



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**Facultad de Estudios Superiores
CUAUTITLAN**

INGENIERIA AGRICOLA

**ALTERACIONES CROMOSOMICAS EN MANZANO
(Malus spp)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE :
INGENIERO AGRICOLA
P R E S E N T A :
GLORIA MARIA SOLARES DIAZ

Cuautitlán Izcalli, Estado de México

ENERO DE 1985



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE.

	Página
INTRODUCCION .	1
OBJETIVOS .	4
I. ANTECEDENTES GENERALES DEL MANZANO .	
1.1 Importancia .	5
1.2 Origen y taxonomía .	10
1.3 Citogenética .	12
1.4 Descripción Botánica .	13
1.5 Medio ecológico para el cultivo .	16
1.6 Polinización y fertilización .	24
1.7 Gametogénesis y embriología .	35
II. LOS PROCESOS CELULARES EN LOS VEGETALES .	
2.1 Los procesos celulares .	39
2.2 División celular .	49
2.2.1 Mitosis .	52
2.2.2 Diferenciación .	58
2.2.3 Meiosis .	59
2.3 Reproducción celular .	71
2.3.1 Reproducción sexual .	72
2.3.2 Reproducción asexual .	77
2.4 Variación .	79
2.4.1 Origen e importancia de la variación .	80

2.4.1.1	Tipos y causas de variación.	81
2.4.1.2	Clasificación y origen de - las alteraciones cromosómicas.	85
2.4.2	Mutaciones genómicas.	86
2.4.2.1	Euploidía.	87
2.4.2.2	Aneuploidía.	104
2.4.3	Mutaciones cromosomales.	109
2.4.3.1	Cambios microscópicos.	111
2.4.3.2	Cambios submicroscópicos.	124
2.4.4	Mutaciones somáticas.	127
III. POLIPLOIDIA EN EL MANZANO.		
3.1	Triploides.	132
3.2	Tetraploides.	137
3.3	Aneuploidías.	139
3.4	Spur o variaciones compactas.	141
3.5	Quimeras y citoquimeras.	143
IV.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.	147
V.	BIBLIOGRAFIA.	156
VI.	ANEXO.	164

INTRODUCCION.

La fruticultura en nuestro país ha venido desarrollandose con gran fuerza en los últimos años. La atención a una mejor alimentación, el avance hacia un mejor nivel de vida sobre todo en el medio rural, la gran demanda de los productos naturales y la gravedad de la situación económica del país, así como nuestra dependencia del extranjero en el renglón alimenticio, son algunos de los factores que han motivado el interés en el cultivo de diversos alimentos, en especial de los frutales.

Sin embargo, la escasa información sobre esta especialidad en nuestro país obliga a dirigirse a literatura extranjera que, además de que trata situaciones ecológicas, económica, sociales y culturales diferentes a las nuestras, se encuentran en el idioma del país donde se originaron.

Sobre este aspecto, cabe señalar los esfuerzos realizados para la divulgación, investigación y promoción de la fruticultura en nuestro país por parte de todos aquellos amantes de esta especialidad.

Con el fin de contribuir a este esfuerzo, de acuerdo con las posibilidades que en este momento se presentan, este trabajo está dedicado a la investigación bibliográfica del manzano, frutal que en México es de alta estimación.

La estructuración del trabajo sigue un orden de tal modo que procede de lo particular a lo general, volviendo finalmente a lo particular en el último capítulo, así como en las conclusiones.

El primer capítulo se aboca a la importancia y descripción del manzano. Asimismo se establecen en él los fenómenos de tipo fisiológico, morfológico y genético que exhibe en particular este frutal en cuanto a su desarrollo y proliferación. De igual manera se hacen referencia a las condiciones ecológicas para su cultivo.

En el siguiente capítulo se presentan diferentes observaciones de procesos y fenómenos que ocurren en la naturaleza en general. Esto con el fin de tener una visión de la complejidad y particularidad de todo aquello que involucra la evolución de las especies.

Mas adelante, en el tercer capítulo, se indican las alteraciones cromosómicas que ocurren en el manzano, describiendo tanto el tipo de alteración como los cambios que esta produce.

Finalmente se presentan las conclusiones y recomendaciones con respecto al frutal objeto de estudio y su interrelación con los vegetales en general.

Cabe resaltar la información que en este trabajo se presenta co--

mo anexo. En el se encuentran listadas 555 variedades de manzano. La reunión de dicho material ha costado años en realizarse y, hasta la fecha, sigue siendo objeto de estudio intensivo por su valor para el conocimiento de la especie y aún del género.

Por último, es necesario señalar que las limitaciones frecuentes para esta revisión fueron principalmente la falta de bibliografía para el tema específico del manzano. Si bien existen libros en español sobre dicho frutal, éstos principalmente se refieren al cultivo. La obtención de artículos sobre investigaciones de orden genético y reproductivo también resultó difícil, pues además de que todos provienen del exterior (excepto los artículos del Ing. Alfredo Luis Aguilar -mexicano- sobre el tema), lógicamente se encuentran en el idioma del país donde se realizaron las investigaciones. Aunado a ello, investigaciones realizadas en el período aproximado de 1930 a 1940, no se encuentran en nuestro país.

En específico, el punto 1.7 del capítulo I, Gametogénesis y Embriología, se encuentra incompleto en lo referente a la formación del gameto masculino.

Esperando que estas limitaciones no hayan impedido el logro de los objetivos, solo queda añadir el deseo de que este trabajo manifieste y auxilie el desarrollo de la fruticultura.

OBJETIVOS.

- 1.- Investigar la información existente sobre los tipos de alteraciones cromosómicas espontáneas que se presentan en el género Malus.
- 2.- Describir los cambios morfológicos en el manzano debidos a alteraciones cromosómicas.
- 3.- Analizar la importancia de las alteraciones cromosómicas en el manzano (Malus spp).
- 4.- Comparar las alteraciones cromosómicas que presenta el manzano con las que presentan los vegetales en general.

I. ANTECEDENTES GENERALES DEL MANZANO.

1.1 Importancia.

El manzano se cultiva en varios estados de la República, entre los cuales destacan Chihuahua, Puebla y Durango, estados tradicionalmente productores de la misma. En 1982 (43), la superficie cosechada fué de 58 300 hectáreas, de las que se obtuvo una producción total de 356 107 toneladas, representando un valor de \$ 4 993 263.00.

Por otro lado, para el mismo año fueron exportadas 24 toneladas e importadas 156, lo que en resumen representa que el consumo nacional fué de 356 239 toneladas y el consumo per-cápita de 4 871 kilogramos (43).

