EL USO DE LOS RAPDS COMO MARCADORES MOLECULARES EN PLANTAS

ADRIANA OTERO ARNAIZ, MARLENE DE LA CRUZ Y KEN OYAMA

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México.

Resumen. Se presenta una revisión de los marcadores moleculares denominados RAPDs (pronunciado "rapids"; de su nombre en inglés: Random Amplified Polymorphic DNA; su traducción al español: Polimorfismos de ADN Amplificados al Azar). Se presentan sus principales aplicaciones en estudios de mapeo genético, identificación de características de interés, genética de poblaciones, identificación, variación genética intra e inter-específica, filogenias y biología de la conservación. Se ha demostrado, en general, que los RAPDs como marcadores moleculares son útiles en problemas de estimación de la diversidad genética, identificación de taxa, clones, variedades e híbridos. Sin embargo, se ha cuestionado su uso en sistemática en la resolución de relaciones filogenéticas principalmente por las dificultades en las determinaciones de la identidad, homología e independencia de los caracteres de interés. Se describen brevemente los métodos de análisis que se han empleado para estudios de variación genética. Al final se presentan algunos de los desarrollos recientes tanto en técnicas como métodos de análisis de marcadores basados en PCR.

Palabras clave: estructura genética, filogenias, marcadores moleculares, PCR, RAPDs.

Abstract. In this paper a review of RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA) as molecular markers is presented. This molecular marker has been used to genetic mapping, population genetic structure, genetic identification, intra and interspecific variation, reconstructing phylogenies and conservation biology. In general, RAPDs have been useful to estimate genetic diversity, genetic identification of taxa, clones, varieties and hybrids. However, their use in Systematic has been questioned due to the difficulties in the determination of identity, homologies and independence of characters. Methods of analyses used to estimate genetic diversity are briefly described. Finally, some recent advances and new technics based on PCR are presented.

Key words: molecular markers, PCR, phylogenies, population genetic structure, RAPDs.

Las estrategias clásicas para la detección de variación (anatomía, morfología, embriología y fisiología comparadas) han sido completadas con técnicas moleculares. Estas técnicas incluyen el análisis de los constituyentes químicos y la caracterización de macromoléculas. Los marcadores moleculares son una serie de métodos de análisis genético-moleculares que se basan en la detección de polimorfismos en proteínas y ADN, cuyos principios y técnicas se han utilizado para resolver problemas específicos en genética y ecología de poblaciones, evolución de sistemas reproductivos, mapeo genético de caracteres de interés agronómico, procesos de hibridización e introgresión, determinación de patrones biogeográficos, resolución e identificación de relaciones taxonómicas, reconstrucción de filogenias y biología de la conservación.

En los últimos años se han desarrollado las estrategias generales para la detección de polimorfismos moleculares como hibridización molecular, amplificación enzimática y secuenciación de ADN. Un ejemplo de esto es la introducción de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR; Polymerase Chain Reaction) (Saiki *et al.*, 1988; Erlich y Arnheim, 1992), un método *in vitro* de amplificación enzimática de segmentos específicos de ADN que ha simplificado el estudio de la variación genética y ha transformado la manera en que se llevan a cabo los análisis genéticos.

A principios de esta década, dos grupos de investigación independientes describieron simultáneamente una técnica para detectar niveles de polimorfismo. Por un lado, Williams *et al.* (1990) describieron aplicaciones de mapeo genético y denominaron al nuevo

método como RAPDs (de sus siglas en inglés Random Amplified Polymorphic DNA). Por otra parte, Welsh y McClelland (1990) se avocaron a realizar estudios de identificación ("fingerprinting") del genoma y denominaron a su ensayo AP-PCR (de sus siglas en inglés: Arbitrarily Polymorphisms-Polymerase Chain Reaction; su traducción al español: polimorfismos arbitrarios-PCR).

Los RAPDs son marcadores moleculares generados por la amplificación de segmentos aleatorios de ADN. La técnica es una variación de la reacción en cadena de la polimerasa. En esta reacción se amplifican segmentos de ADN. Para que se lleve a cabo la reacción se requiere del ADN que se desea amplificar, una enzima termoestable conocida como Taq (aislada de la bacteria *Thermus aquaticus*); magnesio como cofactor de la enzima; secuencias cortas de oligonucleótidos (e.g., 10 pares de bases) conocidas como "primers" y nucleótidos libres. La reacción de amplificación se lleva a cabo mediante cambios de temperatura. El ADN se desnaturaliza por calor a 94°C y al disminuir la temperatura (aproximadamente 37°C) el oligonucleótido se alinea a uno o varios sitios homólogos en la cadena de ADN desnaturalizada. Para evitar las alineaciones que no son completamente homólogas se eleva nuevamente la temperatura a 54°C y finalmente se mantiene la temperatura óptima para la enzima (72°C) y de esta forma comenzar la fase de replicación. Los segmentos de ADN amplificados con esta técnica son separados por medio de electroforesis en geles de agarosa, teñidos con bromuro de etidio y visualizados con luz ultravioleta (Welsh y McClelland, 1990; Williams *et al.*, 1990; Rafalski *et al.*, 1991; Whitkus *et al.*, 1994).

Esta técnica se basa en la probabilidad estadística de que se presenten sitios complementarios al oligonucleótido a lo largo del genoma. Las bandas son generadas por la existencia de varios sitios de acoplamiento para un oligonucleótido particular. Los polimorfismos (e.g., las diferencias en el número de bandas) entre los individuos generados por los RAPDs se deben a cambios en la secuencia de los nucleótidos en los sitios de acoplamiento y por inserción o delección de los fragmentos en estos sitios (Williams *et al.*, 1990). Como una regla, los productos de amplificación individuales representan un alelo por locus (Waugh y Powell, 1992). Las mutaciones que inhiben el alineamiento del oligonucleótido o que de alguna forma previenen la amplificación son detectadas por la ausencia (e.g., pérdida de bandas) de fragmentos amplificables de ADN.

Con esta técnica no es posible distinguir homocigos dominantes de heterocigos para un fragmento particular (Whitkus *et al.*, 1994; Backeljau *et al.*, 1995).

Los RAPDs se conocen como marcadores dominantes/recesivos ya que el carácter que se obtiene es la presencia/ausencia de una secuencia amplificable de ADN. Por lo tanto, los términos dominante y recesivo aplicados a los datos de RAPDs sólo se refieren a la amplificación o no durante la reacción en cadena de la polimerasa.

Desde la proposición de los RAPDs como marcadores moleculares se han desarrollado diversas modificaciones; además del ya mencionado AP-PCR, existe la propuesta del llamado DAF (DNA Amplification Fingerprinting) (Caetano-Anollés *et al.*, 1991). Las ventajas de los RAPDs en términos de costo y tiempo, han hecho de este marcador molecular uno de los más utilizados en diversos campos de la biología.

El objetivo de este artículo es presentar una revisión del uso de los RAPDs como marcadores moleculares tanto de su marco teórico y sus métodos de análisis, como su aplicación a distintos problemas de las ciencias vegetales. Se discuten las ventajas y desventajas de estos marcadores comparándolos con otros reportados en la literatura. Esta revisión consistió en una búsqueda exhaustiva de la bibliografía disponible sobre el tema. Se revisaron un total de 389 de 459 artículos publicados. Se describen algunos ejemplos representativos de la literatura y el resto se presentan en diferentes cuadros de acuerdo con su temática.

Los RAPDs como marcadores moleculares

En esta sección se presentan las principales aplicaciones de los RAPDs como marcadores moleculares en diversos problemas de genética, ecología y evolución de las plantas.

Estudios de mapeo genético e identificación de caracteres de interés. La elaboración de mapas genéticos es una herramienta importante para diseñar estrategias dentro de los programas de producción, ya que permite manipular características de interés agrícola con cierto grado de confiabilidad. Utilizando tanto líneas isogénicas como diferentes generaciones (F_1 , F_2) de plantas cultivadas, se ha logrado identificar rápidamente marcadores ligados a genes de resistencia a diferentes enfermedades causados por virus, bacterias, hongos, insectos y nemátodos (cuadros 1, 2 y 3). Una de las especies más estudiadas es el tomate en donde en pocos años se han detectado genes de resistencia a hongos, nemátodos y algunos virus (Bai *et al.*, 1995; Klein-Lankhorst *et al.*, 1991; Kawchuk *et al.*, 1994; Ohmori *et al.*, 1995, 1996). Dweikat *et al.* (1994, 1997) identificó marcadores RAPDs asociados a dos o más genes que confieren resistencia contra el insecto *Mayetiola destructor*, una de las principales plagas de

Cuadro 1. Estudios sobre identificación de características de interés utilizando RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especies	Objetivo	Nivel de estudio	Referencia
Anacardiaceae	<i>Pistacia vera</i>	Determinación del sexo	Híbridos	Hormaza <i>et al.</i> (1994b)
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i>	Resistencia a hongos	Progenie F2	Lawson <i>et al.</i> (1996)
Cariophyllaceae	<i>Silene latifolia</i>	Determinación del sexo	Individuos	Mulcahy <i>et al.</i> (1992)
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i>	Esterilidad o fertilidad masculina	Líneas isogénicas	Lorenz <i>et al.</i> (1997)
Cruciferae	<i>Brassica napus</i>	Esterilidad masculina	Cultivares	Delourme <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. napus</i> y <i>B. rapa</i>	Concentración de ácido palmítico y linoleico	Progenie F2	Tanhuanpää <i>et al.</i> (1995 a b)
Euphorbiaceae	<i>Manihot esculenta</i>	Apomixis	Híbridos	Grattapaglia <i>et al.</i> (1996 b)
Gramineae	<i>Avena</i> spp.	Genes de asimilación de cadmio	Líneas isogénicas	Penner <i>et al.</i> (1995)
	<i>Digitalis obscura</i>	Síntesis de cardenoloides	Poblaciones (cultivo de tejidos)	Gavidia <i>et al.</i> (1996)
	<i>Hordum</i> sp.	Resistencia a hongos	Progenie F2	Barua <i>et al.</i> (1993)
	<i>Hordeum vulgare</i>	Resistencia a virus	Cultivares	Ordon <i>et al.</i> (1997)
	<i>H. vulgare</i>	Requerimiento de energía	Población doble haploide	Chalmers <i>et al.</i> (1993)
	<i>H. vulgare</i>	Resistencia a hongos	Progenie F1	Kutcher <i>et al.</i> (1996)
	<i>Oryza sativa</i>	Resistencia a insectos	Progenie F1	Nair <i>et al.</i> (1995)
	<i>O. sativa</i>	Esterilidad masculina	Cultivares	Zhang <i>et al.</i> (1997)
	<i>Pennisetum ciliare</i>	Apomixis	Cultivares	Gustine <i>et al.</i> (1996)
	<i>Pennisetum</i> spp.	Apomixis	Especies y variedades	Lubbers <i>et al.</i> (1994)
	<i>Triticum aestivum</i>	Resistencia a hongos	Líneas isogénicas	Procurier <i>et al.</i> (1995)
	<i>Triticum</i> spp.	Resistencia a insectos	Líneas isogénicas	Dweikat <i>et al.</i> (1994, 1997)
	<i>Zea mays</i>	Varias características	Individuos	Gourmet & Rayburn (1996)
	<i>Medicago sativa</i>	Embriogénesis somática	Progenie F1	Yu y Pauls (1993)
	<i>M. sativa</i>	Identificación de progenies de autofecundación y de fecundación cruzada	Población	Gjuric y Smith (1996)
Leguminosae	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Resistencia a hongos	Líneas isogénicas	Young y Kelly (1996)
	<i>P. vulgaris</i>	Resistencia a hongos	Cultivares	Haley <i>et al.</i> (1993) y Johnson <i>et al.</i> (1995)
	<i>P. vulgaris</i>	Resistencia a plagas	Progenie F2	Haley <i>et al.</i> (1994 a)
	<i>P. vulgaris</i>	Resistencia a hongos	Líneas isogénicas	Mahé <i>et al.</i> (1995)
	<i>P. vulgaris</i>	Resistencia a enfermedades	Progenie F2	Miklas <i>et al.</i> (1996)
	<i>P. vulgaris</i>	Resistencia a virus	Progenie F2	Urrea <i>et al.</i> (1996)
	<i>Oenothera villaricae</i> y <i>O. picensis</i>	Morfología de polen	Especies	Gambier y Mulcahy (1996)
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	Dominancia apical	Progenie F2	Lehner <i>et al.</i> (1995)
	<i>Pinus pinaster</i>	Genes ligados a crecimiento	Progenie F2	Plomion <i>et al.</i> (1996 a)
Rosaceae	<i>Malus floribunda</i>	Resistencia a hongos	Cultivares	Yang y Krueger (1994) y Yang <i>et al.</i> (1997)
	<i>Prunus persica</i> y <i>P. dulcis</i>	Genes de interés económico	Híbridos interespecíficos	Warburton <i>et al.</i> (1996)
Solanaceae	<i>Capsicum</i> spp.	Crecimiento anormal	Híbridos interespecíficos	Inai <i>et al.</i> (1993)
	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Resistencia a nemátodos	Líneas isogénicas	Klein-Lankhorst <i>et al.</i> (1991)
	<i>L. esculentum</i>	Resistencia a hongos	Líneas isogénicas	Kawchuk <i>et al.</i> (1994)
	<i>L. esculentum</i>	Resistencia a virus	Líneas isogénicas	Ohmori <i>et al.</i> (1995, 1996)
	<i>Nicotiana debneyi</i>	Resistencia a hongos	Líneas isogénicas	Bai <i>et al.</i> (1995)

Cuadro 2. Lista de estudios de mapeo de cromosomas utilizando RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especie	Nivel de estudio	Referencia
Asteraceae	<i>Helianthus anomalous</i>	Híbrido	Rieseberg <i>et al.</i> (1993)
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Progenie F2	Sondur <i>et al.</i> (1996)
Convolvulaceae	<i>Ipomea batatas</i>	Progenie F1	Thompson <i>et al.</i> (1997)
Cruciferae	<i>Brassica napus</i>	Progenie doble-haploide	Foisset <i>et al.</i> (1996)
	<i>B. nigra</i>	Progenie F2	Truco y Quiros (1994)
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Híbridos	Hashizume <i>et al.</i> (1996)
	<i>Cucumis sativus</i> var. <i>sativus</i>	Progenies F2 y F3	Kennard <i>et al.</i> (1994)
Ericaceae	<i>Vaccinium darrow</i> y <i>V. corymbosum</i>	Híbridos interespecíficos	Qu y Hancock (1997)
	<i>V. darrowi</i> y <i>V. elliottii</i>	Híbridos interespecíficos	Rowland y Levi (1994)
Graminae	<i>Daucus carota</i> ssp. <i>sativus</i>	Progenie F2	Schulz <i>et al.</i> (1994)
	<i>Hordeum vulgare</i>	Progenie doble-haploide	Giese <i>et al.</i> (1994)
	<i>Saccharum officinarum</i>	Progenie F1	Mudge <i>et al.</i> (1996)
	<i>S. officinarum</i> y <i>S. robustum</i>	Híbridos interespecíficos	Al-Janabi <i>et al.</i> (1994)
	<i>Sorghum bicolor</i> ssp. <i>bicolor</i>	Progenies F1, F2 y F3	Pammi <i>et al.</i> (1994)
	<i>S. bicolor</i> x <i>S. robustum</i>	Progenie F2	Chittenden <i>et al.</i> (1994)
	<i>Zea mays</i>	Progenie F2	Beaumont <i>et al.</i> (1996)
	<i>Z. mays</i>	Cultivares	Lin y Chou (1997)
Leguminosae	<i>Mimulus platycalyx</i> y <i>M. guttatus</i>	Híbridos interespecíficos	Lin y Ritland (1996)
	<i>Vicia faba</i>	Progenie F2	Satovic <i>et al.</i> (1996)
	<i>Vigna angularis</i> y <i>V. nakashimae</i>	Progenie F2	Kaga <i>et al.</i> (1996 a)
Liliaceae	<i>Asparagus officinalis</i>	Cultivares	Jiang <i>et al.</i> (1997)
Musaceae	<i>Musa acuminata</i>	Progenie F2	Fauré <i>et al.</i> (1993)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus nitens</i>	Segregación en tres generaciones	Byrne <i>et al.</i> (1995)
	<i>E. urophylla</i> y <i>E. grandis</i>	Híbridos interespecíficos	Verhaegen y Plomion (1996)
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	Progenie F1	Binelli y Bucci (1994)
	<i>Pinus brutia</i>	Progenie F1 (tejido haploide)	Kaya y Neale (1995)
	<i>P. elliottii</i> var. <i>elliottii</i>	Progenie F1	Nelson <i>et al.</i> (1993)
	<i>P. palustris</i> y <i>P. elliottii</i>	Híbridos interespecíficos	Kubisiak <i>et al.</i> (1995)
	<i>P. pinaster</i>	Progenie F2	Plomion <i>et al.</i> (1995 a,b)
	<i>P. radiata</i>	Población (segregación en tres generaciones)	Devey <i>et al.</i> (1996)
Rosaceae	<i>Prunus avium</i>	Población	Stockinger <i>et al.</i> (1996)
	<i>P. persica</i>	Progenie F2	Rajapakse <i>et al.</i> (1995) y Chaparro <i>et al.</i> (1994)
Rutaceae	<i>Citrus grandis</i> y <i>Poncirus trifoliata</i>	Híbridos intergenéricos	Cai <i>et al.</i> (1994)
Salicaceae	<i>Populus trichocarpa</i> y <i>P. deltoides</i>	Híbridos interespecíficos	Bradshaw <i>et al.</i> (1994)
Solanaceae	<i>Lycopersicon esculentum</i> y <i>L. pimpinellifolium</i>	Progenie F2	Grandillo y Tanksley (1996)
	<i>L. esculentum</i> y <i>L. plennellii</i>	Progenie F1	Fooland <i>et al.</i> (1993)
	<i>Lycopersicon</i> spp.	Progenie F2 e híbridos interespecíficos	Chunwongse <i>et al.</i> (1994)
	<i>Lycopersicon</i> spp.	Híbridos interespecíficos	Klein-Lankhorst <i>et al.</i> (1991)
Solanaceae	<i>Petunia</i> spp.	Cultivares	Peltier <i>et al.</i> (1994)
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Progenie F2	Lanaud <i>et al.</i> (1995)
Taxodiaceae	<i>Cryptomeria japonica</i>	Segregación en tres generaciones	Mukai <i>et al.</i> (1995)
Umbelaceae	<i>Apium graveolens</i> var. <i>rapaceum</i> y var. <i>secalinum</i>	Progenie F2	Yang y Quiros (1995)

este cultivo (*Triticum aestivum*). Con 18 oligonucleótidos identificaron marcadores asociados a once diferentes loci de resistencia logrando distinguir entre líneas con o sin resistencia.

Michelmore *et al.* (1991) desarrollaron el método de análisis de segregación en conjunto para identificar marcadores en regiones específicas del genoma. Dentro de cada conjunto los individuos son idénticos para la característica o gen de interés. Dos conjuntos contrastantes para la característica de interés pueden ser polimórficos o monomórficos para el resto de las regiones. Al analizar ambos conjuntos se identifican a los marcadores que los distinguen. Ellos identificaron eficientemente marcadores RAPDs ligados a un gen de resistencia a patógenos para el cual no existían líneas isogénicas cercanas.

Algunos mapas se han elaborado con poblaciones doble-haploide, lo cual es más recomendable si se utilizan RAPDs como marcadores ya que con estas poblaciones hay una mejor estimación de la frecuencia de recombinación obtenida para marcadores dominantes (Foisset *et al.*, 1996).

En plantas, uno de los problemas más intrigantes ha sido la determinación del sexo. El dioicismo por ejemplo, ha evolucionado independientemente en diferentes familias y géneros y existen diferentes mecanismos de regulación genética. Un análisis de segregación utilizando RAPDs permite identificar marcadores asociados al sexo. El reconocimiento del sexo fuera de su fase reproductiva tiene implicaciones muy relevantes en las investigaciones tanto de plantas cultivadas como silvestres. Para mencionar un caso, el estudio de la selección sexual en las plantas perennes podría tener un salto cualitativo si se pudieran sexar las plántulas y juveniles de las poblaciones naturales.

El heteromorfismo cromosómico entre sexos es poco común en plantas; uno de los pocos géneros con esta diferenciación es *Silene* que presenta cromosomas femeninos y masculinos. Mulcahy *et al.* (1992) encontró marcadores producidos por RAPDs asociados al sexo en *Silene latifolia*. Por su parte, Hormaza *et al.* (1994 b) encontró oligonucleótidos específicos asociados al sexo de *Pistacia vera*. La expresión del sexo en *Asparagus officinalis* es controlado por el gen M (Jiang *et al.*, 1997), siendo los machos heterócigos y las hembras homócigas. Estos autores encontraron dos fragmentos generados por el mismo oligonucleótido para diferenciar machos y hembras.

