102.
- Mooney, S. J., Pridmore, T. P., Helliwell, J., and Bennett, M. J. (2012). Developing X-ray computed tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. *Plant Soil*. 352(1): 1-22.
- Mridha, M. A. U. and Barakah, F. N. (2017). Diseases and pests of moringa: a mini review. *Acta Horticulturae*. 1158: 117-124.
- Muluvi, G. M., Sprent, J. I., Odee, D., and Powell, W. (2004). Estimates of outcrossing rates in *Moringa oleifera* using Amplified fragment length polymorphism (AFLP). *African Journal of Biotechnology*. 3(2): 146-151.
- Nason, J. D. and Hamrick, J. L. (1997). Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity*. 88: 264-276.
- Nora, S., Albaladejo, R. G., González-Martínez, S. C., Robledo-Arnuncio, J. J. y Aparicio, A. (2011). Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*. 20(2-3): 35-45.
- Nouman, W., Siddiqui, M. T., Basra, S. M. A., Khan, R. A., Gull, T., Olson, M. E., and Munir, H. (2012). Response of *Moringa oleifera* to saline conditions. *International Journal of Agriculture and Biology*. 14: 757-762.
- Oliveira, F. R. A., Oliveira, F. A., Guimaraes, I. P., Medeiros, J. F., Oliveira, M. K. T., Freitas, A. V. L., and Medeiros, M. A. (2009). Emergency of seedlings of *Moringa oleifera* Lam. irrigated with water of different levels of salinity. *Bioscience*. 25(5): 66-74.
- Ontivero, Y., García, D., and Loiret, F. G. (2021). Evaluation

- of the effect of two substrates on the development of *Moringa oleifera* Lam (Fam: Moringaceae) (moringa) under nursery conditions. *Cuban Journal of Agricultural Science*. 55(2): 1-11.
- Padilla, C., Valenciaga, N., Crespo, G., González, D. y Rodríguez, I. (2017). Requerimientos agronómicos de *Moringa oleifera* (Lam.) en sistemas ganaderos. *Livestock Research for Rural Development*. 29(11).
- Panwar, A. and Mathur, J. (2020). Genetic and biochemical variability among *Moringa oleifera* Lam. accessions collected from different agro-ecological zones. *Genome*. 63(3):169-177.
- Patricio, H. G. and Palada, M. C. (2017). Adaptability and horticultural characterization of different moringa accessions in Central Philippines. *Acta Horti*. 45-53.
- Pérez, A., Sánchez, T., Armengol, N. y Reyes, F. (2010). Características y potencialidades de *Moringa oleifera*, Lamark. Una alternativa para la alimentación animal. *Pastos y Forrajes*. 33(4): 1-1.
- Popoola, J. O., Bello, O. A., and Obembe, O. O. (2016). Phenotypic intraspecific variability among some accessions of drumstick (*Moringa oleifera* Lam.). *Canadian Journal of Pure and Applied Sciences*. 10(1): 3681-3693.
- Popoola, J. O., Oluyisola, B. O., and Obembe, O. O. (2014). Genetic diversity in *Moringa oleifera* from Nigeria using fruit morpho-metric characters & random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Covenant Journal of Physical and Life Sciences*. 1(2): 43-60.
- Raja, S. (2013). Mejora de la baqueta (*Moringa oleifera* Lamk) para ecosistemas semiáridos y áridos: Análisis de estabilidad ambiental para rendimiento. *Revista de Fitomejoramiento y Ciencia de Cultivos*. 5(8): 164-170.
- Rajalakshmi, R., Rajalakshmi, S., and Parida, A. (2017). Evaluation of the genetic diversity and population structure in drumstick (*Moringa oleifera* L.) using SSR markers. *Current Science*. 112(6):1250-1256.
- Resmi, D. S., Celine, V. A., and Rajamony, L. (2005). Variability among drumstick (*Moringa oleifera* Lam.) accessions from central and southern Kerala. *Journal of Tropical Agriculture*. 43(1-2): 83-85.
- Rimieri, P. (2017). La diversidad genética y la variabilidad genética: dos conceptos diferentes asociados al germoplasma y al mejoramiento genético vegetal. *Journal of Basic Applied Genetics*. 28(2): 7-13.
- Rivas, R., Oliveira, M. T., and Santos, M. G. (2013). Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*. 63: 200-208.
- Rufai, S., Hanafi, M. M., Rafii, M. Y., Ahmad, S., Arolu, I. W., and Ferdous, J. (2013). Genetic dissection of new genotypes of drumstick tree (*Moringa oleifera* Lam.) using random amplified polymorphic DNA marker, in *BioMed Research International*. [En línea]. Disponible en: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2013/604598/>. Fecha de consulta: 5 de mayo de 2021.
- Seck, W., Torkamaneh, D., and Belzile, F. (2020). Comprehensive genome-wide association analysis reveals the genetic basis of root system architecture in soybean. *Frontiers in Plant Science*. 11: 1955.
- Selvakumari, P. and Ponnuswami V. (2017). Correlation and genetic variation of thirty four different genotypes of moringa (*Moringa oleifera*, Lam.) in Tamil Nadu Condition, India. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 6(8):332-335.
- Seo, D. H., Seomun, S., Choi, Y. D., and Jang, G. (2020). Root development and stress tolerance in rice: the key to improving stress tolerance without yield penalties. *International Journal of Molecular Science*. 21(5):1-13.
- Silva, R., Filgueiras, L., Santos, B., Coelho, M., Silva, M., Estrada-Bonilla, G., ..., and Meneses, C. (2020). *Gluconacetobacter diazotrophicus* changes the molecular mechanisms of root development in *Oryza sativa* L. growing under water stress. *International Journal of Molecular Science*. 21(333): 1-20.
- Staub, J. E., Serquen, F. C., and Gupta, M. (1996). Genetic markers, map construction, and their application in plant breeding. *HortScience*. 31(5): 729-741.
- Suárez, H. J., Menéndez, A., Atecio, R. y Delgado, I. (2018). Selección de genotipos de caña de azúcar en áreas con estrés ambiental. *Revista Centro Agrícola*. 45(3): 66-72.
- Tian, Y., Zeng, Y., Zhang, J., Yang, C., Yan, L., Wang, X. J., ..., and Sheng, J. (2015). High quality reference genome of drumstick tree (*Moringa oleifera* Lam.), a potential perennial crop. *Science China Life Sciences*. 58(7): 627-638.
- Vallejo, J., Badilla, Y., Picado, F. y Murillo, O. (2010). Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Agronomía. Costarricense*. 34(1): 105-119.
- Wu, J. C., Yang, J. Gu, Z. J., and Zhang, Y. P. (2010). Isolation and characterization of twenty polymorphic microsatellite loci for *Moringa oleifera* (Moringaceae). *HortScience*. 45(4): 690-692.
- Wu, J. C., Zhang, Y. P., Zheng, Y. X., and Peng, X. M. (2018). Pollen mediated gene flow in a small experimental population of *Moringa oleifera* Lam. (*Moringaceae*). *Industrial Crops and Products*. 117: 28-33.
- Zhang, J., Yang, E., He, Q., Lin, M., Zhou, W., Pian, R., and Chen, X. (2019). Genome-wide analysis of the WRKY gene family in drumstick (*Moringa oleifera* Lam.). [En línea]. Disponible en: <https://peerj.com/articles/7063/>. Fecha de consulta: 31 de agosto de 2020.