En el siguiente cuadro se presenta, a través de cifras, el desarrollo del cultivo del manzano desde 1950 hasta 1982.

Tendencia de la producción nacional.

Año	Superficie cosechada (ha)	Producción (ton)	Importación (ton)	Exportación (ton)	Consumo Nal.
1950	5 067	47 238	151	-	47 389
1960	6 183	64 415	1 874	0	66 289
1970	15 662	145 615	6 232	3	151 844
1980	46 802	261 772	5 191	23	266 940
1982	58 300	356 107	156	24	356 239

Fuente: (43).

A nivel nacional, el estado de Chihuahua es el que tiene el primer lugar en producción de manzana, aportando aproximadamente el 54 % de la producción total nacional (135 978 ton). En promedio, el 45 % de tierras de cultivo de fruticultores, están dedicadas al manzano en el estado, existiendo una especialización de aproximadamente 30 % en dicho frutal.

El estado de Puebla tiene el segundo lugar a nivel nacional, aportando aproximadamente el 17 % (43 146 ton) de la producción. La región de Zacatlán es la más especializada en este cultivo, donde aproximadamente el 90 % de los productores se dedican a él.

En el siguiente cuadro se indican las aportaciones de los estados en producción de manzana.

Producción de manzana de los estados de la
República Mexicana.

Estados	Producción (ton/ha)
Chihuahua	135 978
Puebla	43 746
Oaxaca	18 750
México	9 354
Veracruz	8 018
Durango	5 254
Nuevo León	4 214

Estados	Producción (ton/ha)
Hidalgo	4 178
Michoacan	3 567'
Zacatecas	3 472
Sonora	2 912
Queretaro	2 076
Morelos	1 920
Chiapas	1 685
Jalisco	1 044
Guanajuato	918
Sinaloa	699'
Tlaxcala	477
D. F.	405
San Luis Potosí	79
Coahuila	54
Aguascalientes	10

' Debido a factores naturales.

Fuente: (5).

Importancia alimenticia y curativa.

Se ha comprobado que la manzana es una fruta de gran valor nutritivo, además de que se le atribuyen propiedades curativas o al menos preventivas de enfermedades o malestares.

En cuanto a su valor nutritivo, los análisis químicos demuestran-- que en 100 gramos de pulpa se encuentran los siguientes componen-- tes:

Agua	84	grs	Lignina	0.40	grs
Cenizas	0.30	grs	Acidos libres (málico)	0.60	grs
Azucares reductores	8.0	grs	Acidos combinados	0.20	grs
Sacarosa	4.0	grs	Pectinas	0.40	grs
Celulosa	0.80	grs	Lípidos	0.30	grs
Pentosas	0.50	grs	Proteínas	0.10	grs

Sin embargo, estas cantidades son aproximadas, ya que pueden variar según el método de cultivo, variedad, condiciones ambientales y madurez, además de que influyen también las condiciones de transporte, almacenaje y los procesos industriales y culinarios a que se someten los frutos (38).

Por otro lado, el contenido vitamínico es muy apreciable, pues en 100 grs de pulpa se encuentran las siguientes vitaminas:

B ₁	0.04 mg	H	0.0009 mg
B ₂	0.03 mg	Acido pantotéico	0.06 mg
Niacina	0.20 mg	C	5.0 mg
B ₆	0.02 mg	A	0.03 mg
		E	0.003 mg

Al igual que las primeras cantidades indicadas, el contenido vita--

mínico es variable. Ravel (38) menciona que, para una misma variedad, la parte del fruto que se encuentra expuesta a los rayos solares muestra un aumento en vitaminas. El mismo autor indica que la cocción y la marchitez causan la pérdida o disminución de vitaminas.

La mayor concentración de vitamina C está en la piel y va disminuyendo hacia el centro del fruto. Cabe agregar que los frutos presentan vitamina A en forma de caroteno, precursor de la misma.

La manzana también provee sustancias minerales, en específico las siguientes en 100 grs de pulpa:

Calcio	6	mg	Magnesio	6	mg
Fósforo	10	mg	Cloro	4	mg
Hierro	0.30	mg	Azufre	4	mg
Yodo	0.0066	mg	Cobre	0.10	mg
Sodio	15	mg	Manganeso	0.11	mg
Potasio	116	mg	Zinc	0.07	mg

Además, la manzana contiene ácido málico que junto con el ácido cítrico, le dan la característica de acidez. Asimismo, los azúcares que posee le dan su valor energético, mientras que la presencia de ésteres de los ácidos fórmico, acético y caproico proporcionan el aroma tan conocido de las manzanas maduras (38, 18).

El valor nutritivo es la base para que se considere como un ali-

mento preventivo de deficiencias, incluyendo su influencia en el desarrollo normal de las funciones metabólicas. Por lo mismo se le atribuyen propiedades diuréticas y antidiarréicas.

1.2 Origen y Taxonomía.

El manzano es originario del Suroeste de Asia y de las regiones templadas de Europa (33). Procede de las especies Pyrus malus y Pyrus baccata; de la primera se derivan las variedades propias para cultivo y de la segunda las silvestres, que aún conservan sus caracteres originales (33).

La clasificación botánica indica lo siguiente:

División: Embryophyta

Subdivisión: Angiospermae

Clase: Dicotyledonea

Orden: Rosales

Familia: Rosaceae

Subfamilia: Pomoideae

Género: Pyrus Malus

Especie: pumila, baccata, angustifolia, hopensis, domestica, floribunda, niedzwetzkyana, prunifolia, sikkinensis, coronaria, halliana, purpurea, ioensis, atrosanguinea, arnoldiana, spectabilis, yunnanensis, etc.

Algunos autores consideran a malus un subgénero del género Pyrus.

sin embargo se designa comunmente Pyrus malus. Por otro lado, considerando a malus como subgénero, aparentemente, se reconocen dos especies: Malus sylvestris y Malus doméstica (33).

A la fecha, existen gran cantidad de cultivares en diversos países del mundo. En México, las consideradas nativas, se les conoce únicamente como Queretaro, Aguascalientes, Durango, Jalisco, Puebla, encontrándose también las manzanas ácidas conocidas como perones, entre las que se encuentran el perón de Canatlán, Zacatlán, Panochera, Tlaxcala, Puebla y Oaxaca¹.

De cualquier forma, han sido introducidos gran cantidad de cultivares de los Estados Unidos y en menor cantidad de Inglaterra, Francia e Italia.