El análisis de segregación en cruza entre genotipos cercanos ha revelado algunos genes responsables de características de los sistemas de apareamiento en plantas (Hormaza *et al.*, 1994 b; Lubbers *et al.*, 1994; Gambier y Mulcahy, 1996). El mapeo de caracteres

cuantitativos permite entender de forma más precisa los sistemas de apareamiento. La técnica de RAPDs es una de las más sencillas y accesibles para mapeo genético de especies silvestres. Existen varios mapas generados en plantas cultivadas pero éstos no explican los cambios evolutivos que ocurren en la naturaleza. Por esto, es necesario hacer estudios detallados en poblaciones silvestres. Hasta el momento, se han hecho mapas genéticos con RAPDs para tres géneros silvestres: *Microseris* (van Houten *et al.*, 1994; Hombergen y Bachman, 1995), *Helianthus* (Rieseberg *et al.*, 1993) y *Mimulus* (Lin y Ritland, 1996). Estos mapas han permitido examinar las bases genéticas de caracteres morfológicos en *Microseris*, analizar los grupos de genes ligados para estudios de introgresión e hibridación entre especies de *Helianthus* y estimar la aditividad, dominancia y efectos epistáticos de las características cuantitativas en la evolución del apareamiento de *Mimulus* (Lin y Ritland, 1996).

Identificación genética

El análisis de ADN amplificado usando la técnica de RAPDs ha permitido generar información sobre la identificación molecular de individuos, la estructura de apareamiento local y las relaciones de parentesco (paternidad) (cuadro 4).

Una de las mejores aplicaciones de los RAPDs como marcadores es la identificación genética de individuos dado el gran polimorfismo que detectan. Esta identificación incluye casos de clones, híbridos somáticos, mutantes, etc. Otra aplicación paralela es la detección de uniformidad genética con un marcador eficiente y rápido, lo cual puede ser útil en la determinación de estabilidad genética en programas de reforestación.

La teoría clásica de regulación poblacional se basa en un concepto de individuo bien delimitado (Antonovics y Levin, 1980). Sin embargo, en plantas clonales la organización jerárquica no permite la delimitación del individuo o "genet". Un "genet" comprende unidades funcionales conocidas como "ramets" los cuales son potencialmente independientes fisiológicamente. La mayor parte de los estudios de dinámica y regulación de poblaciones de plantas clonales se han enfocado al nivel de "ramets" ya que es muy difícil identificar en el campo a los "genets". Sin embargo, el probar hipótesis sobre la estructura de las poblaciones de especies clonales requiere de la identificación inequívoca de los "genets".

El análisis con RAPDs es un método robusto para probar hipótesis de estructura poblacional clonal, ya que permite la identificación genética de los individuos producidos tanto por vías asexuales como sexual-

Cuadro 3. Estudios sobre mapeo genético de genes o loci específicos utilizando RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especie	Objetivo	Nivel taxonomico	Referencia
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i>	Gen Pl1, resistencia a <i>Plasmopara halstedii</i>	Progenie F2	Mouzeyar <i>et al.</i> (1995)
	<i>Lactuca sativa</i>	Gen Tu, resistencia al virus del mosaico	Variedades (progenie F3)	Robbins <i>et al.</i> (1994)
	<i>L. serriola</i>	Genes R17 y R18, resistencia a <i>Bremia lactucae</i>	Progenies F2 y F3	Maisonneuve <i>et al.</i> (1994)
Chenopodiaceae	<i>Microseris douglasii</i> y <i>M. bigelovii</i>	Gen que regula la formación de tricomas	Progenie F2	Homborgen y Bachmann (1995)
	<i>Beta vulgaris</i>	Resistencia a <i>Heterodera schachtii</i>	Subespecies, progenie F2	Scholten <i>et al.</i> (1997)
	<i>B. vulgaris</i>	Resistencia a <i>H. schachtii</i> y color del hipocótilo	Cultivares (progenie F2)	Uphoff y Wricke (1992)
	<i>B. vulgaris</i> y <i>B. patellaris</i>	Locus Hs1 ^{pat-1} , resistencia a <i>Heterodera schachtii</i>	Cultivares	Salentijn <i>et al.</i> (1995)
Cruciferae	<i>Brassica napus</i>	Gen Pgi-2-Rfo restaurador de la fertilidad masculina	Cultivares (progenie F2 y doble haploide)	Delourme <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. napus</i>	Gen Bzh	Líneas isogénicas cercanas y progenie doble-haploide	Foisset <i>et al.</i> (1995)
	<i>B. napus</i>	Varias características	Progenie doble haploide	Foisset <i>et al.</i> (1996)
	<i>B. napus</i>	Genes responsables de la concentración de ácido linoleico	Progenie F2	Hu <i>et al.</i> (1995)
	<i>B. oleraceae</i>	Gen SI de autoincompatibilidad	Híbridos interespecíficos	Camargo <i>et al.</i> (1997)
	<i>B. rapa</i> ssp. <i>oleifera</i>	Locus que afecta la concentración de ácido oléico	Cultivares (progenie F2)	Tanhuanpää <i>et al.</i> (1996)
Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i> var. <i>sativus</i> y <i>C. s.</i> var. <i>hardwickii</i>	Genes de resistencia y marcadores morfológicos	Progenie F2	Kennard <i>et al.</i> (1994)
Gramineae	<i>Oryza sativa</i>	Gen Gm2, y Gm 4t resistencia a <i>Orseolia oryzae</i>	Lineas isogenicas, progenies F5, F6 y F3	Mohan <i>et al.</i> (1994) Nair <i>et al.</i> (1995, 1996)
	<i>O. sativa</i>	Gen de esterilidad masculina	Cultivares (progenies F2)	Wang <i>et al.</i> (1995)
	<i>Oryza</i> sp.	Gen xa-13, resistencia a <i>Xanthosomonas oryza</i>	Líneas isogénicas y progenie F2	Zhang <i>et al.</i> (1996)
	<i>Triticum aestivum</i>	Loci 1RS de <i>Secale cereale</i>	Líneas isogénicas	Iqbal y Rayburn (1995)
	<i>T. spelta</i>	Gen Lr9 y Gen Lr24 resistencia a <i>Agropyron elongatum</i>	Líneas isogénicas (progenies F2 y F3)	Schachermayr <i>et al.</i> (1994 y 1995)
	<i>T. turgidum</i> var. <i>durum</i>	Genes OPC-20 y UBC-180, Toma de cadmio	Progenie F1	Penner <i>et al.</i> (1995)
	<i>T. aestivum</i>	Genes de resistencia Lr29 y Lr25	Líneas isogénicas	Procunier <i>et al.</i> (1995)

Familia	Especie	Objetivo	Nivel taxonomico	Referencia
Leguminosae	<i>Glycine max</i> y <i>G. soya</i>	Loci que controla el peso de la semilla	Híbridos interespecíficos	Maughan <i>et al.</i> (1996)
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Gen Are, resistencia a <i>Collectotrichum lindemuthianum</i>	Líneas isogénicas	Adam-Blondon <i>et al.</i> (1994)
	<i>P. vulgaris</i>	Locus Ur-3, resistencia a <i>Uromyces appendiculatus</i>	Líneas isogénicas	Haley <i>et al.</i> (1994b)
	<i>P. vulgaris</i>	Gen Are, resistencia a <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	Cultivares	Young y Kelly (1996)
	<i>Pisum sativum</i>	Loci que afecta el peso de la semilla	Cultivares (progenie F3)	Timmerman-Vaughan <i>et al.</i> (1996)
	<i>P. sativum</i> ssp. <i>humile</i> y <i>P. sativum</i> ssp. <i>sativum</i>	Gen er-1, resistencia a <i>Erysiphe pisi</i> D.C.,	Líneas isogénicas, F3 y F4	Timmerman <i>et al.</i> (1994)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus grandis</i> y <i>E. urophylla</i>	Loci que controla la propagación vegetativa	Progenie F1	Grattapaglia <i>et al.</i> (1995 y 1996 a)
Pinaceae	<i>Pinus elliottii</i> var. <i>elliottii</i>	Resistencia a <i>Cronartium quercuum</i> f. sp. <i>fusiforme</i>	Población (clones y su progenie)	Nelson <i>et al.</i> (1993)
	<i>P. pinaster</i>	Altura de plántulas	Progenie F2	Plomion <i>et al.</i> (1996a)
Rosaceae	<i>P. pinaster</i>	Careno δ-3	Progenie F2	Plomion <i>et al.</i> (1996)
	<i>Malus floribunda</i>	Gen Vf, resistencia a <i>Venturia inaequalis</i>	Progenie F1	Tartarini (1996)
	<i>Malus</i> sp.	Gen Sd-1, resistencia a <i>Dysaphis devector</i>	Cultivares	Roche <i>et al.</i> (1997)
	<i>Malus</i> sp.	Gen Vf, resistencia a <i>Venturia inaequalis</i>	Cultivares	Yang y Korban (1996) y Yang <i>et al.</i> (1997)
	<i>Prunus persica</i> y <i>P. davidiana</i>	Resistencia a <i>Sphaerotheca pannosa</i>	Híbridos interespecíficos	Dirlewanger <i>et al.</i> (1996)
	<i>P. persica</i> y <i>P. dulcis</i>	Varias características	Híbridos interespecíficos (progenies F2 y F3)	Warburton <i>et al.</i> (1996)
Solanaceae	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Gen Sw-5, resistencia al virus TSWV	Variedades (progenie F2)	Chagué <i>et al.</i> (1996)
	<i>L. esculentum</i>	Gen Mi, resistencia a nematodos	Líneas isogénicas y progenie F2	Williamson <i>et al.</i> (1994)
	<i>L. esculentum</i> y <i>L. hirsutum</i>	Gen Ol-1, resistencia a <i>Oidium lycopersicum</i>	Híbridos interespecíficos (progenies F2 y F3)	van der Beek <i>et al.</i> (1994)
	<i>L. esculentum</i> y <i>L. peruvianum</i>	Gen Tm-2, resistencia al virus del mosaico	Híbridos interespecíficos (Progenie F2)	Dax <i>et al.</i> (1993)
	<i>L. esculentum</i>	Resistencia al virus TSWV	Líneas isogénicas	Stevens <i>et al.</i> (1995)
	<i>Lycopersicon</i> spp.	Gn Lv, resistencia a <i>Leveillula taurica</i>	Progenie F2 e híbridos interespecíficos	Chunwongse <i>et al.</i> (1994)
	<i>Solanum</i> spp.	Loci que controla la latencia del tubérculo	Híbridos interespecíficos	Freyre <i>et al.</i> (1994)
Ulmaceae	<i>Ulmus</i> spp.	Gen Bls, resistencia a <i>Stegophora ulmea</i>	Híbridos interespecíficos	Benet <i>et al.</i> (1995)

les (Castiglione *et al.*, 1993; Eriksson y Bremer, 1993; Trame *et al.*, 1995; Miller *et al.*, 1996; Scheepers *et al.*, 1997). Eriksson y Bremer (1993) en un estudio de regulación poblacional de *Rubus saxatilis* identificaron genéticamente a los "genets" y sus resultados fueron contrastantes a los encontrados utilizando "ramets" (Hutchings, 1979).

En este tipo de estudios los RAPDs son preferibles a las enzimas o a otros marcadores moleculares ya que la dominancia no impide la identificación, la cual se ve más bien afectada por los niveles de polimorfismo dentro de la especie. Por ejemplo, Rosetto *et al.* (1995) obtuvieron una probabilidad de 4.3×10^{-10} de encontrar dos individuos con el mismo patrón de bandeo para once oligonucleótidos en poblaciones de *Grevillea scapigera*. Esto nos da una idea de la capacidad de identificación individual de este marcador.

Un factor importante en los programas de aprovechamiento de especies cultivadas es el incremento de la capacidad genética de las especies. Las especies silvestres emparentadas con las cultivadas son cruzadas para introducir genes específicos dentro de las cultivadas. Cuando la incompatibilidad sexual o las distancias genéticas impiden la introducción sexual de recursos genéticos, la hibridización somática puede usarse para combinar genomas completos o parciales. Esta técnica comprende el aislamiento y fusión del protoplasma y la regeneración de plantas maduras a partir de las células fusionadas. Una selección *in vitro* de los posibles híbridos somáticos se lleva a cabo para escoger a los genotipos que tienen las características seleccionadas (Kaendler *et al.*, 1996).

Baird *et al.*, (1992) describe un método basado en el uso de los RAPDs para identificar inequívocamente híbridos somáticos intra e inter-específicos en los primeros estadios de regeneración utilizando uno y dos oligonucleótidos. El uso de un sólo oligonucleótido genera una amplificación típica para cada genotipo de los donadores y confirma la presencia de estos genotipos en los híbridos. El uso de dos oligonucleótidos, en donde cada uno de éstos ha amplificado fragmentos específicos para cada donador, da información adicional para identificar la hibridización somática.

Por otra parte, existen mutaciones somáticas que afectan la estructura y productividad vegetal. Las plantas con estas mutaciones pueden diferir del resto de los individuos de la especie en algunas características morfológicas aunque es muy difícil distinguirlas genéticamente. El uso de RAPDs ha sido exitoso para distinguir mutantes generados con rayos X del híbrido entre *Prunus cerasus* x *P. canescens* con 60 oligonucleótidos (Yang y Schmidt, 1994) y mutantes del limón (*Citrus limon*) con 22 oligonucleótidos (Deng *et al.*, 1995). Sin embargo, Wolf y Peters-van Rijn (1993)

no pudieron distinguir treinta mutantes del crisantemo (*Dendranthema grandiflora*) que diferían en el color de las flores.

Otra aplicación interesante es la detección de estabilidad genética en especies de plantas propagadas por cultivo de tejidos. Por ejemplo, utilizando RAPDs como marcadores, Isabel *et al.* (1993) en *Picea mariana* y Heinze y Schmidt (1995) en *P. abies* no detectaron variación en plantas propagadas para programas de reforestación. Por su parte, Martín y Pérez (1994) encontraron el uso de los RAPDs como un marcador útil para detectar tanto diversidad como estabilidad genética para propagar plantas en peligro de extinción.

Genética de poblaciones

La extensión y distribución de la diversidad genética de las poblaciones es el resultado de la interacción entre mutación, migración, selección y deriva (Wright, 1978). El estudio de la estructura genética de poblaciones es esencial para entender y predecir los efectos genéticos en la evolución de las mismas. Además, estos estudios han recibido una mayor atención recientemente debido a su importancia dentro del área de la biología de la conservación para la cual la dinámica poblacional y la variabilidad genética son de especial interés.

Para algunas aplicaciones como la comparación de niveles de heterocigosidad interpoblacional o para probar la ventaja selectiva de una proteína, la electroforesis de enzimas es sin duda la técnica más práctica. Pero, para algunos problemas como la estimación del tamaño efectivo de la población (ver Lande y Barrowclough, 1987), el dilucidar si existe un aislamiento reproductivo entre poblaciones, estimar los niveles de entrecruzamiento (Fritsch y Rieseberg, 1992), estudiar las relaciones de parentesco (Philbrick, 1993) y el relacionar las distancias genéticas con características geográficas (de la Cruz *et al.*, 1995) o funcionales (Whitty *et al.*, 1994) al parecer los RAPDs han sido más prácticos y eficientes.

Las enzimas son uno de los métodos más frecuentemente utilizados para analizar la estructura genética de las poblaciones debido a que presentan loci codominantes, pero en los casos en que hay poca variabilidad genética, los RAPDs son más adecuados (Mosseler *et al.*, 1992) ya que han detectado una mayor variación que las enzimas (ver cuadro 5).

En muchas especies el éxito reproductivo femenino (medida de la adecuación en función de la reproducción) puede estimarse de manera sencilla por medio de la producción de semillas. Por el contrario, el éxito reproductivo masculino es sumamente difícil de asignar ya que la descendencia no puede

ser asociada directamente con el progenitor masculino. Pese a esto, el éxito reproductivo masculino es un componente importante de la adecuación y su estimación es de gran interés en biología evolutiva. A pesar de su dominancia, los RAPDs tienen la ventaja de presentar un número mayor de loci que los que pueden obtenerse con enzimas, esto aumenta su capacidad para estimar la probabilidad de asignación de paternidad. Si el tamaño de muestra es pequeño y se requiere un alto grado de exclusión, probablemente un marcador codominante nos de mayor información, pero conforme aumenta el tamaño de muestra algunos autores han sugerido que los RAPDs pueden ser una mejor opción (Lewis y Snow, 1992; Milligan y McMurry, 1993).

Hibridización interespecífica

La identificación de especies híbridas permite inferir las rutas evolutivas seguidas por las especies involucradas en estudios posteriores de filogenia molecular ya que elimina la posibilidad de confusión de resultados en la interpretación de análisis cladísticos. Estos estudios también son importantes porque sientan las bases para investigaciones a nivel poblacional del impacto de la hibridación en la integridad de las especies paternas.

Los RAPDs han sido utilizados para identificar individuos de origen híbrido en diferentes familias (cuadro 6).

Se han utilizado diferentes técnicas para la identificación de híbridos. Sin embargo, el análisis directo del ADN ha dado los resultados más satisfactorios para detectar hibridación vegetal. Los RAPDs se han preferido a otro tipo de marcadores moleculares gracias a la gran variación que detectan (Smith *et al.*, 1996). A pesar de que la variación detectada por RAPDs no siempre puede inferirse como el resultado de polimorfismo para un loci específico, estudios de segregación muestran que una gran proporción de estos marcadores pueden ser considerados como caracteres mendelianos (Williams *et al.*, 1990; Bucci y Menozzi, 1993) y que son heredados como dominantes (Williams *et al.*, 1990). Estas características son críticas para la detección de hibridación interespecífica (Smith *et al.*, 1996).

Identificación y relaciones genéticas de cultivares y variedades

Desde que Welsh *et al.*, (1991) mostró que los RAPDs son una técnica eficiente para identificar genéticamente híbridos de maíz, se han utilizado ampliamente para identificar cultivares, variedades e híbridos (cuadro

4), así como para revelar los grados de diversidad genética entre cultivares y razas (cuadro 7).

El conocimiento de la variación genética intra- e inter-específica y de las relaciones genéticas entre colecciones, variedades, poblaciones y especies de plantas silvestres y cultivadas es fundamental para diversas aplicaciones. En los programas de entrecruzamiento de plantas, las estimaciones de las relaciones genéticas entre cultivares pueden ser útiles para la organización del germoplasma, la identificación de cultivares, la selección de progenitores para la conducción de hibridaciones y la reducción del número de colecciones necesarios para asegurar el muestreo de un amplio intervalo de la variabilidad genética (Thormann *et al.*, 1994). Estos marcadores también son útiles para determinar los sitios de domesticación y origen de cultivos (*e.g.*, de la Cruz *et al.*, 1995; Hilu y Stalker, 1995).

Al parecer, los RAPDs como marcadores para identificar cultivares y sus parientes silvestres son sensibles al grado de diferenciación genética entre las entidades bajo estudio. Se ha demostrado que se requieren muy pocos oligonucleótidos para distinguir cultivares con propagación vegetativa (Koller *et al.*, 1993; Harada *et al.*, 1993) o con un alto grado de autofecundación (Dweicat *et al.*, 1993, 1997; Mercado *et al.*, 1996) y muchos cuando la diferenciación ha sido muy alta o con polinización cruzada (Zain *et al.*, 1944; de la Cruz *et al.*, 1995).

Análisis filogenético

En la actualidad ya existen muchos estudios filogenéticos con RAPDs (cuadro 8). La utilidad de los RAPDs para diferentes niveles taxonómicos fue investigada en *Juniperus* por Adams y Demeke (1993) quienes encontraron que algunos oligonucleótidos amplifican segmentos de ADN muy conservados que pueden ser utilizados para detectar polimorfismo en niveles superiores de clasificación (subgénero: *Caryocedrus*, *Juniperus* y *Sabina*), mientras que otros oligonucleótidos amplifican ADN sumamente variable adecuado para la clasificación y análisis a nivel de especies. El estudio de Wilkie *et al.* (1993) demostró que el análisis con los marcadores RAPDs puede ser utilizado para estudiar las relaciones filogenéticas entre especies cercanas.

Whitty *et al.* (1994) mostraron el potencial de los RAPDs para separar el género de *Chamaecrista* (fijadores de nitrógeno) de grupos previamente congenéricos de *Cassia* y *Senna*. Encontraron una coincidencia de la variación genética con la localización geográfica para dos especies de *Chamaecrista* y una gran consistencia de la variación genética con la observada para

Cuadro 4. Listado de trabajos en los que se han utilizado los RAPDs como marcadores moleculares para la identificación genética a nivel infraespecífico.