De acuerdo con Countanceau (9), la última fase de la clasificación botánica considera a la variedad como aquella que comprende plantas idénticas entre sí y entre sus descendientes, pero la realidad muestra diferencias sensibles en individuos del mismo cultivar debidas a la multiplicación por semillas de plantas heterocigóticas y a la ocurrencia de mutaciones naturales que se presentan frecuentemente.

¹ De las aquí mencionadas no se indica las existentes a la fecha.

1.3 Citogenética.

La familia de las Rosáceas tiene como número haploide de cromosomas $n = 7$, mientras que la subfamilia de las pomoideas, a la cual pertenece el manzano, presenta 17 cromosomas en la condición haploide, aparentemente debido a una poliploidía secundaria. Existen cuatro cromosomas básicos en forma duplicada y tres cromosomas triplicados. Los cromosomas se han ido diferenciando evolutivamente pero aún existe cierta homología, de tal manera que en ocasiones se forma un cuadrivalente en la meiosis, tres grupos de tres trivalentes ó cuatro bivalentes que no llegan a estar en contacto y que se segregan independientemente (41).

Además de las variedades diploides con $2n = 34$, se presentan variedades triploides ($3n = 51$) y en menor cantidad tetraploides ($4n = 68$), asimismo, diversos tipos de mutaciones ya sea parciales o totales. Las primeras llamadas sports (variar espontáneamente del tipo normal) llamadas también mutaciones vegetativas por su carácter local y somáticas en su origen. También son llamadas quimeras. Las mutaciones totales son denominadas spur (dardo), las cuales difieren de las variedades comunes por su forma de crecimiento, por el porte del árbol, por su distribución y formación de dardos en los primeros años (38), entre otras características.

Más adelante se hablará de cada mutación en específico.

1.4 Descripción Botánica.

El manzano puede alcanzar una altura hasta de 6 metros o más, su copa tiene porte globoso. El tallo es recto, alcanzando de 2 a 2,5-metros de altura, es duro; la corteza está cubierta de manchas, es lisa, unida, de color ceniciento verdoso, en las ramas es escamoso y gris parda, sobre todo en las partes viejas del árbol. La raíz es rastrera y varía en profundidad dependiendo de la variedad.

Las ramificaciones que presenta el manzano son diferentes en estructura y función, por lo cual se les ha dado diferentes nombres: rama de madera, chupón, brindilla, dardo, lamburda y bolsa. La rama de madera tiene una longitud de 30 a 50 cm, porta únicamente yemas de madera, cónicas, que se encuentran situadas en pequeñas prominencias localizadas en diferentes partes según la variedad. A uno y otro lado de ellas se encuentran otras yemas denominadas es--tipulares, que se desarrollan al desaparecer la central. Las yemas pueden brotar durante los años siguientes a su formación, o bien, quedar latentes y desaparecer al engrosar la rama. En este último caso es posible que vuelvan a aparecer (9).

Se llama empalme al lugar donde una rama de un año se une con la del año siguiente. En este lugar es posible que se encuentren yemas latentes.

Ocasionalmente las ramas de madera tienen botones florales.

El chupón es una rama de madera vigorosa que generalmente crece vertical. La brindilla es una rama de 25 a 30 cm máximo, débil y delgada. En algunas variedades la yema terminal de esta rama resulta ser una yema floral, en cuyo caso es denominada brindilla coronada. Algunas yemas pueden florear el mismo año de formación, pero generalmente necesitan 2 o 3 años para ello. Yemas axilares de la brindilla también dan lugar a flores, pero las estipulares por lo regular abortan (9).

El dardo es una rama corta que crece casi perpendicular a la rama, termina en una yema de madera que puede permanecer latente 2 a 3 años, o bien se modifica en una yema floral que puede desarrollarse el mismo año de su formación.

Se le da el nombre de lamburda a los dardos coronados, pero otros autores le dan ese nombre a los botones florales.

La bolsa es la base del corimbo abultada. Tiene dos yemas de madera en la base que pueden desarrollar dardos o brindillas, o bien permanecer latentes. Dan producciones fructíferas, por lo que suceden unas a otras en variedades fértiles.

Las hojas del manzano son gruesas, poco acuminadas, aserradas irregularmente, blandas y glabras (según la variedad), la nervación presenta 4 u 8 nervios alternados y bien desarrollados. El peciolo generalmente es la mitad del largo del limbo. Presenta estípulas.

La inflorescencia es un corimbo que contiene 8 a 11 flores que se originan del botón floral, que puede estar en posición terminal o lateral (9, 39).

La flor es sentada o con un pedúnculo muy corto, regular, con cinco sépalos, cinco pétalos libres, veinte estambres, ovario ínfero de cinco carpelos con dos ovulos en cada uno de ellos, estilo terminal. El color de los pétalos es rosa pálido o blanco.

El fruto es un pomo con uno o cinco lóculos conteniendo una o más semillas. El pedúnculo es de longitud variable y se inserta en el fruto en una depresión.

Vida económica y Ciclo vegetativo anual.

Se ha calculado que la duración de vida del manzano es de 70 a 120 años; empezando a fructificar en forma comercial a los 4 ó 6 años. El mayor rendimiento se obtiene de los 15 a 20 años de vida, pero asegura entre 50 y 70 años de vida económica cuando se tiene un buen cuidado de la plantación (4).

El ciclo vegetativo anual comprende diferentes fases que se han dividido de acuerdo a los diferentes procesos que se observan en el árbol. Coutanceau (9) menciona primeramente el reposo invernal que se inicia con la caída de las hojas, perdurando hasta que se presentan los primeros síntomas de actividad. Son diversas las causas-

por las cuales se presenta el reposo en los árboles; se mencionan de manera general factores genéticos, disminución de iluminación, duración e intensidad del fotoperiodo o descenso en la temperatura.

La siguiente fase, denominada desborre (9) o actividad vegetativa inicial (5) coincide en el manzano con la floración (9), en donde existe, además de la brotación de hojas, una diferenciación que se va incrementando hasta predominar, dando lugar a los botones florales. La duración en días de floración a fructificación es de 160 a 185 días (5). Calderón (5) la llama etapa de equilibrio y Coutanceau (9) fase de vegetación.

Finalmente se presenta la fase de caída de las hojas (9) o avejuntamiento (5) que precede al reposo invernal.

1.5 Medio ecológico para el cultivo.

El manzano, como todas las especies vegetales, requiere determinadas condiciones del medio para poder desarrollarse óptimamente. Dichas condiciones están sujetas a los factores climáticos, edáficos y bióticos. Aunque estos factores son independientes entre sí, su influencia e interacción determinan la respuesta del árbol. Calderón (5) indica que de ellos, el de mayor importancia es el clima, debido a que el suelo y los factores bióticos son en gran medida susceptibles a ser modificados o corregidos.

De los factores climáticos, la altitud y el relieve son los de mayor importancia para el cultivo del manzano. En México, este frutal se cultiva entre los 1 400 a 2 500 m.s.n.m. Esta limitante se debe sobre todo a las exigencias climáticas que sólo a esa altura pueden ser cubiertas. En lo referente al relieve, es posible cultivarlo en cualquier tipo de terrenos no muy accidentados y donde la pendiente sea menor a 25 % (4), pues con un mayor porcentaje es imposible efectuar las labores culturales propias del cultivo.

En general, el clima debe de ser templado y semi-frío o frío en invierno(6).

De los elementos del clima, la temperatura junto con la precipitación son los de mayor importancia. En lo referente a la alta temperatura, ésta debe presentarse en forma variable a lo largo de las fases de desarrollo del árbol durante todo el año, sin exceder las características de resistencia que le confieren el componente genético (5).

Brom (4) señala como temperaturas medias óptimas las siguientes: - Temperatura máxima 32° - 34° C, Temperatura mínima -6° C, Temperatura media 18° - 22° C.

El extremo de resistencia de las variedades es de -39° C la mínima en período de latencia y 48° C la máxima, en general (6).

La influencia de temperaturas mínimas es de gran importancia, ya -

que actúa de diferente forma según la fase del ciclo anual en que se encuentre el árbol. Por un lado, durante la fase de reposo invernal, el manzano requiere, de acuerdo con la variedad, entre 600- a 1400 horas-frío (4), aunque existen variedades que con menos cantidad se satisfacen sus necesidades. Cuando este requerimiento no se satisface se presenta una vegetación irregular y caída de botones florales.

La resistencia que presentan los árboles a las temperaturas bajas durante el reposo invernal obedece, tanto a factores genéticos como a que en dicha época presentan tejidos poco suculentos, maduros y correosos, protección en las yemas por capas gruesas y enceradas, y en ocasiones con escamas vellosas que los aíslan (5).

A continuación se presenta un cuadro con los requerimientos de horas-frío de variedades cultivadas en México.

Cultivar	Horas-frío	Clasificación
Rome Beauty	1 000 - 1 300	muy alto
Golden Delicious	800 - 1 000	alto
Mc Intosh	800 - 1 000	alto
Starkrimson	800 - 1 000	alto
Delicious	800 - 900	alto
Red Delicious	700 - 800	medio
Red Rome	700 - 800	medio
Starking Delicious	700 - 800	medio

Cultivar	Horas-frío	Clasificación
Doble Red Delicious	700 - 800	medio
Jonathan	600 - 700	bajo
Winter Banana	500 - 600	bajo
Rayada	600 - 700	bajo
Anna	300 - 350	muy bajo
Tropical Beauty	300 - 400	muy bajo
Gravenstein	700 - 800	medio
Winesap	750 - 850	medio
Mayam	400 - 450	muy bajo

Fuente: (5).

En cambio, la presencia de temperaturas mínimas cuando se inicia - o está en pleno la actividad vegetativa, daña profundamente al árbol. Tales temperaturas en esta época generalmente se presentan en forma de heladas. Estas, aún cuando el árbol se encuentre en reposo pueden llegar a ser letales.

En México se consideran dos épocas posibles de heladas: las heladas tempranas o de otoño y las tardías o de primavera (5). Las heladas tempranas no son de gran importancia, pues para esas fechas la cosecha ya se ha realizado; únicamente en variedades tardías - pueden llegar a afectar ocasionando la muerte de brotes tiernos. En cambio, las heladas tardías ocasionan una deshidratación en los te-

jidos jóvenes y su consecuente muerte, sobre todo ésto se presenta en estilos y estigmas que son aún más sensibles. Tales heladas pueden ocasionar la muerte del individuo.

Según el estado de desarrollo, se han determinado las siguientes temperaturas de resistencia estando el árbol expuesto durante media hora a ellas (5).

Estado de desarrollo.	Temperatura de resistencia.
Yemas florales empezando a abrir	- 3.4° C
Plena floración	- 2.0° C
Inicio del crecimiento del fruto	- 1.7° C

El siguiente cuadro muestra la susceptibilidad a las heladas según la variedad.

Variedades tolerantes	Variedades susceptibles
Mc Intosh	Gravenstein
Winter Banana	Belle de Boskoop
Rome Beauty	Starking Delicious
Baldwin	Stayman Winesap
Astracan Roja	Winesap
Golden Delicious	Beverly Hills
Stayman Double Red	Cox's Orange Pippin
Reineta de Canada	Stark Earliest
Hibernal	Red June

Variedades tolerantes

Jonathan

Reineta de reinetas

Starkrimson

Worcester Permain

Northern Spy

Reineta de Mans

Grimes Golden

Lodi

Variedades susceptibles

Wealthy

Red Delicious

Richard

Fuente: (5).

Se considera como ideal en requerimientos de precipitación un clima con verano caliente y seco, con poca precipitación e inviernos moderadamente fríos y húmedos o secos (5). Sin embargo, en México - las regiones en que se cultiva el manzano, en específico Zacatlán - y Teziutlán, Puebla, existe una alta precipitación y humedad relativa en el verano.

Este hecho determina el ataque de patógenos, donde la única variedad que es resistente a ellos es la Rayada (5). En general, la alta precipitación impide la obtención de frutos de buena calidad, - pues motiva una falta de coloración, deficiente maduración, ausencia de aromas, manchas, deformaciones, alta acidez y bajo contenido de azúcares.

Conforme a lo anterior, se indica que para este frutal es conveniente una precipitación de 500 a 700 mm repartidos en 100 a 120 días del año (6).

Por el mismo motivo, se considera que los bajos requerimientos de precipitación se compensan con el establecimiento de un calendario de riegos conveniente, es por ello que en regiones semi-desérticas de diversos estados, tales como Chihuahua, Coahuila, Durango, etc. se ha desarrollado el cultivo de manzana y de otras especies frutales con requerimientos similares.

Es importante señalar que otra limitante para el cultivo que proviene también de la precipitación, es su presencia en forma de granizo. Esta se efectúa frecuentemente en zonas manzaneras de Chihuahua, Durango y otros estados. El granizo además de que provoca la caída de flores y hojas, afecta a los frutos dejando marcas de su presencia, lo cual le resta calidad.