Familia	Especie	Nivel taxonómico	Referencia
Actinidiaceae	<i>Actinidia</i> spp.	Cultivares y especies	Cipriani <i>et al.</i> (1996)
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> spp.	Especies	Transue <i>et al.</i> (1994)
Annonaceae	<i>Annona</i> spp.	Cultivares	Ronning <i>et al.</i> (1995a)
Asteraceae	<i>Dendranthema grandiflora</i>	Cultivares	Wolff <i>et al.</i> (1995)
	<i>D. grandiflora</i>	Clones	Wolff (1996)
	<i>Ozothamnus diosmifolius</i>	Individuos	Ko <i>et al.</i> (1996)
Convolvulaceae	<i>Ipomea batatas</i>	Cultivares	Connolly <i>et al.</i> (1994)
Cruciferae	<i>Brassica napus</i>	Cultivares	Mailer <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Cultivares	Phippen <i>et al.</i> (1997)
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Cultivares	Lee <i>et al.</i> (1996)
Ericaceae	<i>Vaccinium macrocarpon</i>	Variedades	Novy <i>et al.</i> (1994)
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia pulcherrima</i>	Cultivares	Ling <i>et al.</i> (1997)
Gesneriaceae	<i>Cyrtandra</i> spp.	Híbridos interespecíficos	Smith <i>et al.</i> (1996)
Gramineae	<i>Agrostis stolonifera</i>	Cultivares	Golembiewski <i>et al.</i> (1997)
	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Genets	Miller <i>et al.</i> (1996)
	<i>Buchloë dactyloides</i>	Cultivares	Wu y Lin (1994)
	<i>Oryza sativa</i>	Cultivares	Fukuoka <i>et al.</i> (1992), Virk <i>et al.</i> (1995)
	<i>Oryza</i> spp.	Subespecies	Mackill (1995) y Martin <i>et al.</i> (1997)
	<i>Sacharum officinarum</i>	Intraclonal	Taylor <i>et al.</i> (1995)
	<i>Secale cereale</i>	Cultivares	Iqbal y Rayburn (1994)
Leguminosae	<i>Cajanus</i> spp., <i>Rhynchosia</i> spp., <i>Dunbaria ferruginea</i> y <i>Flemingia stricta</i>	Especies	Ratnaparkhe <i>et al.</i> (1995)
	<i>Glycine max</i>	Semillas	Shatters <i>et al.</i> (1995)
	<i>G. max</i>	Cultivares	Jianhua <i>et al.</i> (1996a)
	<i>Lolium</i> spp. y <i>Festuca</i> spp.	Especies	Wiesner <i>et al.</i> (1995)
	<i>Mangifera indica</i>	Cultivares y progenie F1	Schnell <i>et al.</i> (1995)
	<i>Medicago coerulea</i> , <i>M. falcata</i> y <i>M. sativa</i>	Mutantes meióticos	Barcaccia <i>et al.</i> (1994)
	<i>M. coerulea</i> , <i>M. falcata</i> y <i>M. sativa</i>	Híbridos interespecíficos	Barcaccia <i>et al.</i> (1995)
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Cultivares	Johns <i>et al.</i> (1997)
	<i>Pisum sativum</i>	Cultivares	Samec y Nasinec (1995 y 1996)
Leguminosae y Gramineae	<i>Glycine max</i> y <i>Zea mays</i>	Individuos (semillas)	Jianhua <i>et al.</i> (1996b)
Liliaceae	<i>Lilium</i> spp.	Especies, híbridos y cultivares	Yamagishi (1995)
	<i>Zantedeschia</i> spp.	Cultivares	Hamada y Hagimori (1996)
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i> y <i>G. barbadense</i>	Cultivares	Multani y Lyon (1995)
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Variedades	Khadari <i>et al.</i> (1995)
Musaceae	<i>Musa</i> spp.	Cultivares y especies	Bhar <i>et al.</i> (1995)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> spp.	Genets	Keil y Griffin (1994)
Palmae	<i>Phoenix dactylifera</i>	Cultivares	Corniquel y Mercier (1994)
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	Genets	Heinze y Schmidt (1995) y Scheepers <i>et al.</i> (1997)
	<i>P. glauca</i> y <i>P. engelmannii</i>	Especies	Khasa y Dancik (1996)
	<i>P. mariana</i> y <i>P. rubens</i>	Especies e híbridos	Perron <i>et al.</i> (1995)
	<i>Pseudotsuga mienziensis</i>	Razas	Aagaard <i>et al.</i> (1995)
Plumbaginaceae	<i>Limonium estevei</i>	Clones	Martín y Pérez (1994)
Rosaceae	<i>Fragaria ananassa</i>	Cultivares	Gidoni <i>et al.</i> (1994)
	<i>Fragaria</i> sp.	Cultivares	Parent y Pagé (1995)
	<i>Malus domestica</i>	Variedades	Tancred <i>et al.</i> (1994)
	<i>Malus</i> spp.	Especies y cultivares	Dunemann <i>et al.</i> (1994)

Familia	Especie	Nivel taxonómico	Referencia
	<i>Prunus cerasus</i> y <i>P. canescens</i>	Mutantes en híbridos interespecíficos	Yang y Schmidt (1994)
	<i>P. persica</i>	Cultivares	Lu Z.-X. <i>et al.</i> (1996)
	<i>Ribes nigrum</i>	Cultivares	Lanham <i>et al.</i> (1995)
	<i>Rosa</i> sp.	Cultivares	Gallego y Martínez (1996)
	<i>Rubus saxatilis</i>	Genets	Eriksson & Bremer (1993)
	<i>Rubus</i> spp.	Cultivares	Parent <i>et al.</i> (1993)
Rutaceae	<i>Citrus</i> sp.	Clones	Sugawara <i>et al.</i> (1995)
	<i>Citrus</i> sp.	Mutantes	Deng <i>et al.</i> (1995)
Salicaceae	<i>Populus</i> spp.	Genets	Castiglione <i>et al.</i> (1993)
	<i>Populus</i> spp.	Clones	Lin <i>et al.</i> (1994)
	<i>P. tremula</i> y <i>P. trichocarpa</i>	Genets	Sigurdsson <i>et al.</i> (1995)
Sapindaceae	<i>Simmondsia chinensis</i>	Genets	Amarger y Mercier (1995)
Scrofulariaceae	<i>Digitalis obscura</i>	Clones	Gavidia <i>et al.</i> (1996)
Solanaceae	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Clones	Bogani <i>et al.</i> (1996)
	<i>Nicotiana</i> spp.	Híbridos somáticos	De Filippis <i>et al.</i> (1996)
	<i>Solanum brevidentis</i> y <i>S. tuberosum</i>	Híbridos somáticos	Rokka <i>et al.</i> (1994)
	<i>S. tuberosum</i>	Cultivares	Mori <i>et al.</i> (1993) y Hosaka <i>et al.</i> (1994)
	<i>S. tuberosum</i> y <i>S. papita</i>	Híbridos somáticos	Kaendler <i>et al.</i> (1996)
	<i>S. tuberosum</i> y <i>S. brevidentis</i>	Híbridos somáticos	Xu <i>et al.</i> (1993)
Umbelacaceae	<i>Allium sativum</i>	Cultivares	Maaß y Klaas (1995)
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i>	Cultivares	Regner y Messner (1993)
	<i>V. vinifera</i>	Clones y cultivares	Moreno <i>et al.</i> (1995)

la estructura del nódulo. Sus resultados muestran el potencial de los RAPDs para examinar caracteres genéricos, específicos y funcionales.

Algunos autores han explorado la capacidad de los RAPDs para inferencias filogenéticas usando métodos de parsimonia (Backeljau *et al.*, 1995; Rieseberg, 1996). La presencia compartida de un fragmento comparable de RAPDs puede usarse como estados de carácter en el análisis filogenético de parsimonia aunque se requiere necesariamente que los productos de amplificación (bandas de RAPDs) sean homólogos, independientes y variables.

Se han reportado ineficiencias para este propósito debido a que presentan algunos problemas conceptuales planteados por Backeljau *et al.* (1995): i] los métodos de parsimonia carecen de un modelo apropiado para el estado de cambio de carácter de los RAPDs, ii] la interpretación alélica de los RAPDs es equivalente al modelo de alelos independientes para aloenzimas y es por lo tanto, inválida y iii] la sospecha de que las regiones de alineación ricas en GC están sesgadas, lo cual podría aumentar la frecuencia de homoplasia e incrementar el multialelismo. Por su parte, Rieseberg (1996) señala algunas consideraciones importantes: i] la presencia/ausencia de las bandas de RAPDs puede depender de la presencia/ausencia de

otros productos amplificables, ii] diferentes bandas de RAPDs pueden tener pesos moleculares similares y co-migrar en los geles y iii] algunos oligonucleótidos pueden producir bandas diferentes a pesar de que un análisis con enzimas de restricción (RFLPs) (ver M. Martínez, este número) muestren lo contrario.

Catalán *et al.* (1995) mostraron que existe homología en las bandas co-migrantes entre especies cercanas (infragénico), pero que no hay homología cuando se comparan especies más distantes. Ellos sugieren probar la extensión taxonómica de la homología para estudios filogenéticos con estos marcadores.

Para probar la homología entre fragmentos de RAPDs en tres especies de girasoles del género *Helianthus*, Rieseberg (1996) analizó 220 fragmentos de los cuales el 91% resultaron ser homólogos indicando que la similitud en el tamaño del fragmento es un buen indicador o predictor de homología, al menos entre especies estrechamente relacionadas.

Biología de la conservación

Uno de los problemas que ha recibido una gran atención en los últimos años es el deterioro de los ecosistemas naturales y como consecuencia de esto, la disminución de la biodiversidad. En el área de la

Cuadro 5. Estudios de variación y estructura genética de poblaciones que utilizan RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especie	Referencia
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria</i> spp.	Anastassopoulos y Keil (1996)
Araliaceae	<i>Panax quinquefolius</i>	Bai <i>et al.</i> (1997)
Asteraceae	<i>Argyroxiphium sandwicense</i>	Friar <i>et al.</i> (1996)
	<i>Cynara scolymus</i>	Tivang <i>et al.</i> (1996)
	<i>Microseris douglasii</i>	Roelofs y Bachmann (1995)
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i>	Lorenz <i>et al.</i> (1994)
	<i>Salicornia</i> spp. y	
	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	Luque <i>et al.</i> (1995)
Cruciferae	<i>Brassica napus</i>	Halldén <i>et al.</i> (1994)
Dipterocarpaceae	<i>Shorea</i> spp.	Harada <i>et al.</i> (1994)
		y Novi <i>et al.</i> (1996)
Ericaceae	<i>Vaccinium macrocarpon</i>	Steward y Excoffier (1996)
Gesneriaceae	<i>Orobanche aegyptiaca</i> y <i>O. crenata</i>	Paran <i>et al.</i> (1997)
Gramineae	<i>Buchloe dactyloides</i>	Peakall <i>et al.</i> (1995)
	<i>Panicum virgatum</i>	Gunter <i>et al.</i> (1996)
	<i>Poa annua</i>	Sweeney y Danneberger (1995)
	<i>Sorghum bicolor</i>	Menkir <i>et al.</i> (1997)
Lactucaceae	<i>Lactoris fernandeziana</i>	Brauner <i>et al.</i> (1992)
Leguminosae	<i>Glicine max</i>	Helms <i>et al.</i> (1997)
	<i>Gliricidia sepium</i> y <i>G. maculata</i>	Chalmers <i>et al.</i> (1992)
	<i>Lablab purpureus</i>	Liu (1996)
	<i>Medicago truncatula</i>	Bonnin <i>et al.</i> (1996)
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Haley <i>et al.</i> (1994c)
	<i>P. vulgaris</i>	Skroch y Nienhuis (1995 b)
	<i>Trifolium pratense</i>	Kongkiatngam <i>et al.</i> (1995, 1996)
	<i>Vicia pisiiformis</i>	Gustafsson y Gustafsson (1994)
Malvaceae	<i>Iliamna corei</i> y <i>I. remota</i>	Steward y Porter (1995)
Moraceae	<i>Humulus lupulus</i>	Pillay y Kenny (1996) y
		Brady <i>et al.</i> (1996)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i>	Nesbitt <i>et al.</i> (1995)
	<i>Picea abies</i>	Bucci y Menozzi (1995)
Palmae	<i>Elaeis guineensis</i>	Shah <i>et al.</i> (1994)
Pinaceae	<i>Pinus</i> spp.	Mosseler <i>et al.</i> (1992)
	<i>P. sylvestris</i>	Szmidt <i>et al.</i> (1996)
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Aagaard <i>et al.</i> (1995)
Polygonaceae	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Kump y Javornik (1996)
Proteaceae	<i>Grevillea scapigera</i>	Rossetto <i>et al.</i> (1995)
Rosaceae	<i>Prunus americana</i>	Gogorcena y Parfitt (1994)
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Lashermes <i>et al.</i> (1996)
Salicaceae	<i>Populus tremuloides</i>	Tuskan <i>et al.</i> (1996)
	<i>P. tremuloides</i>	Yeh <i>et al.</i> (1995)
	<i>P. tremuloides</i> y <i>P. grandidentata</i>	Liu y Furnier (1993)
	<i>P. tremuloides</i>	Chong <i>et al.</i> (1994)
Sapindaceae	<i>Simmondsia chinensis</i>	Amarger y Mercier (1995)
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Whitkus <i>et al.</i> (1997)
	<i>T. cacao</i>	N'Goran <i>et al.</i> (1994)
	<i>T. cacao</i>	Rusell <i>et al.</i> (1993)
Umbelaceae	<i>Allium aaseae</i> y <i>A. simillimum</i>	Smith y Pham (1996)

biología de la conservación, uno de los problemas relevantes es el estudio de organismos raros, endémicos o en peligro de extinción. Aunque existe una polémica con respecto a la relevancia de los componentes ecológicos o genéticos en los enfoques poblacionales de conservación (Lande 1988; Oyama, 1993), sin duda el uso de técnicas de PCR en general, ofrece la oportunidad de obtener información genética a partir de poco material orgánico para resolver problemas de conservación en poblaciones pequeñas (Amos y Hoelzel, 1992).

Existen algunas especies en donde la variación detectada con enzimas es poca o nula y utilizando RAPDs se ha podido detectar polimorfismos y describir su estructura genética (Mosseler *et al.*, 1992). Este es el caso de especies clonales, raras o de distribución muy restringida o que han experimentado disminuciones drásticas en su distribución y abundancia (Brauner *et al.*, 1992; Mosseler *et al.*, 1992; Gustafsson y Gustafsson, 1994; Rossetto *et al.*, 1995; Stewart y Porter, 1995; Friar *et al.*, 1996; Tuskan *et al.*, 1996).

El caso de una especie rara en donde se encontró un nivel de variación menor que el de otros géneros endémicos de la misma región es *Lactoris fernandeziana* (Brauner *et al.*, 1992). Este arbusto es poligamodioico y es el único representante vivo de la familia Lactoridaceae que es una familia muy primitiva de angiospermas. Su distribución se restringe a una isla del Archipiélago Juan Fernández de la costa de Chile. Esta planta es extremadamente rara y los análisis enzimáticos no revelaron variación genética (Crawford *et al.*, 1991). Para *Lactoris* el polimorfismo fue detectado con 16 oligonucleótidos que produjeron 106 bandas de las cuales 26 fueron polimórficas para un total de 27 plantas de 15 poblaciones (Brauner *et al.*, 1992).

Un caso interesante es el estudio de *Allium aaseae* (Alliaceae), una especie endémica de distribución restringida, en donde se detectaron niveles de variación genética con RAPDs comparables a especies de amplia distribución (Smith y Pham, 1996). Existen varios casos en la literatura en donde plantas raras o endémicas con distribuciones restringidas muestran mayor variación que sus congeneres con mayor amplitud de distribución (Karron 1987, 1991; Hamrick y Godt, 1990; Ranker, 1994; Lewis y Crawford, 1995). Estos resultados van en contra de lo esperado teóricamente por lo que resulta interesante la exploración de hipótesis alternativas. Fenómenos tales como procesos de especiación recientes, cambios recientes en los patrones de distribución geográfica (Karron *et al.*, 1988), múltiples efectos de colonización (Ranker, 1994) o refugios del Pleistoceno (Lewis y Crawford, 1995) han sido planteados en la literatura. De esto, podemos concluir que el re-análisis de los patrones

de variación genética con otros marcadores moleculares puede cambiar las interpretaciones de las posibles causas del origen de especies raras o endémicas restringidas, que a su vez pueden tener implicaciones importantes para fines de conservación.

Métodos de análisis

Al analizar los datos obtenidos con RAPDs se deben tener en cuenta dos supuestos importantes: 1] cada uno de los marcadores representa un locus mendeliano en el cual el marcador visible, el alelo dominante, está en equilibrio de Hardy Weinberg con un alelo recesivo y 2] los alelos marcados para diferentes loci no comigran a la misma posición en el gel (Lynch y Milligan, 1994). A pesar de que los heterocigos no pueden ser detectados directamente con los RAPDs, es posible estimar parámetros de la estructura poblacional. Sin embargo, el poder estadístico de estas estimaciones es reducido en comparación a los sistemas codominantes. Pero se pueden obtener estimadores de la diversidad genética cuando nuestras interpretaciones incluyen un cuidadoso seguimiento de los supuestos y se utilizan sólo los loci con las frecuencias alélicas recomendadas por Lynch y Milligan (1994). Algunos trabajos que muestran la aplicación de estos métodos son Aagaard *et al.* (1995), Friar *et al.* (1996) y Smith y Pham (1996).

Un análisis molecular de varianza (AMOVA) de las frecuencias de las bandas puede asignar la estructura genética de poblaciones diploides en equilibrio Hardy-Weinberg o con un nivel alto de autofecundación (Steward y Excoffier, 1996). Este método estima índices de fijación similares a los obtenidos con datos codominantes comparables a los estimadores obtenidos con enzimas usando el método de Weir y Cockerham (1984) y con datos moleculares de RFLPs, secuencias de ADN o microsatélites (Excoffier *et al.*, 1992).

Una alternativa para estimar la diversidad genética sin la suposición de un equilibrio Hardy-Weinberg es considerar la diversidad fenotípica de las bandas de cada individuo como un genotipo distinto y estimar las similitudes y diferencias con base en las mismas (Huff *et al.*, 1993; Whitkus *et al.*, 1997).

Para estudios de diferenciación y relaciones genéticas se utilizan medidas de similitud y de diferencias. La distancia genética puede estimarse como el número de diferencias dividido entre el total de comparaciones. Esto bajo el supuesto de que hay un gran número de loci marcados aleatoriamente por los RAPDs distribuidos a lo largo del genoma, de tal forma que la proporción de diferencias encontradas para estos loci será una buena medida de las diferencias entre los genomas.

Cuadro 6. Estudios de introgresión, segregación y flujo génico en donde se han utilizado los RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especie	Objetivo	Nivel de organización	Referencia
Agavaceae	<i>Agave schottii</i>	Niveles de entrecruzamiento	Poblaciones clonales	Trame <i>et al.</i> (1995)
Annonaceae	<i>Annona cherimolla</i>	Segregación	Población	Ronning <i>et al.</i> (1995a)
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> , <i>H. petiolaris</i> y <i>H. anomalus</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Rieseberg <i>et al.</i> (1995)
Betulaceae	<i>H. anus</i> y <i>H. petiolaris</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Rieseberg <i>et al.</i> (1996)
	<i>Betula alleghaniensis</i>	Segregación	Población	Roy <i>et al.</i> (1992)
Cruciferae	<i>B. pendula</i>	Segregación y parentesco	Individuos	Akerman <i>et al.</i> (1995)
	<i>Brassica napus</i> y <i>B. campestris</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Marshall <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. napus</i> y <i>B. campestris</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Mikkelsen <i>et al.</i> (1996)
	<i>B. carinata</i>	Introgresión	Híbridos somáticos	Mukhopadhyay <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. napus</i> y <i>B. juncea</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Frello <i>et al.</i> (1995)
	<i>B. oleracea</i>	Segregación	Variedades (progenie doble-haploide)	Kearsey <i>et al.</i> (1996)
Datisceae	<i>B. oleracea</i> var. <i>botrytis</i>	Niveles de endogamia	Cultivares (híbridos F1)	Boury <i>et al.</i> (1992)
	<i>Datisca glomerata</i>	Niveles de entrecruzamiento	Poblaciones	Fritsch y Rieseberg (1992)
Ericaceae	<i>Vaccinium darrowi</i> y <i>V. corymbosum</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Qu y Hancock (1995)
Gramineae	<i>V. macrocarpon</i>	Segregación	Progenie F1	Novy y Vorsa (1996)
	<i>Pennisetum</i> spp.	Segregación e introgresión	Especies	Gustine <i>et al.</i> (1996)
	<i>Poa pratensis</i>	Segregación y niveles de entrecruzamiento	Población	Huff y Bara (1993)
	<i>T. aestivum</i>	Introgresión	Progenie F3	Francis <i>et al.</i> (1995)
	<i>T. aestivum</i>	Introgresión	Especie	Iqbal y Rayburn (1995)
	<i>T. aestivum</i>	Introgresión	Híbridos	King <i>et al.</i> (1993)
	<i>T. spelta</i>	Introgresión	Líneas isogénicas cercanas (progenie F2)	Schachermayr <i>et al.</i> (1995)
	<i>T. aestivum</i> y <i>Secale cereale</i>	Introgresión	Especies	Koebner y Martin (1994)

Los estimadores de distancia genética utilizados son el índice de Jaccard (Vierling y Nguyen, 1992), el índice de diversidad de Shannon (Russell *et al.*, 1993) coeficiente de similitud de Dice (Hilu y Stalker, 1995) y la distancia genética de Rogers (Wilkie *et al.*, 1993), de Nei (Aagaard *et al.*, 1995) y la de Nei y Li (Stewart y Porter, 1995). Debido a que existen varias razones posibles para la ausencia de un fragmento, el uso de coeficientes que omitan la consideración de datos negativos (*e.g.*, Jaccard o Dice) pueden ser más apropiados.