Se ha mencionado que la humedad relativa alta durante el verano perjudica, ya que interviene en la aparición de patógenos. Esta misma condición puede ocasionar además el agrietamiento de frutos, el cual puede llegar hasta el mesocarpio. La gravedad de los daños dependerá de la resistencia que presenten las variedades a este elemento. Se consideran variedades muy susceptibles al agrietamiento a: Stayman Winesap, Jonathan, Belle de Boskoop. Cox's Orange Pippin

Wealthy y Stayman (5).

Otro daño originado por la alta humedad relativa es la presencia--- de zonas rugosas que en casos extremos llegan a cubrir grandes- - áreas del epicarpio (5), repercutiendo en la calidad de los frutos.

Sin embargo, la presencia de alta humedad relativa durante el in- - vierno, cuando los árboles están en reposo, regula las horas-frío - pues impide que haya calentamiento.

Es recomendable que haya una intensidad luminosa de 50 a 60 %, un-- mayor porcentaje puede afectar a los frutos y poca intensidad lumí-- nica impedirá la inducción floral y, en los frutos provocará la- - falta de coloración. En general, el manzano requiere entre 600 a- - 1 200 horas-luz durante la actividad vegetativa (4, 6).

Este frutal resiste fuertes vientos, pero durante la época de flo-- ración y fructificación lo dañan sensiblemente, ya que provoca la - caída de flores y frutos.

Se recomienda que el cultivo se establezca en suelos arcillo-areno-- sos o arcillo-limosos de estructura granular, con buen drenaje, pH- 5.5 a 6.5, con un máximo de salinidad de 0.2 a 0.6 % y que ofrez- - can una profundidad de 1.80 a 2.70 metros para que el cultivo ten-- ga éxito.

Uno de los aspectos de mayor importancia para el cultivo, que pro--

viene de la necesidad de que la gran mayoría de las variedades de manzano requiere de polinización cruzada, es el favorecimiento de los vehículos de transferencia del pólen. Entre ellos el principal es la acción de los insectos, en específico de las abejas y del abejorro, pues otros agentes como el viento y la gravedad son muy limitados para el desarrollo de esta actividad (5, 9, 49).

El medio ambiente es determinante para la acción de los insectos, sobre todo la lluvia, el viento y la temperatura. Así, la máxima actividad de las abejas se encuentra a los 30° C de temperatura y a los 10° C ésta se anula (5).

Por otro lado, la alta densidad de especies vegetales dentro de el cultivo, así como la presencia de plagas, debe prevenirse con anticipación, ya que pueden llegar a afectar el cultivo, sobre todo durante la etapa reproductiva.

1.6 Polinización y Fertilización.

A pesar de que las flores de manzano son hermafroditas, ello no determina la fecundidad de las mismas. Para que exista fecundidad es necesario que se lleven a cabo dos procesos: polinización o transferencia del pólen al estigma y fertilización, o fusión de los núcleos del gameto masculino con los núcleos del gameto femenino, incluyendo evidentemente el crecimiento del tubo polínico dentro del estigma.

La correcta realización de estos procesos requiere de la presencia de determinadas condiciones que favorezcan y permitan su realización. Dichas condiciones son: que la polinización se lleve a cabo cuando la flor esté completamente abierta, que la superficie del estigma este receptivo y que exista el fluido estigmático para que se adhiera el polen a éste, que el polen sea capaz de germinar y que el tubo polínico penetre hasta el óvulo para que se realice la fertilización (35).

Al ocurrir la fertilización se inicia el desarrollo del embrión y a la vez el desarrollo de las células que envuelven los carpelos para la formación del tejido carnoso del fruto. Para que haya desarrollo del fruto generalmente no es necesario que todos los óvulos sean fertilizados. Existen variedades que teniendo únicamente una semilla completamente formada, pueden desarrollar el fruto (35). También es posible que se forme el fruto sin la necesidad de fertilización o aún en presencia de ella cuando existe posteriormente algún impedimento para el desarrollo normal del embrión (5), pero esto solo ocurre por partenocarpia o apomixis y el resultado son frutos que varían un poco en forma en comparación con los normales (5, 35). Tales frutos se presentan sobre todo cuando la flor ha sido dañada por heladas (35).

En el manzano se considera que solo el 5 % de las flores que llegan a formar frutos producen una cosecha satisfactoria (5). Este bajo

porcentaje de frutos es normal, pues tanto química como físicamente, para el árbol sería imposible lograr mayores cantidades de frutos. Así, desde que se inicia la floración hasta la cosecha, se presentan comunmente desprendimientos de flores y caídas de frutos. A pesar de ello existen diversos fenómenos que afectan la formación y desarrollo de los frutos manifestándose a través de la esterilidad.

La condición normal o esperada de las flores hermafroditas supone que éstas sean capaces de autofecundarse satisfactoriamente, en cuyo caso es denominada variedad autofértil. Asimismo, cuando la variedad es capaz de fecundar a otra u otras, existe interfertilidad entre ellas facilitada por la polinización cruzada.

Sin embargo, la mayoría de las variedades o cultivares de manzano son autoestériles, por lo cual necesitan ser fecundadas por otra variedad.

De cualquier forma, no todas las variedades tienen la capacidad de fecundarse. Tal comportamiento es llamado interesterilidad, la cual puede ser en ambos sentidos entre dos variedades, al igual que la interfertilidad. De ahí la necesidad de implantar en los huertos dos, tres y hasta cuatro cultivares diferentes para favorecer la polinización y fecundación de las flores (5, 30, 35).

Middlebrook² estableció la siguiente relación entre fecundidad y - cosecha en el manzano.

Porcentaje de cuajado

	Fecundación libre (producción normal)	Fecundación cruzada sistemática (producción masiva)
Manzano	9	18

En el siguiente cuadro se mencionan los cultivares recomendados - para el establecimiento de un huerto en el que exista una buena - polinización de las flores.

Polinizadores de las principales variedades de manzano.