Las distancias genéticas pueden ser utilizadas para un análisis de clusters (UPGMA) y/o para un análisis de componentes principales para revelar las afinidades genéticas.

Ventajas y desventajas de los RAPDs como marcadores moleculares

Para el uso de los RAPDs es importante considerar sus ventajas y desventajas con respecto a otros marcadores moleculares. En secciones anteriores ya se han mencionado algunos problemas conceptuales concernientes a la interpretación de los resultados de los fragmentos de los RAPDs (*e.g.*, homología de caracteres).

La electroforesis de enzimas es económica, rápida y los protocolos son relativamente sencillos. Sin embargo, diferentes tejidos o muestras congeladas durante diferentes periodos y bajo diferentes condiciones en ocasiones presentan diferentes patrones de bandeo, así como muestras colectadas en diferentes

Familia	Especie	Objetivo	Nivel de organización	Referencia
Leguminosae	<i>Zea mays</i>	Introgresión	Especies	Gourmet y Rayburn (1996)
	<i>Z. mays</i>	Segregación	Población (segregación en 2 generaciones)	Heun y Helentjaris (1993)
	<i>Arachis hypogaea</i> y <i>A. cardenasii</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	García <i>et al.</i> (1995)
	<i>Arachis</i> spp.	Introgresión	Progenie F2	García <i>et al.</i> (1996)
	<i>Gliricidia</i> spp.	Flujo génico	Interespecífico	Dawson <i>et al.</i> (1996)
	<i>Medicago sativa</i>	Niveles de entrecruzamiento	Individuos	Gjuric y Smith (1996)
Moraceae	<i>Humulus lupulus</i>	Segregación	Progenie F1	Pillay y Kenny (1996)
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	Segregación	Población	Bucci & Menozzi (1993)
	<i>P. glauca</i> y <i>Pseudotsuga menziesii</i>	Segregación	Progenie F1	Carlson <i>et al.</i> (1991)
	<i>Pinus sylvestris</i>	Segregación	Progenie F1 (tejido haploide y diploide)	Lu <i>et al.</i> (1995)
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Segregación	Población (tres generaciones)	Jermstad <i>et al.</i> (1994)
Rosaceae	<i>Malus floribunda</i> y <i>M. domestica</i>	Introgresión	Especie	Durham y Korban (1994)
	<i>Malus</i> spp.	Parentesco	Cultivares	Gardiner <i>et al.</i> (1996)
Rutaceae	<i>Prunus persica</i>	Segregación	Población	Pooler y Scorza (1995)
	<i>Coffea arabica</i> y <i>C. canephora</i>	Introgresión	Especie	Orozco-Castillo <i>et al.</i> (1994)
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i> y <i>S. bulbocastanum</i>	Introgresión	Híbridos somáticos	Masuellí <i>et al.</i> (1995)
	<i>S. tuberosum</i> y <i>S. phureja</i>	Introgresión	Híbridos interespecíficos	Waugh <i>et al.</i> (1992)
	<i>Solanum</i> spp.	Segregación	Híbridos interespecíficos	Quiros <i>et al.</i> (1993)
Sterculariaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Segregación	Cultivares	Ronning <i>et al.</i> (1995b)
Umbelacaceae	<i>Allium</i> spp.	Introgresión	Especies	van Raamsdonk <i>et al.</i> (1997)

estaciones pueden también mostrar una expresión diferencial de ciertas enzimas. Si se siguen procedimientos adecuados de colecta y de congelado la mayoría de estos problemas pueden ser controlados. El mayor factor limitante de las enzimas es el bajo nivel de variabilidad que detectan. Esto reduce su utilidad sobre todo a nivel intrapoblacional (*e.g.*, Amos y Hoelzel, 1992). Los RAPDs detectan una gran variación, además el análisis directo del ADN es comparable entre tejidos, no presenta variabilidad estacional y requiere de pequeñas cantidades de ADN.

Los marcadores de ADN ofrecen una mayor resolución y flexibilidad que la electroforesis de enzimas, además se pueden combinar diferentes técnicas. El principal factor limitante de estos marcadores son el

tiempo y el costo. Algunas de las ventajas que presentan los RAPDs sobre otros marcadores moleculares como los RFLPs y minisatélites, son el que es un método relativamente fácil, que no requiere de un conocimiento previo de la secuencia de ADN, no requieren de la construcción o el mantenimiento de una librería genómica, el número de loci que pueden ser examinados es ilimitado y no requieren de pruebas radiactivas (Reiter *et al.*, 1992; Whitkus *et al.*, 1994). Además, los RAPDs revelan altos niveles de polimorfismo dentro y entre poblaciones de especies en comparación con los niveles detectados con RFLPs o isoenzimas (van Heusden y Bachmann, 1992a, b).

A continuación se describen brevemente algunos casos que muestran la eficiencia de los RAPDs como

Cuadro 7. Estudios en los que se han utilizado los RAPDs como marcadores moleculares para establecer diferenciación y relaciones genéticas entre cultivares y/o variedades.

Familia	Especie	Nivel de organización	Referencia
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> spp.	Cultivares	Transue <i>et al.</i> (1994)
Anacardiaceae	<i>Pistacia vera</i>	Cultivares	Hormaza <i>et al.</i> (1994a)
Araliaceae	<i>Panax quinquefolius</i>	Cultivares	Bai <i>et al.</i> (1997)
Asteraceae	<i>Cynara scolymus</i>	Cultivares	Tivang <i>et al.</i> (1996)
	<i>Microseris douglasii</i>	Poblaciones	Roelofs y Bachmann (1995)
	<i>M. pygmaea</i>	Poblaciones	van Heusden y Bachmann (1992a, b) y van Houten <i>et al.</i> (1994)
Caryophyllaceae	<i>Silene latifolia</i>	Cultivares y Razas	Vellekoop <i>et al.</i> (1996)
Convolvulaceae	<i>Ipomea batatas</i>	Cultivares	Connolly <i>et al.</i> (1994)
Cruciferae	<i>Brassica juncea</i>	Cultivares	Jain <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. napus</i>	Cultivares	Mailier <i>et al.</i> (1994)
	<i>B. oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Cultivares	Phippen <i>et al.</i> (1997)
	<i>B. oleracea</i>	Variedades	Dos Santos <i>et al.</i> (1994)
	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Poblaciones	Neuffer (1996)
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Cultivares	Lee <i>et al.</i> (1996)
Ericaceae	<i>Vaccinium macrocarpon</i>	Variedades	Novy <i>et al.</i> (1994)
	<i>V. macrocarpon</i>	Cultivares	Novi y Vorsa (1995)
Euphorbiaceae	<i>Manihot esculenta</i>	Cultivares	Marmey <i>et al.</i> (1993)
	<i>Euphorbia pulcherrima</i>	Cultivares	Ling <i>et al.</i> (1997)
Gramineae	<i>Avena sterilis</i>	Cultivares	Heun <i>et al.</i> (1994)
	<i>Buchloe dactyloides</i>	Cultivares	Wu y Lin (1994)
	<i>Echinochloa</i> spp.	Cultivares	Hilu (1994)
	<i>Hordeum vulgare</i>	Cultivares	Ordon <i>et al.</i> (1997)
	<i>Lolium perene</i>	Cultivares	Huff (1997)
	<i>Oriza sativa</i>	Variedades	Xiao <i>et al.</i> (1996)
	<i>O. sativa</i>	Cultivares	Yu y Nguyen (1994), Virk <i>et al.</i> (1995), Mackill (1995) y Loarce <i>et al.</i> (1996)
	<i>O. sativa</i>	Poblaciones	Suh <i>et al.</i> (1997)
	<i>Panicum</i> spp.	Especies	M'Ribu y Hilu (1994)
	<i>P. virgatum</i>	Poblaciones	Gunter <i>et al.</i> (1996)
	<i>Poa pratensis</i>	Cultivares	Huff y Bara (1993)
	<i>Sacharum</i> spp.	Especies	Huckett y Botha (1995)
	<i>Sorghum bicolor</i>	Líneas puras	Vierling <i>et al.</i> (1994)
	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Hordeum vulgare</i> y <i>Avena sativa</i>	Cultivares	Dweikat <i>et al.</i> (1993)
	<i>T. aestivum</i>	Variedades	Joshi y Nguyen (1993)
	<i>T. aestivum</i>	Cultivares	Mercado <i>et al.</i> (1996)
	<i>T. monococcum</i> y <i>T. urartu</i>	Cultivares	Vierling y Nguyen (1992)
	<i>T. urartu</i>	Poblaciones	Castagna <i>et al.</i> (1997)
Leguminosae	<i>Cajanus cajan</i>	Cultivares y poblaciones	Ratnaparkhe <i>et al.</i> (1995)
	<i>Chamaecytisus proliferus</i> ssp. <i>palmensis</i>	Poblaciones	Francisco-Ortega <i>et al.</i> (1993)
	<i>Gliricidia sepium</i> y <i>G. maculata</i>	Poblaciones	Dawson <i>et al.</i> (1996)
	<i>Glycine</i> max.	Poblaciones	Helms <i>et al.</i> (1997)
	<i>Lens</i> spp.	Cultivares	Abo-elwafa <i>et al.</i> (1995) y Ahmad <i>et al.</i> (1996)
	<i>Lens</i> spp.	Poblaciones	Sharma <i>et al.</i> (1995)
	<i>Lolium</i> spp. y <i>Festuca</i> spp.	Especies	Wiesner <i>et al.</i> (1995)
	<i>Mangifera indica</i>	Cultivares	Schnell <i>et al.</i> (1995)
	<i>Medicago truncatula</i>	Poblaciones	Bonnin <i>et al.</i> (1996)
	<i>Phaseolus lunatus</i>	Cultivares	Nienhuis <i>et al.</i> (1995)

Familia	Especie	Nivel de organización	Referencia
	<i>P. vulgaris</i>	Cultivares	Johns <i>et al.</i> (1997)
	<i>P. vulgaris</i>	Genotipos	Skroch y Nienhuis (1995 a)
	<i>Pisum sativum</i>	Cultivares	Samec y Nasinec (1995 y 1996)
	<i>Pisum</i> spp.	Cultivares	Lu <i>et al.</i> (1996)
	<i>Trifolium pratense</i>	Cultivares	Kongkiatngam <i>et al.</i> (1996)
	<i>Trifolium</i> spp.	Poblaciones	Bullita (1995)
	<i>Vicia faba</i>	Cultivares	Link <i>et al.</i> (1995)
Liliaceae	<i>Alstroemia</i> sp.	Cultivares	Dubouzet <i>et al.</i> (1997)
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i> y <i>G. barbadense</i>	Cultivares	Multani y Lyon (1995)
	<i>G. hirsutum</i> y <i>G. barbadense</i>	Cultivares y híbridos interespecíficos	Tatineni <i>et al.</i> (1996)
	<i>G. hirsutum</i> y <i>G. arboreum</i>	Variedades	Iqbal <i>et al.</i> (1997)
	<i>Iliamna corei</i> e <i>Iliamna remota</i>	Poblaciones e Genets	Steward y Porter (1995)
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Cultivares	Khadari <i>et al.</i> (1995)
	<i>Humulus lupulus</i>	Cultivares	Pillay y Kenny (1996)
Musaceae	<i>Musa</i> spp.	Poblaciones	Bhat <i>et al.</i> (1995)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i>	Cultivares	Nesbitt <i>et al.</i> (1995)
	<i>E. risdonii</i> y <i>E. amygdalina</i>	Especies y híbridos interespecíficos	Sale <i>et al.</i> (1996)
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> spp.	Genets	Keil y Griffin (1994)
Palmae	<i>Elaeis guineensis</i>	Cultivares	Shah <i>et al.</i> (1994)
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	Poblaciones	Scheepers <i>et al.</i> (1997)
Polygonaceae	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Poblaciones	Kump y Javornik (1996)
Rosaceae	<i>Fragaria</i> sp.	Cultivares	Parent y Page (1995)
	<i>Fragaria</i> X <i>ananassa</i>	Cultivares	Graham <i>et al.</i> (1996)
	<i>Malus domestica</i>	Cultivares	Gardiner <i>et al.</i> (1996)
	<i>Malus</i> spp.	Cultivares	Harada <i>et al.</i> (1993)
	<i>Malus</i> spp.	Poblaciones	Dunemann <i>et al.</i> (1994)
	<i>Margyracaea skottsbergii</i>	Híbridos	Crawford <i>et al.</i> (1993)
	<i>Prunus persica</i>	Cultivares	Warburton y Bliss (1996)
	<i>Prunus</i> spp.	Cultivares	Ortiz <i>et al.</i> (1997)
	<i>Ribes nigrum</i>	Cultivares	Lanham <i>et al.</i> (1995)
Rubiaceae	<i>Rubus</i> spp.	Especies	Graham y McNicol (1995)
	<i>Coffea arabica</i>	Poblaciones	Lashermes <i>et al.</i> (1996)
	<i>Coffea</i> spp.	Variedades y especies	Orozco-Castillo <i>et al.</i> (1994)
Rutaceae	<i>Citrus deliciosa</i>	Cultivares	Machado <i>et al.</i> (1996)
Salicaceae	<i>Populus</i> spp.	Genets	Castiglione <i>et al.</i> (1993)
	<i>P. tremuloides</i>	Poblaciones	Yeh <i>et al.</i> (1995)
Solanaceae	<i>Solanum melongena</i>	Poblaciones	Karihaloo <i>et al.</i> (1995)
	<i>S. chaucha</i>	Cultivares	Cisneros y Quiros (1995)
	<i>S. tuberosum</i>	Cultivares	Hosaka <i>et al.</i> (1994)
Sterculariaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Cultivares	Russel <i>et al.</i> (1993)
	<i>T. cacao</i> ssp. <i>cacao</i>	Poblaciones	y N'Goran <i>et al.</i> (1994)
	Varias especies	Especies	de la Cruz <i>et al.</i> (1995)
Triticaceae	<i>Allium sativum</i>	Cultivares	Wei y Wang (1995)
Umbelacaceae	<i>Allium</i> spp.	Cultivares	Maaß y Klaas (1995)
Umbelacaceae	<i>Allium</i> spp.	Cultivares	Wilkie <i>et al.</i> (1993)
Vitaceae	<i>Vitis</i> spp.	Cultivares	Qu <i>et al.</i> (1996)

Cuadro 8. Estudios de relaciones filogenéticas en donde se han utilizado los RAPDs como marcadores moleculares.

Familia	Especies	Referencia
Caryophyllaceae	<i>Silene</i> spp.	Oxelman (1996)
Chenopodiaceae	<i>Beta</i> spp.	Shen <i>et al.</i> (1996)
Cruciferae	<i>Brassica</i> spp. y <i>Raphanus sativus</i>	Thormann <i>et al.</i> (1994)
Cupresaceae	<i>Juniperus excelsa</i> y <i>J. procera</i>	Adams <i>et al.</i> (1993)
	<i>Juniperus</i> spp.	Adams y Demeke (1993)
	<i>Juniperus</i> spp.	Adams (1994)
Geraniaceae	<i>Pelargonium</i> spp.	Renou <i>et al.</i> (1997)
Gramineae	<i>Brachypodium</i> spp.	Catalán <i>et al.</i> (1995)
	<i>Hordeum</i> spp.	Marillia y Scoles (1996)
Leguminosae	<i>Arachis</i> spp.	Hilu y Stalker (1995)
	<i>Cassia</i> , <i>Senna</i> y <i>Chamaecrista</i>	Whitty <i>et al.</i> (1994)
	<i>Lens</i> spp.	Abo-elwafa <i>et al.</i> (1995)
	<i>Lens</i> spp.	Ahmad <i>et al.</i> (1996)
	<i>Lens</i> spp.	Ahmad y McNeil (1996)
	<i>Lens</i> spp.	Sharma <i>et al.</i> (1996)
	<i>Leucaena</i> spp.	Harris (1995)
	<i>Lolium</i> spp. y <i>Festuca</i> spp.	Stammers <i>et al.</i> (1995)
	<i>Lotus</i> spp.	Campos <i>et al.</i> (1994)
	<i>Pisum</i> spp.	Hoey <i>et al.</i> (1996)
	<i>Trifolium</i> spp.	Bullita (1995)
	<i>Vigna</i> spp.	Kaga <i>et al.</i> (1996 b)
Liliaceae	<i>Asphodelus</i> spp.	Díaz-Lifante y Aguinagalde (1995)
	<i>Syringa</i> spp.	Marsolais <i>et al.</i> (1993)
Meliaceae	8 especies y 4 generos	Chalmers <i>et al.</i> (1994)
Pinaceae	<i>Abies</i> spp.	Vicario <i>et al.</i> (1995)
	<i>Pinus</i> spp.	Furman <i>et al.</i> (1997)
Rosaceae	<i>Malus</i> spp.	Landry <i>et al.</i> (1994)
	<i>Rhododendron</i> spp.	Iqbal <i>et al.</i> (1995)
	<i>Rosa</i> spp.	Millan <i>et al.</i> (1996)
Salicaceae	<i>Populus</i> spp.	Castiglione <i>et al.</i> (1993)
Scrofulariaceae	<i>Paulownia fortunei</i> , <i>P. kawakamii</i> y <i>P. taiwaniana</i>	Wang <i>et al.</i> (1994)
Umbelacaceae	<i>Allium</i> spp.	van Raamsdonk <i>et al.</i> (1997)
	<i>Allium</i> spp.	Wilkie <i>et al.</i> (1993)

marcadores moleculares. Por ejemplo, Reiter *et al.* (1992) construyeron un mapa genético de *Arabidopsis thaliana* usando RAPDs con poco esfuerzo; con dos trabajadores de tiempo completo en sólo 4 meses, marcaron y mapearon 225 loci. Además, calcularon la eficiencia de mapeo para sus poblaciones y encontraron que los marcadores dominantes pueden ser tan eficientes como los codominantes (*e.g.*, RFLPs) cuando se usan poblaciones recombinantes. Un caso similar, se ha reportado para una especie de pino en donde Chaparro *et al.* (1992 citado en Tingey *et al.*, 1992) crearon 191 marcadores RAPDs en 6 meses facilitando con esto el mapeo genético en esta especie arbórea.

Los problemas prácticos detectados con los RAPDs son la presencia de bandas erróneas o artefactos, la replicabilidad de los resultados y la comigración de

bandas. A menudo se pueden producir múltiples fragmentos de RAPDs al amplificar ADN genómico con un sólo oligonucleótido; sin un análisis genético formal no es posible determinar si dos bandas en el fenotipo de los RAPDs representan dos loci o si son dos alelos distintos de un sólo locus (Whitkus *et al.*, 1994).

En algunos ensayos con RAPDs se ha encontrado que existe "competencia" entre los fragmentos de estos marcadores (Williams *et al.*, 1993). Se ha observado que los productos finales de la reacción están determinados por competencia entre sustratos, más que por el número total de sitios potencialmente disponibles a menos de que ocurra un apareamiento perfecto entre la muestra de ADN bajo estudio y el oligonucleótido (Heun y Helentjaris 1993; Halldén *et al.*, 1996). Esto subestima los fragmentos homólogos porque la

presencia o ausencia de una banda particular de RAPDs pudo darse por competencia con otro fragmento polimórfico más que por un cambio en el sitio de acoplamiento del oligonucleótido (Rieseberg, 1996).

La mayoría de los oligonucleótidos tienen un alto contenido de GC (50-80%; Bowditch *et al.*, 1993). Este alto contenido de GC implica que las temperaturas de alineación deben ser bajas, dando la posibilidad de alineaciones imperfectas. Para evitar la presencia de bandas erróneas o artefactos provocadas por una alineación no específica es importante verificar que el contenido de GC de los oligonucleótidos no sea elevado (no más del 60%), trabajar con la mayor temperatura de alineación posible (alrededor de 36 °C) y después de la alineación, elevar la temperatura por unos segundos (54 °C) para evitar alineaciones del oligonucleótido con segmentos que no son 100% homólogos. Aunque se ha estimado que existe un error del 5-10% intrínseco en la repetibilidad de los fenotipos en la técnica de los RAPDs (Weeden *et al.*, 1992), la repetibilidad y confiabilidad de los resultados puede obtenerse si se establecen de manera precisa cada una de las condiciones, tanto de la reacción de amplificación como de la electroforesis.

El problema casi inflanqueable de esta técnica para algunas aplicaciones es que la mayoría de los loci son dominantes, por lo tanto los RAPDs dan menos información genética por locus que los marcadores codominantes. Trabajando con organismos clonales o con poblaciones con un alto grado de autofecundidad la dominancia obviamente no presenta ningún problema (Carlson, 1991; Bucci y Menozzi, 1993; Bonnin *et al.*, 1996).

Comentarios finales y perspectivas

Modificaciones al procedimiento estándar de los RAPDs han sido propuestos. Por ejemplo, la utilización de dos oligonucleótidos en lugar de uno amplifica nuevas bandas distintas (no-homólogas) a las generadas en reacciones con un sólo oligonucleótido, lo cual indica que fueron amplificados en regiones distintas del genoma (Hu *et al.*, 1995a). Esta modificación junto con la síntesis de oligonucleótidos más largos (por ejemplo, de 24 bases "24mers") amplifica los fragmentos de RAPDs de manera más específica y confiable. Estos marcadores fueron denominados SCARs ("Sequence Characterized Amplified Regions") por Paran y Michelmore (1992). Otra alternativa es el uso de un par de oligonucleótidos que puedan amplificar sitios específicos de un alelo en un locus de interés en un fragmento de ADN. Este método fue denominado ASAPs ("Allele-Specific Associated Primers") (Gu *et al.*, 1995). Otros método alternativo es

el conocidos como STS ("Sequence-Tagged-Site") (ver Talbert *et al.*, 1994).

Nuevas técnicas basadas en el uso del PCR para DNA fingerprinting se han desarrollado. Uno de ellos es el llamado AFLPs (ver Simpson 1997 este número) los cuales han revelado niveles significativos de polimorfismo al nivel de ADN (Vos *et al.*, 1995). Los primeros estudios utilizando esta técnica han mostrado que los AFLPs son marcadores moleculares robustos y confiables (Beker *et al.*, 1995; Meksen *et al.*, 1995; Paul *et al.*, 1997).

El uso de los métodos de PCR incluyendo los RAPDs y sus modificaciones han sido muy importantes en el estudio de diversos problemas de biología evolutiva y sus aplicaciones en diferentes campos. Sin embargo, es notorio que la mayoría de los estudios se han hecho con plantas cultivadas por lo que en el futuro será necesario realizar más estudios en especies de ecosistemas naturales.

Literatura Citada

- Aagaard J.E., Vollmer S.S., Sorensen F.C. y Strauss S.H. 1995. Mitochondrial DNA products among RAPD profiles are frequent and strongly differentiated between races of Douglas-fir. *Molecular Ecology* 4:441-447.
- Abo-Elwafa A., Murai K. y Shimada T. 1995. Intra- and inter-specific variations in *Lens* revealed by RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 90:335-340.
- Adam-Blondon A.F., Sévignac M., Bannerot H. y Dron M. 1994. SCAR, RAPD and RFLP markers linked to a dominant gene (*Ave*) conferring resistance to anthracnose in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* 88:865-870.
- Adams R.P. 1994. Geographic variation and systematics of monospermous *Juniperus* (Cupressaceae) from the Chihuahua desert based on RAPDs and terpenes. *Biochemical Systematics and Ecology* 22:698-710.
- Adams R.P. y Demeke T. 1993. Systematic relationships in *Juniperus* based on random amplified polymorphic DNAs RAPDs. *Taxon* 42:553-571.
- Adams, R.P., Demeke T. y Abulfatih H.A. 1993. RAPD DNA fingerprints and terpenoids: clues to past migrations of *Juniperus* in Arabia and east Africa. *Theoretical and Applied Genetics* 87:22-26.
- Ahmad M. y McNeil D.L. 1996. Comparison of crossability, RAPD, SDS-PAGE and morphological markers for revealing genetic relationships within and among *Lens* species. *Theoretical and Applied Genetics* 93:788-793.
- Ahmad M., McNeil D.L., Fautrier A.G., Armstrong K.F. y Paterson A.M. 1996. Genetic relationships in *Lens* species and parentage determination of their interspecific hybrids using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 92:1091-1098.
- Akerman S., Tammisola J., Lapinjoki S.P., Soderlund H., Kauppinen V., Vihera-Aarnio A., Regina M. y Hagqvist

- R. 1995. RAPD markers in parentage confirmation of a valuable breeding progeny of European white birch. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1070-1076.
- Al-Janabi S.M., Honeycutt R.J. y Sobral B.W.S. 1994. Chromosome assortment in *Saccharum*. *Theoretical and Applied Genetics* 89:959-963.
- Amarger V. y Mercier L. 1995. Molecular analysis of RAPD DNA based markers: Their potential use for the detection of genetic variability in jojoba (*Simmondsia chinensis* L. Schneider). *Biochimie* 12:931-936.
- Amos B. y Hoelzel R. 1992. Applications of molecular genetic techniques to the conservation of small populations. *Biological Conservation* 61:133-144.
- Anastassopoulos E. y Keil M. 1996. Assessment of natural and induced genetic variation in *Alstroemeria* using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Euphytica* 90:235-244.
- Antonovics J. y Levin D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulations in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:411-452.
- Backeljau T., De Bruyn L., De Wolf H., Jordaens K., van Dongen S., Verhagen R. y Winnepeninckx B. 1995. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) and parsimony methods. *Cladistics* 11:119-130.
- Bai D., Brandle J. y Reeleder R. 1997. Genetic diversity in North American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) grown in Ontario detected by RAPD analysis. *Genome* 40:111-115.
- Bai D., Reeleder R. y Brandle J.E. 1995. Identification of two RAPD markers tightly linked with the *Nicotiana debneyi* gene for resistance to black root rot of tobacco. *Theoretical and Applied Genetics* 91:1184-1189.
- Baird E., Cooper-Bland S., Waugh R., de Maine M. and Powell W. 1992. Molecular characterization of inter- and intra-specific somatic hybrids of potato using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Molecular and General Genetics* 233:469-475.
- Barcaccia G., Tavoletti S., Pezzotti M., Falcinelli M. y Veronesi F. 1994. Fingerprinting of alfalfa meiotic mutants using RAPD markers. *Euphytica* 80:19-25.
- Barcaccia G., Tosti N., Falistocco E. y Veronesi F. 1995. Cytological, morphological and molecular analyses of controlled progenies from meiotic mutants of alfalfa producing unreduced gametes. *Theoretical and Applied Genetics* 91:1008-1015.
- Barua U.M., Chalmers K.J., Hackett C.A., Thomas W.T.B., Powel W. y Waugh R. 1993. Identification of RAPD markers linked to a *Rhynchosporium secalis* resistance locus in barley using near-isogenic lines and bulked segregant analysis. *Heredity* 71:177-184.
- Beaumont V.H., Mantet J., Rocheford T.R. y Widholm J.M. 1996. Comparison of RAPD and RFLP markers for mapping F_2 generations in maize (*Zea mays* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 93:606-612.
- Bennet H., Guries R.P., Boury S. y Smalley E.B. 1995. Identification of RAPD markers linked to a black leaf spot resistance gene in Chinese elm. *Theoretical and Applied Genetics* 90:1068-1073.
- Bhat K.V., Jarret R.L. y Rana R.S. 1995. DNA profiling of banana and plantain cultivars using random amplified polymorphic DNA (RAPD) and restriction fragment length polymorphism (RFLP) markers. *Electrophoresis* 16:1736-1745.
- Binelli G. y Bucci G. 1994. A genetic linkage map of *Picea abies* Karst., based on RAPD markers, as a tool in population genetics. *Theoretical and Applied Genetics* 88:283-288.
- Bogani P., Simoni A., Lio P., Scialpi A. y Buatti M. 1996. Genome flux in tomato cell clones cultured in vitro in different physiological equilibria. II. A RAPD analysis of variability. *Genome* 39:846-853.
- Bonnin I., Huguet T., Gherardi M., Prosperi J.M., y Olivieri I. 1996. High level of polymorphism and spatial structure in a selfing plant species, *Medicago truncatula* (Leguminosae), shown using RAPD markers. *American Journal of Botany* 83:843-855.
- Boury S., Lutz Y., Gavalda M.C., Guidet F. y Schelsser A. 1992. Genetic fingerprinting in cauliflower by the RAPD method and determination of the level of inbreeding in a set of F_1 seeds. *Agronomie* 12:669-681.
- Bowditch B.M., Albright D.G., Williams J.G.K. y Braun M.J. 1993. Use of randomly amplified polymorphic DNA markers in comparative genome studies. *Methods Enzymology* 224:294-309.
- Bradshaw Jr H.D., Villar M., Watson B.D., Otto K.G., Stewart S. y Stettler R.F. 1994. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. III. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS, and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 89:167-178.
- Brady J.L., Scott N.S., y Thomas M.R. 1996. DNA typing of hops (*Humulus lupulus*) through application of RAPD and microsatellite marker sequences converted to sequence tagged sites (STS). *Euphytica* 91:277-284.
- Brauner S., Crawford D.J. y Stuessy T.F. 1992. Ribosomal DNA and RAPD variation in the rare plant family Lactoridaceae. *American Journal of Botany* 79:1436-1439.
- Bucci G. y Menozzi P. 1993. Segregation analysis of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in *Picea abies* Karst. *Molecular Ecology* 2:227-232.
- Bucci G. y Menozzi P. 1995. Genetic variation of RAPD markers in a *Picea abies* Karst. population. *Heredity* 75:188-197.
- Bullita S. 1995. Development of RAPD markers of potential taxonomic use in the genus *Trifolium*. *Journal of Genetics and Breeding* 49:313-318.
- Byrne M., Murrell J.C., Allen B. y Moran G.F. 1995. An integrated linkage map for eucalypts using RFLP, RAPD and isozyme markers. *Theoretical and Applied Genetics* 91:869-875.
- Caetano-Anolles G., Bassam G.J. y Gresshof P.M. 1991. High resolution DNA amplification fingerprinting using very

- short arbitrary oligonucleotide primers. *Biotechnology* 9:553-556.
- Cai Q., Guy C.L. y Moore G.A. 1994. Extension of the linkage map in Citrus using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers and RFLP mapping of cold-acclimation-responsive loci. *Theoretical and Applied Genetics* 89:606-614.
- Camargo L.E.A., Savides L., Jung G., Nienhuis J. y Osborn T.C. 1997. Location of the self-incompatibility locus in an RFLP and RAPD map of *Brassica oleracea*. *Journal of Heredity* 88:57-60.
- Campos L.P., Raelson J.V. y Grant W.F. 1994. Genome relationships among *Lotus* species based on random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Theoretical and Applied Genetics* 88:417-422.
- Carlson J.E., Tulsieram L.K., Glaubitz J.C., Luk V.W.K., Kauffeldt C. y Rutledge R. 1991. Segregation of random amplified DNA markers in F_1 progeny of conifers. *Theoretical and Applied Genetics* 83:194-200.
- Castagna R., Gnocchi S., Perenzin M. y Heun M. 1997. Genetic variability of the wild diploid wheat *Triticum urartu* revealed by RFLP and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 94:424-430.
- Castiglione S., Wang G., Damiani G., Bandi C., Bisoffi S. y Sala F. 1993. RAPD fingerprints for identification and for taxonomic studies of elite poplar (*Populus* spp.) clones. *Theoretical and Applied Genetics* 87:54-59.
- Catalán P., Shi Y., Armstrong L., Draper J. y Stace C.A. 1995. Molecular phylogeny of the grass genus *Brachypodium* P. Beauv. based on RFLP and RAPD analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117:263-280.
- Chagué V., Mercier J.C., Guénard M., de Coursel A. y Vedel F. 1996. Identification and mapping on chromosome 9 of RAPD markers linked to *Sw-5* in tomato by bulked segregant analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 92:1045-1051.
- Chalmers K., Barua U.M., Hackett C.A., Thomas W.T.B., Waugh R. y Powell W. 1993. Identification of RAPD markers linked to genetic factors controlling the milling energy requirement of barley. *Theoretical and Applied Genetics* 87:314-320.
- Chalmers K., Newton A.C., Waugh R., Wilson J. y Powell W. 1994. Evaluation of the extent of genetic variation in mahoganies (Meliaceae) using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 89:504-508.
- Chalmers K., Waugh R., Sprent J.I., Simons A.J. y Powell W. 1992. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *Gliricidia maculata* using RAPD markers. *Heredity* 69:465-472.
- Chaparro J.X., Werner D.J., O'Malley D. y Sederoff R.R. 1994. Targeted mapping and linkage analysis of morphological isozyme, and RAPD markers in peach. *Theoretical and Applied Genetics* 87:805-815.
- Chittenden L.M., Schertz K.F., Lin Y.-R., Wing R.A. y Patterson A.H. 1994. A detailed RFLP map of *Sorghum bicolor* X *S. propinquum*, suitable for high-density mapping, suggests ancestral duplication of Sorghum chromosomes or chromosomal segments. *Theoretical and Applied Genetics* 87:925-933.
- Chong D.K.X., Yang R.-C. y Yeh F.C. 1994. Nucleotide divergence between populations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) estimated with RAPDs. *Current Genetics* 26:374-376.
- Chunwongse J., Bunn T.B., Crossman C., Jiang J. y Tanksley S.D. 1994. Chromosomal localization and molecular-marker tagging of the powdery mildew resistance gene (*Lv*) in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* 89:76-79.
- Cipriani G., di Bella R. y Testolin R. 1996. Screening RAPD primers for molecular taxonomy and cultivar fingerprinting in the genus *Actinidia*. *Euphytica* 90:169-174.
- Cisneros P.L. y Quiros C.F. 1995. Variation and phylogeny of the triploid cultivated potato *Solanum chaucha* Juz. et Buk. based on RAPD and isozyme markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 42:373-386.
- Connolly A.G., Godwin I.D., Cooper M. y DeLacy I.H. 1994. Interpretation of random amplified polymorphic DNA marker data for fingerprinting sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) genotypes. *Theoretical and Applied Genetics* 88:332-336.
- Corniquel B. y Mercier L. 1994. Date palm (*Phoenix dactylifera*) cultivar identification by RFLP and RAPD. *Plant Science* 101:163-172.
- Crawford D.J. y Lee N.S. 1992. Electrophoretic and RAPD divergence between disjunct species and populations of flowering plants in North America and Asia. *American Journal of Botany* 79:6-7.
- Crawford D.J., Brauner S., Cosner M.B. y Stuessy T.F. 1993. Use of RAPD markers to document the origin of the intergeneric hybrid *X Margyacaena skottsbergii*, Rosaceae on the Juan Fernández Islands. *American Journal of Botany* 80:89-92.
- Crawford D.J., Wiens D. y Haines D.W. 1991. The Lactoriaceae on the Juan Fernández Islands: enzyme electrophoresis, and new observations on number and sizes of populations. *American Journal of Botany* 78:176.
- Dawson I.K., Simons A.J., Waugh R. y Powell W. 1996. Detection and pattern of interspecific hybridization between *Gliricidia sepium* and *G. maculata* in Meso-America revealed by PCR-based assays. *Molecular Ecology* 5:89-98.
- Dax E., Livneh O., Edelbaum O., Kedár N., Gavish N., Karchi H., Milo J., Sela Y. y Rabinowitch H.D. 1993. A random amplified polymorphic DNA (RAPD) molecular marker for the *Tm-2-a* gene in tomato. *Euphytica* 74:159-163.
- de Filippis L., Hoffman E. y Hampp R. 1996. Identification of somatic hybrids of tobacco generated by electrofusion and culture of protoplasts using RAPD-PCR. *Plant Science* 121:39-46.
- de la Cruz M., Whitkus R., Gómez-Pompa A. y Mota-Bravo L. 1995. Origins of cacao cultivation. *Nature* 375:542-543.

- Delourme R., Bouchereau A., Hubert N., Renard M. y Landry B.S. 1994. Identification of RAPD markers linked to a fertility restorer gene for the Ogura radish cytoplasmic male sterility of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 88:741-748.
- Deng Z.N., Gentile A., Nicolosi E., Domina F., Vardi A. y Tribulato E. 1995. Identification *in vivo* and *in vitro* lemon mutants by RAPD markers. *Journal of Horticultural Science* 70:117-125.
- Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N., Neale D.B. y Moran G.F. 1996. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 92:673-679.
- Díaz-Lifante Z. y Aguinalgalde Y. 1996. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers for the study of taxonomical relationships among species of *Asphodelus* sect. *Verinea* (Asphodelaceae). *American Journal of Botany* 83:949-953.
- Dirlwanger E., Pascal T., Zuger C. y Kervella J. 1996. Analysis of molecular markers associated with powdery mildew resistance genes in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) X *Prunus davidiana* hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* 93:909-919.
- dos Santos J.B., Nienhuis J., Skroch P., Tivang J. y Slocum M.K. 1994. Comparison of RAPD and RFLP genetic markers in determining genetic similarity among *Brassica oleracea* L. genotypes. *Theoretical and Applied Genetics* 87:909-915.
- Dubouzet J.G., Murata N. y Shinoda, K. 1997. RAPD analysis of genetic relationships among *Alstroemeria* L. cultivars. *Scientia Horticulturae* 68:181-189.
- Dunemann F., Kahnau R. y Schmith H. 1994. Genetic relationships in *Malus* evaluated by RAPD 'fingerprinting' of cultivars and wild species. *Plant Breeding* 113:150-159.
- Durham R.E. y Korban S.S. 1994. Evidence of gene introgression in apple using RAPD markers. *Euphytica* 79:109-114.
- Dweikat I., Ohm H., Patterson F. y Cambron, S. 1997. Identification of RAPD markers for 11 Hessian fly resistance genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 94:419-423.
- Dweikat Y., Mackenzie S., Levy M. y Ohm H. 1993. Pedigree assessment using RAPD-DGGE in cereal crop species. *Theoretical and Applied Genetics* 85:497-505.
- Dweikat Y., Ohm H., Mackenzie S., Patterson F., Cambron S. y Ratcliffe R. 1994. Association of a DNA marker with Hessian fly resistance gene *H9* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 89:964-968.
- Eriksson O. y Bremer B. 1993. Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. *Journal of Ecology* 81:533-542.
- Erlich H.A. y Arheim N. 1992. Genetic analysis using polymerase chain reaction. *Annual Review of Genetics* 26:479-506.
- Excoffier L., Smouse P.E. y Quattro J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-491.
- Fauré S., Noyer J.L., Horry J.P., Bakry F., Lanaud C. y González de León D. 1993. A molecular marker-based linkage map of diploid bananas (*Musa acuminata*). *Theoretical and Applied Genetics* 87:517-526.
- Foisset N., Delourme R., Barret P. y Renard M. 1995. Molecular tagging of the dwarf BREIZH (*Bzh*) gene in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics* 91:756-761.
- Foisset N., Delourme R., Barret P., Hubert N., Landry B.S. y Renard M. 1996. Molecular-mapping analysis in *Brassica napus* using isozyme, RAPD and RFLP markers on a doubled-haploid progeny. *Theoretical and Applied Genetics* 93:1017-1025.
- Foolad M.R., Jones R.A. y Rodríguez R.L. 1993. RAPD markers or constructing intraspecific tomato genetic maps. *Plant Cell Reports* 12:293-297.
- Francis H.A., Leitch A.R. y Koebner R.M.D. 1995. Conversion of a RAPD-generated PCR product, containing a novel dispersed repetitive element, into a fast and robust assay for the presence of rye chromatin in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 90:636-642.
- Francisco-Ortega J., Newbury H.J. y Ford-Lloyd B.V. 1993. Numerical analyses of RAPD data highlight the origin of cultivated tagasaste (*Chamaecytisus proliferus* ssp. *palmerensis*) in the Canary Islands. *Theoretical and Applied Genetics* 87:264-270.
- Frello S., Hansen K.R., Jensen J. y Jorgensen R.B. 1995. Inheritance of rapeseed (*Brassica napus*)-specific RAPD markers and a transgene in the cross *B. juncea* X (*B. juncea* X *B. napus*). *Theoretical and Applied Genetics* 91:236-241.
- Freyre R., Warnke S., Sosinski B. y Douches D.S. 1994. Quantitative trait locus analysis of tuber dormancy in diploid potato (*Solanum* spp.). *Theoretical and Applied Genetics* 89:474-480.
- Friar E.A., Robichaux R.H. y Mount D.W. 1996. Molecular genetic variation following a population crash in the endangered Mauna Kea silversword, *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *sandwicense* (Asteraceae). *Molecular Ecology* 5:687-691.
- Fritsch P. y Rieseberg L.H. 1992. High outcrossing rates maintain male and hermaphrodite individuals in populations of the flowering plant *Datisca glomerata*. *Nature* 359:633-636.
- Fukuoka S., Hosaka K. y Kamijima O. 1992. Use of random amplified polymorphic DNAs (RAPDs) for identification of rice accessions. *Japanese Journal of Genetics* 67:243-252.
- Furman B.J., Grattapaglia D., Dvorak W.S. y O'Malley D.M. 1997. Analysis of genetic relationships of Central American and Mexican pines using RAPD markers that distinguish species. *Molecular Ecology* 6:321-331.
- Gallego F. J., Martínez I. 1996. Molecular typing of rose cultivars using RAPDs. *Journal of Horticultural Science* 71:901-908.
- Gambier R.M. y Mulcahy D.L. 1996. The association between pollen size and Renner complex in *Oenothera villaricae* and *O. picensis* ssp. *picensis* and their hybrids: evidence