Variedades	Polinizadores
Rome Beauty	Jonare, Red Delicious, Starking - Delicious, Mc Intosh
Golden Delicious	Jonathan, Starking Delicious, De- licious, Winesap, Jonared, Star-- krimson
Mc Intosh	Golden Delicious, Red Delicious, - Jonathan
Starkrimson	Golden Delicious, Jonared, Stark- Earliest, Reina de Reinetas

Variedades	Polinizadores
Delicious	Jonathan, Golden Delicious
Gravenstein	Jonathan, Red Delicious, Calvilla- blanca
Red Delicious	Golden Delicious, Jonathan, Rome-- Beauty, Mc Intosh
Red Rome	Jonathan, Mc Intosh, Red Delicious, Starking Delicious
Starking Delicious	Golden Delicious, Jonathan, Winter- Banana, Reina de Reinetas
Doble Red Delicious	Jonathan, Golden Delicious, Red De- licious, King David
Jonathan	Red Delicious, Starking Delicious,- Winter Banana, Rome Beauty, Mc - - Intosh, Reina de Reinetas
Winter Banana	Golden Delicious, Jonathan, Cox's - Orange Pippin, Reina de Reinetas
Rayada	Autofértil, Golden Delicious
Anna	Parcialmente autofértil, Elach, Ma- yam, Ein Shemer, Michel
Tropical Beauty	Parcialmente autofértil, Elach, Ma- yam, Anna, Ein Shemer
King David	Jonathan, Golden Delicious, Red De- licious, Wealthy

Variedad	Polinizadores
Grimes Golden	Golden Delicious, Red Delicious, - Jonathan
Ein Shemer	Anna, Elach, Mayam, Michal, Auto-- fértil
Elach	Parcialmente autofértil, Anna, Ein Shemer,
Michal	Parcialmente autofértil, Anna, Ein Shemer, Elach
Mayam	Parcialmente autofértil, Anna, Ein Shemer, Michal
Jonared	Golden Delicious, Starking, Rome - Beauty
Cox's Orange Pippin	Mc Intosh, Calvilla Blanca, Golden Delicious, Rome Beauty, Jonathan
Winesap	Golden Delicious, Jonathan, Red- - Delicious
Wealthy	Mc Intosh, Calvilla Blanca
Yellow Transparent	Golden Delicious, Jonathan
Stark Earliest	Golden Delicious, Red Delicious, - - Mc Intosh, Jonathan
Lodi	Golden Delicious, Red Delicious

Fuente: (5), (4), (9).

Cusas de esterilidad.

Los factores que determinan esterilidad en las flores tienen diferentes orígenes, y en ocasiones ellos actúan en diversos grados - o bién existe interacción entre los mismos. Calderón (5) los divide de la siguiente forma.

- A. Esterilidad de origen genético.
- B. Esterilidad de origen citológico.
- C. Esterilidad de origen fisiológico.
- D. Esterilidad de origen morfológico.
- E. Esterilidad de origen ecológico o ambiental.

A. Esterilidad de origen genético.

La esterilidad de origen genético se manifiesta en el manzano por-- la incompatibilidad entre variedades o cultivares (interesterili-- dad) y la autoincompatibilidad.

El fenómeno de incompatibilidad sexual en angiospermas se ha clasificado en dos tipos: a) Sistema de incompatibilidad gametofítica, - en donde hay detención del crecimiento del tubo polínico ya encontrándose éste dentro del estilo, y; b) Sistema de incompatibilidad-esporofítica, en donde el pólen llega al estigma pero ahí se inhibe su crecimiento (Heslop-Harrison, 1978)³.

3 Confrontar (31).

Parece ser que este fenómeno es debido a la presencia de genes de tipo recesivo, que se manifiestan al encontrarse dobles, o sea, tanto en el grano de pólen como en el estilo. Este hecho determina la velocidad de penetración del tubo polínico a lo largo del estilo. Así, Al existir tales genes, el crecimiento del tubo es obstaculizado volviéndose más lento y, o se detiene completamente el crecimiento del tubo y muere, o llega tardíamente encontrando los óvulos en desorganización y descomposición (5)...

East⁴ menciona que todos los vegetales tienen este gen designado Sf que es el que controla el desarrollo del gametofito macho. Aún con ello, parece ser que existen variedades que carecen de genes recesivos de este tipo, tales como el perón de Canatlán, Golden Delicious y Jonathan (5).

B. Esterilidad de origen citológico.

La existencia de cultivares poliploides en el manzano, además de los normales diploides, determinan causas de esterilidad.

Se ha observado que el porcentaje de germinación del pólen de cultivares diploides es de 70 a 90 %; mientras que en cultivares triploides generalmente es de 10 a 30 % (5, 9). De la misma manera, en los cultivares triploides de manzano hay de 30 a 50 % de óvulos abortados (9).

4 Confrontar (9).

Sin embargo, al intercalar cultivares diploides con triploides o tetraploides, las primeras fertilizan a las segundas llegando a ser estas últimas muy productivas (9). Además, se ha demostrado que a pesar de que el grado de esterilidad es mayor en triploides, si las flores de éstos son vigorosas, tienen la capacidad de que el fruto llega a "amarrar" con relativamente pocas semillas (tendencia partenocárpica) (35).

C. Esterilidad de origen fisiológico.

Son diversos los factores fisiológicos que influyen en la esterilidad de las flores. Se menciona como uno de los principales a la nutrición y reservas existentes en el árbol, ya que influye en gran medida en la manifestación de otras alteraciones que igualmente provocan esterilidad de orden fisiológico o morfológico.

Es conocida la necesidad de que debe existir una buena nutrición y presencia de reservas en el árbol para el desarrollo normal de los órganos reproductivos, así como para que se efectúen los procesos que dan lugar a la obtención de frutos. En caso contrario, como respuesta se manifiestan dificultades en el desarrollo de las yemas florales que trae consigo la aparición de flores defectuosas e infértiles y de gametos débiles, en los cuales difícilmente se realizaría la fecundación, que si lograra ocurrir, el embrión posteriormente abortaría (5).

Por otro lado, la edad del árbol es un factor que influye determinantemente en el poder fecundante del pólen (5, 9). Sandsten⁵ probó que el porcentaje de germinación del pólen en manzanos viejos era de 39.8 % a las 28 horas; mientras que el pólen de árboles jóvenes de la misma variedad mostraba 56.5 % a las 19 horas.

Es común que en árboles viejos o débiles se presente una gran cantidad de flores, sin embargo, en ellas se manifiesta un bajo poder fecundante y una cosecha de frutos pequeños. En dichos individuos existe una alta relación C/N, característica de su condición y/o edad (5).

Otro factor que interviene es la posición de las flores, pues se ha comprobado que el pólen de las flores situadas en el segundo cuarto superior del árbol es de mayor valor. Se menciona que en el manzano, la parte superior del árbol produce el 49 % de la cosecha total (5).

D. Esterilidad de origen morfológico.

Muchas de las alteraciones de tipo morfológico son debidas principalmente a la mala nutrición del árbol, como se mencionó en párrafos anteriores. Así, la malformación de flores y órganos reproductivos, muchas veces son causa de este factor.

5 Confrontar (9).

En forma natural, existe una variedad de Malus apetalá y variedades que de ella se derivan, que carecen de estambres por lo cual son estériles totalmente (9).

E. Esterilidad de origen ecológico o ambiental.

Todos los factores y elementos que conforman un determinado medio ecológico, tales como temperatura, humedad relativa, viento, precipitación, horas-luz, etc., contribuyen en diferente medida a propiciar las reacciones y procesos de desarrollo en las plantas. Cualquier alteración, muchas veces de poca magnitud, provocan una modificación en el comportamiento normal de éstas.

En el manzano, una de las principales causas que actúa en la respuesta de floración, es la cantidad de horas-frío que recibe durante el período de reposo invernal, ésto es, el termoperíodo. Calderón (5) menciona que la disminución de horas-frío requeridas por los cultivares se traduce en desprendimiento de yemas florales y vegetativas, así como también por la apertura de flores retrasada e irregular, o bien por la falta de ésta.

Por otro lado, la temperatura influye de manera determinante en el desarrollo de la flor y en los procesos requeridos para la fecundación, como la germinación del pólen y la penetración del tubo polínico hasta la realización de la fertilización. Así, una baja temperatura provocará retardo en la germinación del pólen, mientras que

si se presentan temperaturas elevadas ésta se acelera, pero puede provocar un retraso en la maduración del pólen (9).

Asimismo, una elevada temperatura coincidente con un bajo porcentaje de humedad relativa durante la floración provoca la desecación del líquido estigmático impidiendo la fecundación, y en el caso contrario, se impide la dehiscencia de las anteras cuando el estigma se encuentra receptivo (5).

La lluvia también es un factor importante durante la floración ya que impide la polinización, pues además de que lava los estigmas, evita la dehiscencia de las anteras y la acción de los insectos polinizadores (5, 9).

Otro elemento que afecta a las flores es el viento, pues además de que cuando adquiere cierta velocidad provoca el desprendimiento de flores y frutos, deseca el líquido estigmático.

Gardner y colaboradores⁶ estiman que la luz influye en el cuajado del fruto, de tal manera que es vital durante los diez días siguientes a la plena floración.

1.7 Gametogénesis y Embriología.

Las siguientes observaciones que se presentan indican sobre todo -

6 Confrontar (9).

el desarrollo del gameto femenino y la fusión de núcleos, incluyendo la doble fertilización.

Del megasporangio u órgano femenino se diferencian un pequeño porcentaje de óvulos cuando los brotes de flor se encuentran en el estado de desarrollo de "brote cerrado". A continuación se inicia una meiosis en la que se presenta una profase normal seguida por diplotene, diacinesis y metafase también normales. Durante la anafase se nota, en los estados tempranos, que algunos cromosomas al separarse sufren un retardo en su movimiento hacia los polos. Ya en la telofase los cromosomas quedan incluidos comunmente en el núcleo de la célula. Siguiendo la meiosis I ocurre la citoquinesis, cuando la flor se encuentra en el estado de "rosa", casi la totalidad de los óvulos desarrollan megasporas funcionales y algunas de ellas se dividen mitóticamente para dar lugar a los sacos embrionarios doblemente nucleados (son consideradas megasporas funcionales aquellas células provenientes del megasporocito y en las cuales ocurre un alargamiento, el que probablemente es debido a la acción de la desintegración de las tres células producto de la meiosis - (88)-).

Después, los núcleos de los sacos embrionarios se dividen mitóticamente hasta tener ocho núcleos. Los núcleos polares migran al final del chalazal, mientras las antípodas degeneran rápidamente.

El huevo fertilizado se muestra más grande que aquel que no lo es

tá, observandose en el primero dos núcleos. Mas tarde, el huevo - fertilizado se divide con un retraso de hasta dos días en comparación con los núcleos que dan lugar al endospermo. Después de la división del cigoto, cada célula resultante aparentemente se divide-- en diferentes proporciones, siendo común observar embriones conte-- niendo 3, 4, 5, 6 ó 7 células; mientras que en el núcleo del endospermo se observan 1, 2, 4, 8, 16, etc., células.

Parece ser que en variedades diploides se presentan ciertas irregularidades como (88):

- Entre dos días antes de la antesis hasta cuatro días después de - la polinización, un porcentaje aproximado de 20 % de óvulos conte-- niendo sacos embrionarios están en cierto estado de rompimiento ma-- nifestándose comúnmente por desintegración nuclear o desorganiza-- ción general del saco embrionario.

- Existe un cierto desarrollo de megasporocitos supernumerarios, - - que por división meiótica producen megasporas funcionales y sacos-- embrionarios supernumerarios.

- En un bajísimo porcentaje de óvulos hay evidencias de que no ocu-- rre la megasporogénesis.

- Alrededor de 1 en 1 200 óvulos se presentó un saco embrionario- - en el chalazal y otro en el micrópilo, de tamaño normal este últi--

- También se presenta únicamente una sola fertilización y en otras ocasiones sólo ocurre la fertilización doble.

Parece ser, además, que los sacos embrionarios supernumerarios en ocasiones interfieren en el desarrollo del saco embrionario primario.

II. LOS PROCESOS CELULARES EN LOS VEGETALES.

2.1 Los procesos celulares.

Todos los organismos están sometidos a dos tendencias opuestas y -- de la resultante de sus acciones mútuas depende el conjunto de ca-- racteres que cada uno posee (13). Dichas tendencias son la heren-- cia y la variación. Por herencia se entiende que es la tendencia de los seres vivos a reproducir fielmente las características de sus-- progenitores, y la variación es la tendencia que se manifiesta en-- los individuos para diferenciarse unos de otros.

Las diferencias entre los organismos, aún con sus progenitores, de-- penden de la interacción entre su información genética (herencia) -- y el medio ambiente (3). La constitución genética (material heredi-- tario) determina una variación que es intrínseca de cada organismo, variación que depende del origen de este último y que le acompaña-- toda la vida: La variación ecológica, que corresponde a los facto-- res externos, actúa independientemente del origen del organismo, no es heredable y puede variar considerablemente a lo largo de toda la vida del organismo.