- for preanthesis pollen competition. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:140-144.
- García G.M., Stalker H.T. y Kochert G. 1995. Introgression analysis of an interspecific hybrid population in peanuts (*Arachis hypogaea* L.) using RFLP and RAPD markers. *Genome* **38**:166-176.
- García G.M., Stalker H.T., Shroeder E. y Kochert, G. 1996. Identification of RAPD, SCAR, and RFLP markers tightly linked to nematode resistance genes introgressed from *Arachis cardenasii* into *Arachis hypogaea*. *Genome* **39**:836-845.
- Gardiner S.E., Bassett H.C.M., Madie C., Noiton D.A.M. 1996. Isozyme, randomly amplified polymorphic DNA (RAPD), and restriction fragment-length polymorphism (RFLP) markers used to deduce a putative parent for the 'Braeburn' apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:996-1001.
- Gavidia I., Agudo L.D. y Pérez-Bermúdez P. 1996. Selection and long-term cultures of high-yielding Digitails obscura plants: RAPD makers for analysis or genetic stability. *Plant Science* **121**:197-205.
- Gidoni D., Rom M., Kunik T., Zur M., Izsak E., Izhar S. y Firon N. 1994. Strawberry-cultivar identification using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Plant Breeding* **113**:339-342.
- Giese H., Holm-Jensen A.G., Mathiassen H., Kjaer B., Rasmussen S.K., Bay H. y Jensen J. 1994. Distribution of RAPD markers on a linkage map of barley. *Hereditas* **120**:267-273.
- Gjuric R. y Smith S.R.Jr. 1996. Identification of cross-pollinated and self-pollinated progeny in alfalfa through RAPD nulliplex loci analysis. *Crop Science* **36**:389-393.
- Gogorcena Y. y Parfitt D.E. 1994. Evaluation of RAPD marker consistency for detection of polymorphism in apricot. *Scientia Horticulturae* **59**:163-167.
- Golembiewski R.C., Danneberger T.K. y Sweeney P.M. 1997. Potential of RAPD markers for use in the identification of creeping bentgrass cultivars. *Crop Science* **37**:212-214.
- Gourmet C. y Rayburn A.L. 1996. Identification of RAPD markers associated with the presence of B chromosomes in maize. *Heredity* **77**:240-244.
- Graham J. y McNicol R.J. 1995. An examination of the ability of RAPD markers to determine the relationships within and between *Rubus* species. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:1128-1132.
- Graham J. McNicol R.J. y McNicol J.W. 1996. A comparison of methods for the estimation of genetic diversity in strawberry cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:402-406.
- Grandillo S. y Tanksley S.D. 1996. Genetic analysis of RFLPs, GATA microsatellites and RAPDs in a cross between *L. esculentum* and *L. pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:957-965.
- Grattapaglia D., Bertolucci F.L. y Sederoff R.R. 1995. Genetic mapping of QTLs controlling vegetative propagation in *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross strategy and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:933-947.
- Grattapaglia D., Bertolucci F.L.G., Penchel R. y Sederoff R.R. 1996a. Genetic mapping of quantitative trait loci controlling growth and wood quality traits in *Eucalyptus grandis* using a maternal half-sib family and RAPD markers. *Genetics* **144**:1205-1214.
- Grattapaglia D., Silva C.C.E. y Nassar N.M.A. 1996b. Strict maternal inheritance of RAPD fingerprints confirms apomixis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Canadian Journal of Plant Science* **76**:379-382.
- Gu W.K., Weeden N.F. y Wallace D.H. 1995. Large-scale, cost effective screening of PCR products in market-assisted selection applications. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:465-470.
- Gunter L.E., Tuskan G.A. y Wulschlegler S.D. 1996. Diversity among populations of switchgrass based on RAPD markers. *Crop Science* **36**:1017-1022.
- Gustafsson L. y Gustafsson P. 1994. Low genetic variation in Swedish populations of the rare species *Vicia pisiformis* (Fabaceae) revealed with RFLP (rDNA) and RAPD. *Plant Systematics and Evolution* **189**:133-148.
- Gustine D.L., Sherwood R.T., Gounaris Y. y Huff D. 1996. Isozyme, protein, and RAPD markers within a half-sib family of buffelgrass segregating for apospory. *Crop Science* **36**:723-727.
- Haley S.D., Afanador L. y Kelly J.D. 1994a. Selection for monogenic pest resistance traits with coupling- and repulsion-phase RAPD markers. *Crop Science* **34**:1061-1066.
- Haley S.D., Afanador L., Miklas P.N., Stavely J.R. y Kelly J.D. 1994b. Heterogeneous inbred populations are useful as sources of near-isogenic lines for RAPD marker localization. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:337-342.
- Haley S.D., Miklas P.N., Afanador L. y Kelly J.D. 1994c. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) marker variability between and within gene pools of common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **119**:122-125.
- Haley S.D., Miklas P.N., Stavely J.R., Byrum J. y Kelly J.D. 1993. Identification of RAPD markers linked to a major rust resistance gene block in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* **86**:505-512.
- Halldén C., Hansen M., Nilsson N.-O. y Hjerdin A. 1996. Competition as source of errors in RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:1185-1192.
- Halldén C., Nilsson N.-O., Rading L.M. y Säll T. 1994. Evaluation of RFLP and RAPD markers in a comparison of *Brassica napus* breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:123-128.
- Hamada K. y Hagimori M. 1996. RAPD-based method for cultivar-identification of calla lily (*Zantedeschia* spp.). *Scientia Horticulturae* **65**:215-218.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1990. Allozyme diversity in plant species. En: Brown A.D.H., Clegg M.T., Kahler A.L. y Weir

- B.S. (Edrs.). *Plant population genetics, breeding, and germoplasm resources*. Sinauer, Sunderland, MA, 43-63.
- Harada K., Kinoshita A., Shukor N.A.A., Tachida H. y Yamazaki T. 1994. Genetic variation estimated in three *Shorea* species by the RAPD analysis. *Japanese Journal of Genetics* **69**:713-718.
- Harada T., Matsukawa K., Sato T., Ishikawa R., Niizeki M. y Saito K. 1993. DNA-RAPDs detect genetic variation and paternity in *Malus*. *Euphytica* **65**:87-91.
- Harris S.A. 1995. Systematics and randomly amplified polymorphic DNA in the genus *Leucaena* (Leguminosae, Mimosoideae). *Plant Systematics and Evolution* **197**:195-208.
- Hashizume T., Shimamoto I., Harushima Y., Yui M., Sato T., Imai T. y Hirai M. 1996. Construction of a linkage map for watermelon (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. and Nakai) using random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Euphytica* **90**:265-273.
- Heinze B. y Schmidt J. 1995. Monitoring genetic fidelity vs. somaclonal variation in Norway spruce (*Picea abies*) somatic embryogenesis by RAPD analysis. *Euphytica* **85**:341-345.
- Helms T., Orf J., Vallad G. y McClean P. 1997. Genetic variance, coefficient of parentage, and genetic distance of six soybean populations. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:20-26.
- Heun M. y Helentjaris T. 1993. Inheritance of RAPDs in F_1 hybrids of corn. *Theoretical and Applied Genetics* **85**:961-968.
- Heun M., Murphy J.P. y Phillips T.D. 1994. A comparison of RAPD and isozyme analyses for determining the genetic relationships among *Avena sterilis* L. accessions. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:689-696.
- Hilu K.W. 1994. Evidence from RAPD markers in the evolution of *Echinochloa millets* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution* **189**:247-257.
- Hilu K.W. y Stalker H.T. 1995. Genetic relationships between peanut and wild species of *Arachis* sect. *Arachis* (Fabaceae): evidence from RAPDs. *Plant Systematics and Evolution* **198**:167-178.
- Hoey B.K., Crowe K.R., Jones V.M. y Polans N.O. 1996. A phylogenetic analysis of *Pisum* based on morphological characters, and allozyme and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:92-100.
- Hombergen E.J. y Bachmann K. 1995. RAPD mapping of three QTLs determining trichome formation in *Microseris* hybrid H27 (Asteraceae: Lactuceae). *Theoretical and Applied Genetics* **90**:853-858.
- Hormaza J.I., Dollo L. y Polito V.S. 1994a. Determination of relatedness and geographical movements of *Pistacia vera* (Pistachio, Anacardiaceae) germoplasm by RAPD analysis. *Economic Botany* **48**:349-358.
- Hormaza J.I., Dollo L. y Polito V.S. 1994b. Identification of a RAPD marker linked to sex determination in *Pistacia vera* using bulked segregant analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:9-13.
- Hosaka K., Mori M. y Ogawa K. 1994. Genetic relationships of Japanese potato cultivars assessed by RAPD analysis. *American Potato Journal* **71**:535-546.
- Hu J., Quiros C., Arus P., Struss D. y Robbelen G. 1995. Mapping of a gene determining linoleic acid concentration in rapeseed with DNA-based markers. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:258-262.
- Huckett B.I. y Botha F.C. 1995. Stability and potential use of RAPD markers in a sugarcane genealogy. *Euphytica* **86**:117-125.
- Huff D.R. 1997. RAPD characterization of heterogeneous perennial ryegrass cultivars. *Crop Science* **37**:557-564.
- Huff D.R. y Bara J.M. 1993. Determining genetic origins of aberrant progeny from facultative apomictic Kentucky bluegrass using a combination of flow cytometry and silver-stained RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:201-208.
- Huff D.R., Peakal R. y Smouse P.E. 1993. RAPD variation within and among natural populations of outcrossing buffalograss (*Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.). *Theoretical and Applied Genetics* **86**:927-934.
- Hutchings M.J. 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial plants, with special reference to the 3/2 power law. *Journal of Ecology* **67**:21-33.
- Inai S., Ishikawa K., Nunomura O. y Ikehashi H. 1993. Genetic analysis of stunted growth by nuclear-cytoplasmic interaction in interspecific hybrids of *Capsicum* by using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:416-422.
- Iqbal M.J. y Rayburn A.L. 1994. Stability of RAPD markers for determining cultivar specific DNA profiles in rye (*Secale cereale* L.). *Euphytica* **75**:215-220.
- Iqbal M.J. y Rayburn A.L. 1995. Identification of the 1 RS rye chromosomal segment in wheat by RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:1048-1053.
- Iqbal M.J., Aziz N., Saeed N.A., Zafar Y. y Malik K.A. 1997. Genetic diversity evaluation of some elite cotton varieties by RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:139-144.
- Iqbal M.J., Paden D.W. y Rayburn A.L. 1995. Assessment of genetic relationships among *Rhododendron* species, varieties and hybrids by RAPD analysis. *Scientia Horticulturae* **63**:215-223.
- Isabel N., Tremblay L., Michaud M. Tremblay F.M. y Bousquet J. 1993. RAPDs as an aid to evaluate the genetic integrity of somatic embryogenesis-derived populations of *Picea mariana* Mill. B.S.P. *Theoretical and Applied Genetics* **86**:81-87.
- Jain A., Bhatia S., Banga S.S., Prakash S. y Lakshmikumaran M. 1994. Potential use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) technique to study the genetic diversity in Indian mustard (*Brassica juncea*) and its relationship to heterosis. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:116-122.
- Jermstad K.D., Reem A.M., Henifin J.R., Wheeler N.C. y Neale D.B. 1994. Inheritance of restriction fragment

- length polymorphisms and random amplified polymorphic DNAs in coastal Douglas-fir. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:758-766.
- Jiang C., Lewis M.E. y Sink K.C. 1997. Combined RAPD and RFLP molecular linkage map of asparagus. *Genome* **40**:69-76.
- Jianhua Z., McDonald M.B., Sweeney P.M. 1996a. Random amplified polymorphic DNA (RAPDs) from seeds of differing soybean and maize genotypes. *Seed Science and Technology* **24**:513-522.
- Jianhua Z., McDonald M.B., Sweeney P.M. 1996b. Soybean cultivar identification using RAPD. *Seed Science and Technology* **24**:589-592.
- Johns M.A., Skroch P.W., Nienhuis J., Hinrichsen P., Bascur G. y Munoz-Schnick C. 1997. Gene pool classification of common bean landraces from Chile based on RAPD and morphological data. *Crop Science* **37**:605-613.
- Johnson E., Miklas P.N., Stavely J.R. y Martínez-Cruzado J.C. 1995. Coupling- and repulsion-phase RAPDs for marker-assisted selection of PI 181996 rust resistance in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:659-664.
- Joshi C.P. y Nguyen H.T. 1993. RAPD (random amplified polymorphic DNA) analysis based intervarietal genetic relationships among hexaploid wheats. *Plant Science* **93**:95-103.
- Kaendler C., Fladung M. y Uhrig H. 1996. Production and identification of somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *S. papita* by using the *rolC* gene as a morphological selectable marker. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:455-462.
- Kaga A., Hosaka K., Kimmura T., Misso S. y Kamijima O. 1993. Application of random amplified polymorphic DNA RAPD analysis for azuki bean and its related genera. *Science Reports of Faculty of Agriculture Kobe University* **20**:171-176.
- Kaga A., Ohnishi M., Ishii T. y Kamijima O. 1996. A genetic linkage map of azuki bean constructed with molecular and morphological markers using an interspecific population (*Vigna angularis* X *V. nakashimae*). *Theoretical and Applied Genetics* **93**:658-663.
- Kaga A., Tomooka N., Egawa Y., Hosaka K. y Kamijima, O. 1996. Species relationships in the subgenus *Ceratotropis* (genus *Vigna*) as revealed by RAPD analysis. *Euphytica* **88**:17-24.
- Karihaloo J.L., Brauner S. y Gottlieb L.D. 1995. Random amplified polymorphic DNA variation in the eggplant, *Solanum melongena* L. (Solanaceae). *Theoretical and Applied Genetics* **90**:767-770.
- Karron J.D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evolutionary Ecology* **1**:47-58.
- Karron J.D. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. En: Falk D.A. y Holsinger K.E. (Eds.). *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York, 87-98.
- Kawchuk L.M., Lynch D.R., Hachey J., Bains P.S. y Kulcsar F. 1994. Identification of a codominant amplified polymorphic DNA marker linked to the verticillium wilt resistance gene in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:661-664.
- Kaya Z. y Neale D.B. 1995. Utility of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers for linkage mapping in Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.). *Silvae Genetica* **44**:110-116.
- Kearsey M.J., Ramsay L.D., Jennings D.E., Lydiate D.J., Bohuon E.J.R. y Marshall D.F. 1996. Higher recombination frequencies in female compared to male meiosis in *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:363-367.
- Keil M. y Griffin A.R. 1994. Use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in the discrimination and verification of genotypes in Eucalyptus. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:442-450.
- Kennard W.C., Poetter K., Dijkhuizen A., Meglic V., Staub J.E. y Havey M.J. 1994. Linkages among RFLP, RAPD, isozyme, disease-resistance, and morphological markers in narrow and wide crosses of cucumber. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:42-48.
- Khadari B., Lashermes P. y Kjellberg F. 1995. RAPD fingerprints for identification and genetic characterization of fig (*Ficus carica* L.) genotypes. *Journal of Genetics and Breeding* **49**:77-85.
- Khasa P.D. y Dancik B.P. 1996. Rapid identification of white-Engelmann spruce species by RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:46-52.
- King I.P., Purdie K.A., Rezanoor H.N., Koebner R.M.D., Miller T.E., Reader S.M. y Nicholson P. 1993. Characterization of *Thinopyrum bessarabicum* chromosome segments in wheat using random amplified polymorphic DNAs (RAPDs) and genomic in situ hybridization. *Theoretical and Applied Genetics* **86**:895-900.
- Klein-Lankhorst R.M., Vermunt A., Weide R., Liharska T. y Zabel P. 1991. Isolation of Molecular markers for tomato (*L. esculentum*) using random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Theoretical and Applied Genetics* **83**:108-114.
- Ko H.L., Henry R.J., Beal P.R., Moisaner J.A. y Fisher K.A. 1996. Distinction of *Ozothamnus diosmifolius* (Vent.) DC genotypes using RAPD. *Hortscience* **31**:858-861.
- Koebner R.M.D. y Martin P.K. 1994. RAPDs as molecular markers for detection of the presence of rye chromosomes in wheat. *Journal of Genetics and Breeding* **48**:85-88.
- Koller B., Lehmann A., McDermott J.M. y Gessler C. 1993. Identification of apple cultivars using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **85**:901-904.
- Kongkiatngam P., Waterway M.J., Coulman B.E. y Fortin M.G. 1996. Genetic variation among cultivars of red clover (*Trifolium pratense* L.) detected by RAPD markers amplified from bulk genomic DNA. *Euphytica* **89**:355-361.

- Kongkiatngam P., Waterway M.J., Fortin M.G. y Coulman B.E. 1995. Genetic variation within and between two cultivars of red clover (*Trifolium pratense* L.): Comparisons of morphological, isozyme, and RAPD markers. *Euphytica* 84:237-246.
- Kubisiak T.L., Nelson C.D., Nance W.L. y Stine M. 1995. RAPD linkage mapping in a longleaf pine X slash pine F_1 family. *Theoretical and Applied Genetics* 90:1119-1127.
- Kump B. y Javornik B. 1996. Evaluation of genetic variability among common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) populations by RAPD markers. *Plant Science* 114:149-158.
- Kutcher H.R., Bailey K.L., Rosnagel B.G. y Legge W.G. 1996. Identification of RAPD markers for common root rot and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) resistance in barley. *Genome* 39:206-215.
- Lanaud C., Risterucci A.M., N'Goran A.K.J., Clement D., Flament M.H., Laurent V. y Falque M. 1995. A genetic linkage map of *Theobroma cacao* L. *Theoretical and Applied Genetics* 91:987-993.
- Lande R. y Barrowclough G.F. 1987. Effective population size, genetic variation and their use in population management. En: Soulé M.E. (Ed.) *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 87-123.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Landry B.S., Li R.Q., Cheung W.Y. y Granger R.L. 1994. Phylogeny analysis of 25 apple rootstocks using RAPD markers and tactical gene tagging. *Theoretical and Applied Genetics* 89:847-852.
- Lanham P.G., Brennan R.M., Hackett C. y McNicol R.J. 1995. RAPD fingerprinting of blackcurrant (*Ribes nigrum* L.) cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 90:66-172.
- Lashermes P., Trouslot P., Anthony F., Combes M.C. y Charrier, A. 1996. Genetic diversity for RAPD markers between cultivated and wild accessions of *Coffea arabica*. *Euphytica* 87:59-64.
- Lawson W.R., Goulter K.C., Henry R.J., Kong G.A. y Kochman J.K. 1996. RAPD markers for a sunflower rust resistance gene. *Australian Journal of Agricultural Research* 47:395-401.
- Lee S.J., Shin J.S., Park K.W. y Hong Y.P. 1996. Detection of genetic diversity using RAPD-PCR and sugar analysis in watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.] germoplasm. *Theoretical and Applied Genetics* 92:719-725.
- Lehner A., Campbell M.A., Wheeler N.C., Pöykkö T., Glössl J., Kreike J. y Neale D.B. 1995. Identification of a RAPD marker linked to the pendula gene in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. f. *pendula*). *Theoretical and Applied Genetics* 91:1092-1094.
- Levi A. y Rowland L.J. 1997. Identifying blueberry cultivars and evaluating their genetic relationships using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) and simple sequence repeat- (SSR) anchored primers. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 122:74-78.
- Lewis P.O. y Snow A.A. 1992. Deterministic paternity exclusion using RAPD markers. *Molecular Ecology* 1:155-160.
- Li S., Zhang Z., Wang B., Zhong Z. y Yao J. 1995. Tagging the *Pm4a* gene in NILs by RAPD analysis. *Acta Genetica Sinica* 22:103-108.
- Lin B.-Y. y Chou H.-P. 1997. Physical mapping of four RAPDs in the B chromosome of maize. *Theoretical and Applied Genetics* 94:534-538.
- Lin D., Hubbes M. Y Zsuffa L. 1994. Differentiation of polar and willow clones using RAPD fingerprints. *Tree Physiology* 14:1097-1105.
- Lin J.-Z. y Ritland K. 1996. Construction of a genetic linkage map in the wild plant *Mimulus* using RAPD and isozyme markers. *Genome* 39:63-70.
- Ling J.-T., Sauve R. y Gawel, N. 1997. Identification of Poinsettia cultivars using RAPD markers. *Hortscience* 32:122-124.
- Link W., Dixkens C., Singh M., Schwall M. y Melchinger A.E. 1995. Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germ plasm revealed by RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 90:27-32.
- Liu C.J. 1996. Genetic diversity and relationships among Lablab purpureus genotypes evaluated using RAPD as markers. *Euphytica* 90:115-119.
- Liu Z. y Fournier G.R. 1993. Comparison of allozyme, RFLP, and RAPD markers for revealing genetic variation within and between trembling aspen and bigtooth aspen. *Theoretical and Applied Genetics* 87:97-105.
- Loarce Y., Gallego R. y Ferrer, E. 1996. A comparative analysis of the genetic relationships between rye cultivars using RFLP and RAPD markers. *Euphytica* 88:107-115.
- Lorenz M., Weihe A. y Böerner T. 1994. DNA fragments of organellar origin in random amplified polymorphic DNA (RAPD) patterns of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 88:775-779.
- Lorenz M., Weihe A. y Börner T. 1997. Cloning and sequencing of RAPD fragments amplified from mitochondrial DNA of male-sterile and male-fertile cytoplasm of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 94:273-278.
- Lu J., Knox M.R., Ambrose M.J., Brown J.K.M. y Ellis T.H.N. 1996. Comparative analysis of genetic diversity in pea assessed by RFLP- and PCR-based methods. *Theoretical and Applied Genetics* 93:1103-1111.
- Lu M.-Z., Szmidt A.E. y Wang X.-R. 1995. Inheritance of RAPD fragments in haploid and diploid tissues of *Pinus sylvestris* (L.). *Heredity* 74:582-589.
- Lu Z.-X., Reighard G.L., Baird W.V., Abbott A.G. y Rajapakse S. 1996. Identification of peach rootstock cultivars by RAPD markers. *Hortscience* 31:127-129.
- Lubbers E.L., Arthur L., Hanna W.W. y Ozias-Akins P. 1994. Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species. *Theoretical and Applied Genetics* 89:636-642.

- Luque T., Ruiz C., Avalos J., Calderón I.L. y Figueroa M.E. 1995. Detection and analysis of genetic variation in Salicornieae (Chenopodiaceae) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Taxon* **44**:53-63.
- Lynch M. y Milligan B.G. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* **3**:91-99.
- M'Ribu H.K. y Hilu K.W. 1994. Detection of interspecific and intraspecific variation in *Panicum* millets through random amplified polymorphic DNA. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:412-416.
- Maaß H.I. y Klaas M. 1995. Intraspecific differentiation of garlic (*Allium sativum* L.) by isozyme and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:89-97.
- Machado M.A., Coletta H.D., Targon M.L.P.N. y Pompeu J. Jr. 1996. Genetic relationship of Mediterranean mandarins (*Citrus deliciosa* Tenore) using RAPD markers. *Euphytica* **92**:321-326.
- Macmill D.J. 1995. Classifying japonica rice cultivars with RAPD markers. *Crop Science* **35**:889-894.
- Mahé A., Bannerot H. y Grisvard J. 1995. Construction of near-isogenic lines to investigate the efficiency of different resistance genes to anthracnose. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:859-864.
- Mailer R.J., Scarth R. y Fristensky B. 1994. Discrimination among cultivars of rapeseed (*Brassica napus* L.) using DNA polymorphisms amplified from arbitrary primers. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:697-704.
- Maisonneuve B., Bellec Y., Anderson P. y Michelmore R.W. 1994. Rapid mapping of two genes for resistance to downy mildew from *Lactuca serriola* to existing clusters of resistance genes. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:96-104.
- Marillia E.F. y Scoles G.J. 1996. The use of RAPD markers in *Hordeum* phylogeny. *Genome* **39**:646-654.
- Marmey P., Beeching J.R., Hamon S. y Charrier A. 1993. Evaluation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) germoplasm collections using RAPD markers. *Euphytica* **74**:203-209.
- Marshall P., Marchand M.-C., Lisieczko Z. y Landry B.S. 1994. A simple method to estimate the percentage of hybridity in canola (*Brassica napus*) F₁ hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:853-858.
- Marsolais J.V., Pringle J.S. y White B.N. 1993. Assessment of random amplified polymorphic DNA RAPD as genetic markers for determining the origin of interspecific Liliac hybrids. *Taxon* **42**:531-537.
- Martín C. y Pérez C. 1994. The use of RAPD to determine the genetic variability of micropropagated plants from endangered species. Application to the Spanish endemism, *Limonium estevei*. *Phyton* **56**:65-72.
- Martín C., Juliano A., Newbury H.J., Lu B.-R., Jackson M.T. y Ford-Lloyd B.V. 1997. The use of RAPD markers to facilitate the identification of *Oryza* species within a germplasm collection. *Genetic Resources and Crop Evolution* **44**:175-183.
- Masuelli R.W., Tanimoto E.Y., Brown C.R. y Comai L. 1995. Irregular meiosis in a somatic hybrid between *S. bulbocastanum* and *S. tuberosum* detected by species-specific PCR markers and cytological analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:401-408.
- Maughan P.J., Saghai Marroff M.A. y Buss G.R. 1996. Molecular-marker analysis of seed-weight: genomic locations, gene action, and evidence for orthologous evolution among three legume species. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:574-579.
- Menkir A., Goldsbrough P. y Ejeta G. 1997. RAPD based assessment of genetic diversity in cultivated races of sorghum. *Crop Science* **37**:564-569.
- Mercado L.A., Souza E. y Kephart D. 1996. Origin and diversity of North American hard spring wheats. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:593-599.
- Michelmore R.W., Paran I. y Kesseli V. 1991. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **88**:9828-9832.
- Mikkelsen T.R., Jensen J. y Jorgensen R.B. 1996. Inheritance of oilseed rape (*Brassica napus*) RAPD markers in a backcross progeny with *Brassica campestris*. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:492-497.
- Miklas P.N., Afanador L. y Kelly J.D. 1996. Recombination-facilitated RAPD marker-assisted selection for disease resistance in common bean. *Crop Science* **36**:86-90.
- Millan T., Osuna F., Cobos S., Torres A.M. y Cubero J.I. 1996. Using RAPDs to study phylogenetic relationships in *Rosa*. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:273-277.
- Miller A.C.E., Brookers C.P., Loxdale H.D. y Cussans G.W. 1996. Using RAPD markers to identify genets of an arable grass weed, *Arrhenatherum elatius* spp. bulbosum. *Annals of Applied Biology* **129**:71-82.
- Mohan M., Nair S., Bentur J.S., Rao U.P. y Bennett J. 1994. RFLP and RAPD mapping of the rice *Gm2* gene that confers resistance to biotype 1 of gall midge (*Orseolia oryzae*). *Theoretical and Applied Genetics* **87**:782-788.
- Moreno S., Gogorcena Y. y Ortiz J.M. 1995. The use of RAPD markers for identification of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Scientia Horticulturae* **62**:237-243.
- Mori M., Hosaka K., Umemura Y. y Kaneda C. 1993. Rapid identification of Japanese potato cultivars by RAPDs. *Japanese Journal of Genetics* **68**:167-174.
- Mosseler A., Egger K.N. y Hughes G.A. 1992. Low levels of genetic diversity in red pine confirmed by random amplified polymorphic DNA markers. *Canadian Journal of Forest Research* **22**:1332-1337.
- Mouzeyar S., Roeckel-Drevet P., Gentzbittel L., Philippon J., Tourvieille De Labrouhe D., Vear F. y Nicolas P. 1995. RFLP and RAPD mapping of the sunflower P/1 locus for resistance to *Plasmopara halstedii* Race 1. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:733-737.

- Mudge J., Andersen W.R., Kehrer R.L. y Fairbanks D.J. 1996. A RAPD genetic map of *Saccharum officinarum*. *Crop Science* **36**:1362-1366.
- Mukai Y., Suyama Y., Tsumura Y., Kawahara T., Yoshimaru H., Kondo T., Tomaru N., Kuramoto N. y Murai M. 1995. A linkage map for sugi (*Cryptomeria japonica*) based on RFLP, RAPD, and isozyme loci. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:835-840.
- Mukhopadhyay A., Arumugam N., Pradhan A.K., Murthy H.N., Yadav B.S., Sodhi Y.S. y Pental D. 1994. Somatic hybrids with substitution type genomic configuration TCBB for the transfer of nuclear and organelle genes from *Brassica tournefortii* TT to allotetraploid oilseed crop *B. carinata* BBCC. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:19-25.
- Mulcahy D.L., Weeden N.F., Kesseli R. y Carrolls B. 1992. DNA probes for the Y-chromosome of *Silene latifolia*, a dioecious angiosperm. *Sex Plant Reproduction* **5**:86-88.
- Multani D.S. y Lyon B.R. 1995. Genetic fingerprinting of Australian cotton cultivars with RAPD markers. *Genome* **38**:1005-1008.
- N'Goran J.A.K., Laurnet V., Risteerucci A.M. y Lanaud C. 1994. Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. *Heredity* **73**:589-597.
- Nair S., Bentur J.S., Prasada Rao U. y Mohan M. 1995. DNA markers tightly linked to a gall midge resistance gene (*Gm2*) are potentially useful for marker-aided selection in rice breeding. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:68-73.
- Nair S., Kumar A., Srivastata M.N. y Mohan M. 1996. PCR-based DNA markers linked to a gall midge resistance gene, *Gm4t*, has potential for marker-aided selection in rice. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:660-665.
- Nelson C.D., Nance W.L. y Doudrick R.L. 1993. A partial genetic linkage map of slash pine (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*) based on random amplified polymorphic DNAs. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:145-151.
- Nesbitt K.A., Potts B.M., Vaillancourt R.E., West A.K. y Reid J.B. 1995. Partitioning and distribution of RAPD variation in a forest tree species, *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae). *Heredity* **74**:628-637.
- Neuffer B. 1996. RAPD analyses in colonial and ancestral populations of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med. (Brassicaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* **24**:393-403.
- Nienhuis J., Tivang J., Skroch P. y dos-Santos J.B. 1995. Genetic relationships among cultivars and landraces of lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) as measured by RAPD markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **120**:300-306.
- Novy R.G. y Vorsa N. 1995. Identification of intracultivar genetic heterogeneity in cranberry using silver-stained RAPDs. *Hortiscience* **30**:600-604.
- Novy R.G. y Vorsa N. 1996. Evidence for RAPD heteroduplex formation in cranberry: implications for pedigree and genetic-relatedness studies and a source of co-dominant RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:840-849.
- Novy R.G., Kobak C., Goffreda J. y Vorsa N. 1994. RAPDs identify varietal misclassification and regional divergence in cranberry (*Vaccinium macrocarpon* (Ait.) Pursh). *Theoretical and Applied Genetics* **88**:1004-1010.
- Novy R.G., Vorsa N. y Patten K. 1996. Identifying genotypic heterogeneity in 'McFarlin' cranberry: A randomly-amplified polymorphic DNA (RAPD) and phenotypic analysis. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:210-215.
- Ohmori T., Murata M. y Motoyoshi F. 1995. Identification of RAPD markers linked to the *Tm-2* locus in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:307-311.
- Ohmori T., Murata M. y Motoyoshi F. 1996. Molecular characterization of RAPD and SCAR markers linked to the *Tm-1* locus in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:151-156.
- Ordon F., Schiemann A. y Friedt W. 1997. Assessment of the genetic relatedness of barley accessions (*Hordeum vulgare* s.l.) resistant to soil-borne mosaic-inducing viruses (BaMMV, BaYMV, BaYMV-2) using RAPDs. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:325-330.
- Orozco-Castillo C., Chalmers K.J., Waugh R. y Powell W. 1994. Detection of genetic diversity and selective gene introgression in coffee using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:934-940.
- Ortiz A., Renaud R., Calzada Y. y Ritter E. 1997. Analysis of plum cultivars with RAPD markers. *Journal of Horticultural Science* **72**:1-9.
- Oxelman B. 1996. RAPD patterns, nrDNA ITS sequences and morphological patterns in *Silene* section *Sedoideae* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution* **201**:93-116.
- Oyama K. 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. *Environment Update* **1**:17-32.
- Pammi S., Schertz K., Xu G., Hart G. y Mullet J.E. 1994. Random-amplified-polymorphic DNA markers in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:80-88.
- Paran I., Gidoni D. y Jacobsohn R. 1997. Variation between and within broomrape (*Orobanchae*) species revealed by RAPD markers. *Heredity* **78**:68-74.
- Parent J.G., Fortin M.G. y Pagé D. 1993. Identification de cultivars de framboisier par l'analyse d'ADN polymorphe amplifié au hasard (RAPD). *Canadian Journal of Plant Science* **73**:1115-1122.
- Parent J.G. y Pagé D. 1995. Authentification des 13 cultivars de fraiser du programme de certification du Québec par l'analyse d'ADN polymorphe amplifié au hasard (RAPD). *Canadian Journal of Plant Science* **75**:221-224.
- Peakall R., Smouse P.E. y Huff D.R. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloe dactyloides*. *Molecular Ecology* **4**:135-147.
- Peltier D., Farcy E., Dulieu H. y Bervillé A. 1994. Origin, distribution and mapping of RAPD markers from wild

- Petunia* species in *Petunia hybrida* Hort lines. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:637-645.
- Penner G.A., Clarke J., Bezte L.J. y Leisle D. 1995. Identification of RAPD markers linked to a gene governing cadmium uptake in durum wheat. *Genome* **38**:543-547.
- Perron M., Gordon A.G. y Bousquet J. 1995. Species-specific RAPD fingerprints for the closely related *Picea mariana* and *P. rubens*. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:142-149.
- Philbrick C.T. 1993. Underwater cross-pollination in *Callitriche hermaphrodita* (Callitrichaceae): evidence from random amplified polymorphic DNA markers. *American Journal of Botany* **80**:391-394.
- Phippen W.B., Kresovich S., Candelas F.G. y McFerson J.R. 1997. Molecular characterization can quantify and partition variation among gene bank holdings: a case study with phenotypically similar accessions of *Brassica oleracea* var. *capitata* L. (cabbage) 'Golden Acre'. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:227-234.
- Pillay M. y Kenny S.T. 1996. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in hop, *Humulus lupulus*: level of genetic variability and segregation in F_1 progeny. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:334-339.
- Plomion C., Bahrman N., Durel C.-E. y O'Malley D.M. 1995a. Genomic mapping in *Pinus pinaster* (maritime pine) using RAPD and protein markers. *Heredity* **74**:661-668.
- Plomion C., O'Malley D.M., y Durel C.E. 1995b. Genomic analysis in maritime pine (*Pinus pinaster*). Comparison of two RAPD maps using selfed and open-pollinated seeds of the same individual. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:1028-1034.
- Plomion C., Durel C.E. y O'Malley D.M. 1996a. Genetic dissection of height in maritime pine seedlings raised under accelerated growth conditions. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:849-858.
- Plomion C., Yani A. y Marpeau A. 1996b. Genetic determinism of delta-3- carene in maritime pine using RAPD markers. *Genome* **39**:1123-1127.
- Pooler M.R. y Scorza R. 1995. Aberrant transmission of RAPD markers in haploids, doubled haploids, and F_1 hybrids of peach: Observations and speculation on causes. *Scientia Horticulturae* **64**:233-241.
- Procunier J.D., Towley-Smith T.F., Fox S., Prashar S., Gray M., Kim W.K., Czarnecki E. y Dyck P.L. 1995. PCR-based RAPD-DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Breeding* **49**:87-91.
- Qu L. y Hancock J.F. 1995. Nature of 2n gamete formation and mode of inheritance in interspecific hybrids of diploid *Vaccinium darrowi* and tetraploid *V. corymbosum*. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:1309-1315.
- Qu L. y Hancock J.F. 1997. Randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) based genetic linkage map of blueberry derived from an interspecific cross between diploid *Vaccinium darrowi* and tetraploid *V. corymbosum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **122**:69-73.
- Qu X., Lu J. y Lamikanra O. 1996. Genetic diversity in muscadine and American bunch grapes based on random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. *Journal of American Society for Horticultural Science* **121**:1020-1023.
- Quiros C.F., Ceadá A., Georgescu A. y Hu J. 1993. Use of RAPD markers in potato genetics segregations in diploid and tetraploid families. *American Potato Journal* **70**:35-42.
- Rafalski J.A., Tingey S.V. y Williams J.G.K. 1991. RAPD markers - a new technology for genetic mapping and plant breeding. *Agricultural Biotechnology News and Information* **3**:645-648.
- Rajapakse S., Belthoff L.E., He G., Estager A.E., Scorza R., Verde Y., Ballard R.E., Baird W.V., Callahan A., Monet R. y Abbott A.G. 1995. Genetic linkage mapping in peach using morphological, RFLP and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:503-510.
- Ranker T.A. 1994. Evolution of high genetic variability in the rare Hawaiian fern *Adenophorus periens* and implications for conservation management. *Biological Conservation* **70**:19-24.
- Ratnaparkhe M.B., Gupta V.S., Ven Murthy M.R. y Ranjekar P.K. 1995. Genetic fingerprinting of pigeonpea [*Cajanus cajan* (L.) Millsp.] and its wild relatives using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:893-898.
- Regner F. y Messner R. 1993. Molecular differentiation of vine cultivars by means of RAPD-analysis. *Mitteilungen Klosterneuburg* **43**:160-164.
- Reiter R.S., Williams J.G.K., Feldmann K.A., Rafalski J.A., Tingey S.V. y Scolnik P.A. 1992. Global and local genome mapping in *Arabidopsis thaliana* by using recombinant inbred lines and random amplified polymorphic DNAs. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **89**:1477-1481.
- Renou J.-P., Aubry C., Serveau M. y Jalouzet P. 1997. Evaluation of the genetic variability in the genus *Pelargonium* using RAPD markers. *Journal of Horticultural Science* **72**:229-237.
- Rieseberg L.H. 1996. Homology among RAPD fragments in interspecific comparisons. *Molecular Ecology* **5**:99-105.
- Rieseberg L.H., Choi H., Chan R. y Spore C. 1993. Genomic map of a diploid hybrid species. *Heredity* **70**:285-293.
- Rieseberg L.H. y Gerber D. 1995. Hybridization in the Catalina Island Mountain Mahogany (*Cercocarpus traskiae*): RAPD evidence. *Conservation Biology* **9**:199-203.
- Rieseberg L.H., Arias D.M., Ungerer M.C., Linder C.R. y Sinervo B. 1996. The effects of mating design on introgression between chromosomally divergent sunflower species. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:633-644.
- Rieseberg L.H., van Fossen C. y Desrochers M. 1995. Hybrid speciation accompanied by genomic reorganization in wild sunflowers. *Nature* **375**:313-316.
- Robbins M.A., Witsenboer H., Micheltore R.W., Laliberte J.-F. y Fortin M.G. 1994. Genetic mapping of turnip

- mosaic virus resistance in *Lactuca sativa*. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:583-589.
- Roche P., Alston F.H., Maliepaard C., Evans K.M., Vrielink R., Dunemann F., Markussen T., Tartarini S., Brown L.M., Ryder C. y King G.J. 1997. RFLP and RAPD markers linked to the rosy leaf curling aphid resistance gene (*Sd-1*) in apple. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:528-533.
- Roelofs D. y Bachmann K. 1995. Chloroplast and nuclear DNA variation among homozygous plants in a population of the autogamous annual *Microseris douglasii* (Asteraceae, Lactuceae). *Plant Systematics and Evolution* **196**:185-194.
- Rokka V.-M., Xu Y.-S., Kankila J., Kuusela A., Pulli S. y Pehu E. 1994. Identification of somatic hybrids of dihaploid *Solanum tuberosum* lines and *S. brevidens* by species RAPD patterns and assessment of disease resistance of the hybrids. *Euphytica* **80**:207-217.
- Ronning C.M., Schnell R.J. y Gazit S. 1995a. Using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers to identify *Annona* cultivars. *Journal of American Society for Horticultural Science* **120**:726-729.
- Ronning C.M., Schnell R.J. y Kuhn D.N. 1995b. Inheritance of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in *Theobroma cacao* L. *Journal of American Society for Horticultural Science* **120**:681-686.
- Rossetto M., Weaver P.K. y Dixon K.W. 1995. Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). *Molecular Ecology* **4**:321-329.
- Rowland L.J. y Levi A. 1994. RAPD-based genetic linkage map of blueberry derived from a cross between diploid species (*Vaccinium darrowi* and *V. elliotii*). *Theoretical and Applied Genetics* **87**:863-868.
- Roy A., Frascaria N., Mackay J. y Bousquet J. 1992. Segregating random amplified polymorphic DNAs RAPDs in *Betula alleghaniensis*. *Theoretical and Applied Genetics* **85**:173-180.
- Russell J.R., Hosein F., Johnson E., Waugh R. y Powell W. 1993. Genetic differentiation of cocoa (*Theobroma cacao* L.) populations revealed by RAPD analysis. *Molecular Ecology* **2**:89-97.
- Saiki R.K., Gelfand D.H., Stoffel S., Scharf S.J., Higuchi R., Horn G.T., Mullis K.B. y Erlich H.A. 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* **239**:487-491.
- Sale M.M., Potts B.M., West A.K., Reid J.B. 1996. Molecular differentiation within and between *Eucalyptus risdonii*, *E. amigdalyna* and their hybrids using RAPD markers. *Australian Journal Botany* **44**:559-569.
- Salentijn M.J., Arens-De Reuver M.J.B., Lange W., De Bock Th.S.M., Stiekema W.J. y Klein-Lankhorst M. 1995. Isolation and characterization of RAPD-based markers linked to the beet cyst nematode resistance locus (*Hs1pat-1*) on chromosome 1 of *B. patellaris*. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:885-891.
- Samec P. y Nasinec V. 1995. Detection of DNA polymorphism among pea cultivars using RAPD technique. *Biologia Plantarum* **37**:321-327.
- Samec P. y Nasinec V. 1996. The use of RAPD technique for the identification and classification of *Pisum sativum* L. genotypes. *Euphytica* **89**:229-234.
- Satovic Z., Torres A.M. y Cubero J.I. 1996. Genetic mapping of new morphological, isozyme and RAPD markers in *Vicia faba* L. using trisomics. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:1130-1138.
- Schachermayr G., Siedler H., Gale M.D., Windzeler H., Windzeler M. y Keller B. 1994. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:110-115.
- Schachermayr G.M., Messmer M.M., Feuillet C., Winzeler H., Winzeler M. y Keller B. 1995. Identification of molecular marker linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:982-990.
- Scheepers D., Eloy M.-C. y Briquet M. 1997. Use of RAPD patterns for clone verification and in studying provenance relationships in Norway spruce (*Picea abies*). *Theoretical and Applied Genetics* **94**:480-485.
- Schnell R.J., Ronning C.M. y Knight R.J.Jr. 1995. Identification of cultivars and validation of genetic relationships in *Mangifera indica* L. using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:269-274.
- Scholten O.E., Klein-Lankhorst R.M., Esselink D.G., De Bock T.S.M. y Lange W. 1997. Identification and mapping of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers linked to resistance against beet necrotic yellow vein virus (BNYVV) in Beta accessions. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:123-130.
- Schulz B., Westphal L. y Wricke G. 1994. Linkage groups of isozymes, RFLP and RAPD markers in carrot (*Daucus carota* L. *sativus*). *Euphytica* **74**:67-76.
- Shah F.H., Rashid O., Simons A.J. y Dunsdon A. 1994. The utility of RAPD markers for the determination of genetic variation in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Theoretical and Applied Genetics* **89**:713-718.
- Sharma S.K., Dawson I.K. y Wagh R. 1995. Relationships among cultivated and wild lentils revealed by RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:647-654.
- Sharma S.K., Knox M.R. y Ellis T.H.N. 1996. AFLP analysis of the diversity and phylogeny of *Lens* and its comparison with RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:751-758.
- Shatters R.G.Jr., Schweder M.E., West S.H., Abdelghany A. y Smith R.L. 1995. Environmentally induced polymorphisms detected by RAPD analysis of soybean seed DNA. *Seed Science Research* **5**:109-116.
- Shen Y., Newbury H.J. y Ford-Lloyd B.V. 1996. The taxonomic characterization of annual Beta germplasm in a

- genetic resources collection using RAPD markers. *Euphytica* **91**:205-212.
- Sigurdson V., Anamthawat-Jonsson K. y Sigurgeirsson A. 1995a. DNA fingerprinting of *Populus trichocarpa* clones using RAPD markers. *New Forest* **10**:197-206.
- Sigurdson V., Sigurgeirsson A. y Anamthawat-Jonsson K. 1995b. Identification of clones of the indigenous Icelandic *Populus tremula* and introduced *P. trichocarpa* by RAPD techniques. *Buvisindi* **9**:145-152.
- Skroch P. y Nienhuis J. 1995a. Impact of scoring error and reproducibility of RAPD data on RAPD based estimates of genetic distance. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:1086-1091.
- Skroch P. y Nienhuis J. 1995b. Qualitative and quantitative characterization of RAPD variation among snap bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:1078-1085.
- Smith J.F. y Pham T.V. 1996. Genetic diversity of the narrow endemic *Allium aaseae* (Alliaceae). *American Journal of Botany* **83**:717-726.
- Smith J.F., Burke C.C. y Wagner W.L. 1996. Interspecific hybridization in natural populations of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) on the Hawaiian Islands: Evidence from RAPD markers. *Plant Systematics and Evolution* **200**:61-77.
- Sondur S.N., Manshardt R.M. y Stiles J.I. 1996. A genetic linkage map of papaya based on randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:547-553.
- Stammers M., Harris J., Evans G.M., Hayward M.D. y Forster J.W. 1995. Use of random PCR (RAPD) technology to analyse phylogenetic relationships in the *Lolium-Festuca* complex. *Heredity* **74**:19-27.
- Stevens M.R., Lamb E.M. y Rhoads D.D. 1995. Mapping the *Su-5* locus for tomato spotted wilt virus resistance in tomatoes using RAPD and RFLP analyses. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:451-456.
- Stewart C.N.Jr. y Excoffier L. 1996. Assessing population genetic structure and variability with RAPD data: Application to *Vaccinium macrocarpon* (American cranberry). *Journal of Evolutionary Biology* **9**:153-171.
- Stewart C.N.Jr. y Porter D.M. 1995. RAPD profiling in biological conservation: An application to estimating clonal variation in rare endangered *Iliamna* in Virginia. *Biological Conservation* **74**:135-142.
- Stockinger E.J., Mulnix C.A., Long C.M., Brettin T.S. y Lezzoni A.F. 1996. A linkage map of sweet cherry based on RAPD analysis of a microspore-derived callus culture population. *Journal of Heredity* **87**:214-218.
- Sugawara K., Oowada A., Moriguchi T. y Omura M. 1995. Identification of *Citrus chimeras* by RAPD markers. *Hortiscience* **30**:1276-1278.
- Suh H.S., Sato Y.I. y Morishima H. 1997. Genetic characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morpho-physiology, isozymes and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:316-321.
- Sweeney P.M. y Danneberger T.K. 1995. RAPD characterization of *Poa annua* L. populations in golf course greens and fairways. *Crop Science* **35**:1676-1680.
- Szmidt A.E., Wang X.-R. y Lu, M.-Z. 1996. Empirical assessment of allozyme and RAPD variation in *Pinus sylvestris* (L.) using haploid tissue analysis. *Heredity* **76**:412-420.
- Talbert L.E., Blake N.K., Chee P.W., Blake T.K. y Magyar G.M. 1994. Evaluation of "sequence-tagged-site" PCR products as molecular markers in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:789-794.
- Tancred S.J., Zeppa A.G. y Graham G.C. 1994. The use of the PCR-RAPD technique in improving the plant variety rights description of a new Queensland apple (*Malus domestica*) cultivar. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **34**:665-667.
- Tanhuanpää P.K., Vilkki J.P. y Vilkki H.J. 1995a. Identification of a RAPD marker for palmitic-acid concentration in the seed oil of spring turnip rape (*Brassica rapa* ssp. *oleifera*). *Theoretical and Applied Genetics* **91**:477-480.
- Tanhuanpää P.K., Vilkki J.P. y Vilkki H.J. 1995b. Association of a RAPD marker with linolenic acid concentration in the seed oil of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Genome* **38**:414-416.
- Tanhuanpää P.K., Vilkki J.P. y Vilkki H.J. 1996. Mapping of a QTL for oleic acid concentration in spring turnip rape (*Brassica rapa* ssp. *oleifera*). *Theoretical and Applied Genetics* **92**:952-956.
- Tartarini S. 1996. RAPD markers linked to the *Vf* gene for scab resistance in apple. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:803-810.
- Tatineni V., Cantrell R.G. y Davis D.D. 1996. Genetic diversity in elite cotton germoplasm determined by morphological characteristics and RAPDs. *Crop Science* **36**:186-192.
- Taylor P.W.J., Geijskes J.R., Ko H.-L., Fraser T.A., Henry R.J. y Birch R.G. 1995. Sensitivity of random amplified polymorphic DNA analysis to detect genetic change in sugarcane during tissue culture. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:1169-1173.
- Thompson P.G., Hong L.L., Koskik K. y Zhu Z. 1997. Genetic linkage of randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in sweetpotato. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **122**:79-82.
- Thormann C.E., Ferreira M.E., Camargo L.E.A., Tivang J.G. y Osborn T.C. 1994. Comparison of RFLP and RAPD markers to estimating genetic relationships within and among cruciferous species. *Theoretical and Applied Genetics* **88**:973-980.
- Timmerman G.M., Frew T.J., Weeden N.F., Miller A.L. y Goulden D.S. 1994. Linkage analysis of *er-1*, a recessive *Pisum sativum* gene for resistance to powdery mildew fungus (*Erysiphe pisi* D.C.). *Theoretical and Applied Genetics* **88**:1050-1055.
- Timmerman-Vaughan G.M., McCallum J.A., Frew T.J., Weeden N.F. y Russell A.C. 1996. Linkage mapping of

- quantitative trait loci controlling seed weight in pea (*Pisum sativum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* **93**:431-439.
- Tivang J., Skroch P.W., Nienhuis J. y de Vos N. 1996. Randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) variation among and within artichoke (*Cynara scolymus* L.) cultivars and breeding populations. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:783-788.
- Trame A.M., Coddington A.J. y Paige K.N. 1995. Field and genetic studies testing optimal outcrossing in *Agave schottii*, a long-lived clonal plant. *Oecologia* **104**:93-100.
- Transue D.K., Fairbanks D.J., Robison L.R. y Andersen W.R. 1994. Species identification of RAPD analysis of grain amaranth genetic resources. *Crop Science* **34**:1385-1389.
- Truco M.J. y Quiros C.F. 1994. Structure and organization of the B genome based on a linkage map in *Brassica nigra*. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:590-598.
- Tuskan G.A., Francis K.E., Russ S.L., Romme W.H. y Turner M.G. 1996. RAPD markers reveal diversity within and among clonal and seedling stands of aspen in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* **26**:2088-2098.
- Uphoff H. y Wricke G. 1992. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in sugar beet (*Beta vulgaris* L.): mapping the genes for nematode resistance and hypocotyl colour. *Plant Breeding* **109**:168-171.
- Urrea C.A., Miklas P.N., Beaver J.S. y Riley R.H. 1996. A codominant randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) marker useful for indirect selection of bean golden mosaic virus resistance in common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:1035-1039.
- van Heusden A.W. y Bachmann K. 1992a. Genetic differentiation of *Microseris pygmaea* (Asteraceae, Lactuceae) studied with DNA amplification from arbitrary primers RAPDs. *Acta Botanica Neerlandica* **41**:385-395.
- van Heusden A.W. y Bachmann K. 1992b. Genotype relationships in *Microseris elegans* (Asteraceae, Lactuceae) revealed by DNA amplification from arbitrary primers (RAPDs). *Plant Systematics and Evolution* **179**:221-233.
- van Houten W., van Raamsdonk L. y Bachmann K. 1994. Intraspecific evolution of *Microseris pygmaea* (Asteraceae, Lactuceae) analyzed by cosegregation of phenotypic characters (QTLs) and molecular markers (RAPDs). *Plant Systematics and Evolution* **190**:49-67.
- van Raamsdonk L.W.D., Smiech M.P. y Sandbrink M. 1997. Introgression explains incongruence between nuclear and chloroplast DNA-based phylogenies in *Allium* section Cepa. *Theoretical and Applied Genetics* **123**:91-108.
- Vellekoop P., Buntjer J.B., Maas J.W. y van Brederode J. 1996. Can the spread of agriculture in Europe be followed by tracing the spread of the weed *Silene latifolia*. A RAPD study. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:1085-1090.
- Verhaegen D. y Plomion C. 1996. Genetic mapping in *Eucalyptus urophylla* and *Eucalyptus grandis* using RAPD markers. *Genome* **39**:1051-1061.
- Vicario F., Vendramin G.G., Rossi P., Lio P. y Giannini R. 1995. Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relict population of *Abies nebrodensis*. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:1012-1018.
- Vierling R.A. y Nguyen H.T. 1992. Use of RAPD markers to determine the genetic diversity of diploid wheat genotypes. *Theoretical and Applied Genetics* **84**:835-838.
- Vierling R.A., Xiang Z., Joshi C.P., Gilbert M.L. y Nguyen H.T. 1994. Genetic diversity among elite *Sorghum* lines revealed by restriction fragment length polymorphisms and random amplified polymorphic DNAs. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:816-820.
- Virk P.S., Newbury H.J., Jackson M.T. y Ford-Lloyd B.V. 1995. The identification of duplicate accessions within a rice germoplasm collection using RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics* **90**:1049-1055.
- Wang B., Xu W.W., Wang J.Z., Wu W., Zheng H.G., Yang Z.Y., Ray J.D. y Nguyen H.T. 1995. Tagging and mapping the thermo-sensitive genic male-sterile gene in rice (*Oryza sativa* L.) with molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:1111-1114.
- Wang W.Y., Pai R.C., Lai C.C. y Lin T.P. 1994. Molecular evidence for the hybrid origin of *Paulownia taiwaniana* based on RAPD markers and RFLP of chloroplast DNA. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:271-275.
- Wang Z-S., Chen H., Zhu L-H. y Wang X-K. 1996. RAPD determinations on the genetic differentiation of Chinese common wild rice. *Acta Botanica Sinica* **38**:749-752.
- Warburton M.L. y Bliss F.A. 1996. Genetic diversity in peach (*Prunus persica* L. Batch) revealed by randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers and compared to inbreeding coefficients. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:1012-1019.
- Warburton M.L., Becerra-Velásquez V.L., Goffreda J.C. y Bliss F.A. 1996. Utility of RAPD markers in identifying genetic linkages to genes of economic interest in peach. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:920-925.
- Waugh R. y Powell W. 1992. Using RAPD markers for crop improvement. *Trends in Biotechnology* **10**:186-191.
- Waugh R., Baird E. y Powell W. 1992. The use of RAPD markers for the detection of gene introgression in potato. *Plant Cell Reports* **11**:466-469.
- Weeden N.F., Muehlbauer F.J. y Ladizinsky G. 1992. Extensive conservation of linkage relationships between pea and lentil genetic maps. *Journal of Heredity* **83**:123-129.
- Wei J.-Z. y Wang R.R.-C. 1995. Genome and species-specific markers and genome relationships of diploid perennial species in Triticeae based on RAPD analyses. *Genome* **38**: 1230-1236.
- Weir B.S. y Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**:1358-1370.
- Welsh J., Honeycutt R.J., McClelland M. y Sobral B.W.S. 1991. Parentage determination in maize hybrids using the

- arbitrarily primed polymerase chain reaction (AP-PCR). *Theoretical and Applied Genetics* **82**:473-476.
- Welsh J. y McClelland M. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research* **18**:7213-7218.
- Whitkus R., de la Cruz M., Mota-Bravo L. y Gómez-Pompa A. 1997. Genetic diversity of tropical crops maintained by ancient cultures: an example in Cacao. *Theoretical and Applied Genetics* (en prensa).
- Whitkus R. Doebley J. y Wendel J.F. 1994. Nuclear DNA markers in systematics and evolution. En: Phillips R.L. y Vasil I.K. (Edrs.). DNA-based markers in plants. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 116-141.
- Whitty P.W., Powell W. y Sprent J.I. 1994. Molecular separation of genera in *Cassiinae* (Leguminosae), and analysis of variation in the nodulating species of *Chamaecrista*. *Molecular Ecology* **3**:507-515.
- Wiesner I., Samec P. y Nasinec V. 1995. Identification and relationships of cultivated accessions from *Lolium-Festuca* complex based on RAPD fingerprinting. *Biologia Plantarum* **37**:185-195.
- Wilkie S.E., Isaac P. G. y Slater R.J. 1993. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers for genetic analysis in *Allium*. *Theoretical and Applied Genetics* **86**:497-504.
- Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A. y Tingey S.V. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* **18**:6531-5535.
- Williams J.G.K., Reiter R.S., Young R.M. y Scolnik P.A. 1993. Genetic mapping of mutations using phenotypic pools and mapped RAPD markers. *Nucleic Acids Research* **21**:2697-2702.
- Williamson V.M., Ho J.-Y., Wu F.F., Miller N. y Kaloshian Y. 1994. A PCR-based marker tightly linked to the nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* **87**:757-763.
- Wolff K. 1996. RAPD analysis of sporting and chimerism in chrysanthemum. *Euphytica* **89**:159-164.
- Wolff K. y Petters-van Rijn J. 1993. Optimizing the generation of random amplified polymorphic DNAs in chrysanthemum. *Theoretical and Applied Genetics* **86**:1033-1037.
- Wolff K., Zietkiewicz E. y Hofstra H. 1995. Identification of chrysanthemum cultivars and stability of DNA fingerprint patterns. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:439-447.
- Wright S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol 4. *Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wu L. y Lin H. 1994. Identifying buffalograss (*Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.) cultivar breeding lines using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Journal of American Society for Horticultural Science* **119**:126-130.
- Xiao J., Li J., Yuan L., McCouch S.R. y Tanksley S.D. 1996. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance and heterosis in rice as revealed by PCR-based markers. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:637-643.
- Xu Y.-S., Clark M.S. y Pehu E. 1993. Use of RAPD markers to screen somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum brevidens*. *Plant Cell Reports* **12**:107-109.
- Yamagishi M. 1995. Detection of section-specific random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in *Lilium*. *Theoretical and Applied Genetics* **91**:830-835.
- Yang H. y Korban S.S. 1996. Screening apples for OPD20/600 using sequence-specific primers. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:263-266.
- Yang H. y Krüger J. 1994. Identification of a RAPD marker linked to the *Vf* gene for scab resistance in apples. *Euphytica* **77**:83-87.
- Yang H. y Schmidt H. 1994. Selection of a mutant for adventitious shoots formed in X ray treated cherry leaves and differentiation of standard and mutant with RAPDs. *Euphytica* **77**:89-92.
- Yang H.Y., Korban S.S., Krueger J. y Schmidt H. 1997. A randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) marker tightly linked to the scab-resistance gene *Vf* in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **122**:47-52.
- Yang X. y Quiros C. 1995. Construction of a genetic linkage map in celery using DNA-based markers. *Genome* **38**:36-44.
- Yeh F.C., Chong D.K.X. y Yang R.-C. 1995. RAPD variation within and among natural populations of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) from Alberta. *Journal of Heredity* **86**:454-460.
- Young R.A. y Kelly J.D. 1996. RAPD markers flanking the *Areg* gene for anthracnose resistance in common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:37-41.
- Yu K. y Pauls K.P. 1993. Identification of a RAPD marker associated with somatic embryogenesis in alfalfa. *Plant Molecular Biology* **22**:269-277.
- Yu L.-X., y Nguyen H.T. 1994. Genetic variation detected with RAPD markers among upland and lowland rice cultivars (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics* **87**:668-672.
- Zhang G., Angeles E.R., Abenes M.L.P., Khush G.S. y Huang N. 1996. RAPD and RFLP mapping of the bacterial blight resistance gene *xa-13* in rice. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:65-70.
- Zhang G., Bharaj T.S., Lu Y., Virmani S.S. y Huang N. 1997. Mapping of the *Rf-3* nuclear fertility-restoring gene for WA cytoplasmic male sterility in rice using RAPD and RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* **94**:27-33.