Para hablar de herencia y constitución genética en un organismo es-- necesario introducir el concepto de célula. Se dice que la célula-- (Gr. kitos, celda; Latín cella, espacio vacío) es una masa de pro-- toplasma limitada en su espacio por una membrana celular y que po--

see un núcleo. El protoplasma que circunda al núcleo es conocido como citoplasma, distinguible del carioplasma que es el protoplasma del núcleo (14). Sin embargo, ésta es una idea muy vaga que no describe en sí a la célula. Una idea más precisa que describe a la célula es la de Jinks (25): "... la célula es una unidad compuesta y, a no dudar, la unidad básica de la vida". Y más adelante continúa: "... entre estas unidades biológicas¹, la célula se distingue por ser la unidad más pequeña capaz de reproducirse de modo cabal en otra unidad semejante. Sólo la célula origina otras células". Puede agregarse que la célula tiene la capacidad de crecer y diferenciarse, además es homeostática.

La célula está constituida por diferentes organelos, cada uno de los cuales posee una o dos membranas originando una compartamentalización estructural y funcional dentro de ella. Sin embargo, para el fin de este trabajo se hablará específicamente del núcleo, organelo que contiene el material genético, sin olvidar las interacciones existentes entre los demás organelos que componen a la célula ni las que se dan entre célula y célula.

A lo largo del ciclo de vida celular, la actividad nuclear cambia considerablemente. A continuación se describe la estructura general del núcleo en su estado de aparente reposo (núcleo interfásico).

1 Haciendo una comparación entre célula y otras unidades de vida menores como virus, genes y cromosomas.

Las estructuras reconocidas por medio de material fijo y teñido -- son: a) membrana nuclear, que separa al núcleo del citoplasma; b) - nucleoplasma, cariolinfa o jugo nuclear; c) cromatina, y d) nucleolo.

a) La membrana nuclear depende del sistema vacuolar citoplásmico, - y se deriva del reticulo endoplásmico (14). Además, esta membrana-- parece estar en contacto activo (a través del retículo endoplásmi-- co) con muchas de las membranas citoplásmicas (47). La membrana nuclear consta de dos capas porosas. Hacia el interior del núcleo los poros están generalmente alineados con canales de nucleoplasma si-- tuados entre masas condensadas de cromatina. El número de poros va-- ría de 40 a 145 por micrómetro cuadrado² en núcleos de diversas- - plantas y animales (14). Los poros se encuentran rodeados por unas- estructuras circulares denominadas ánuos o anillos de gránulos. - Los poros y los ánuos se denominan complejo poroso de la membrana- nuclear. Los ánuos parecen estar asociados a túbulos anulares que- son extensiones que se proyectan hacia dentro del núcleo y hacia el citoplasma. También existen unos gránulos en el exterior (21).

Se ha sugerido que los poros son vías para el intercambio de macro- moléculas. Los ánuos pueden regular el intercambio en relación al- tamaño y la posible naturaleza química de la sustancia penetrante.

$$2 \mu\text{m}^2 = (10^{-6})^2 \text{ m}^2$$

Es importante mencionar que la impermeabilidad de la envoltura nuclear no es fija, ya que varía en diferentes tipos de célula y es mínima durante la división. Tales diferencias son atribuidas a cambios en la naturaleza del material anular³.

b) El nucleoplasma o jugo nuclear llena la mayor parte del espacio nuclear. Este se compone de regiones de cromatina sin condensar.

c) La cromatina tiene un aspecto de red y está formada por numerosos filamentos muy largos y extremadamente delgados, arrollados en una hélice muy abierta. Estos filamentos se denominan cromonemas, y es posible que exista anastomosis⁴ entre ellos (13). Las regiones sin condensar de cromatina corresponden a la llamada eucromatina (Gr. eu, verdadera), y las regiones condensadas a la heterocromatina (Gr. Heteros, otro). Los filamentos de cromatina enrollados son llamados cromocentros. Estos filamentos están compuestos esencialmente de nucleoproteínas, que son el componente principal de los cromosomas. Los cromosomas (Gr. chroma, color; soma, cuerpo) o cuerpos coloreados, son los únicos elementos de la célula que se tornan púrpura al teñirlos con Feulgen (más adelante se hablará de ellos con mayor detalle).

La importancia de la cromatina radica en que contiene la unidad mo-

3 Confrontar (14).

4 Unión de unos elementos anatómicos con otros de la misma planta.

lecular de transmisión y manifestación de las características hereditarias: el ácido desoxirribonucléico (ADN).

El ADN es un largo polímero que está compuesto por una o más cadenas de subunidades, los nucleótidos. Cada nucleótido se compone de un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos (desoxirribosa) y una base púrica (adenina o guanina) o pirimídica (citosina o timina). Todos los nucleótidos se diferencian sólo en la purina o pirimidina específicas unidas al azúcar. Dentro del polímero de ADN los nucleótidos están unidos en cadenas mediante enlaces fosfodiéster entre los carbonos 5' y 3' de los residuos de azúcar adyacentes. Watson y Crick (1953)⁵ conciben la conformación de la estructura del ADN como dos cadenas de nucleótidos enrolladas entre sí formando una doble hélice enrollada alrededor del mismo eje, y retenida simultáneamente por puentes de hidrógeno entre sus bases. Watson (54) llegó a la conclusión de que las bases que se unían para dar lugar a los puentes de hidrógeno, manteniendo el diámetro de la doble hélice y el ancho entre las dos cadenas, eran los pares adenina-timina y guanina-citosina y que, debido a la disposición de los puentes de hidrógeno, se restringía el apareamiento a estos pares puesto que entre adenina y timina se forman dos puentes, y entre guanina y citosina tres.

5 Confrontar (55).

Debido a la restricción en el diámetro de la hélice y a la disposición de los puentes de hidrógeno entre los pares de bases, se forma una secuencia de bases complementaria en las dos cadenas nucleotídicas de la doble hélice, de tal manera que una secuencia dada en una cadena es compatible únicamente con una sola secuencia en la otra cadena. A la vez las dos cadenas son antiparalelas, puesto que la unión azúcar-fosfato corre a lo largo por la parte exterior de la unión de las dos cadenas y las bases se encuentran hacia el interior de dicha unión.

Las dos cadenas no se encuentran igualmente separadas en la doble hélice; hay un espacio mayor que alterna con un espacio menor, produciendo "surcos" grandes y pequeños que se disponen a lo largo y en la parte exterior de la molécula.

A pesar de la estabilidad esencial de la molécula de ADN, debida a la gran cantidad de puentes de hidrógeno, conviene asentar su papel como conductor de la información genética, por lo cual es evidente que la doble hélice no es una estructura totalmente fija y rígida, sino que se encuentra sometida a una considerable deformación interna de manera continua (12). Este aspecto dinámico de la estructura en doble hélice se manifiesta con el posible mecanismo de la replicación del ADN propuesto por Watson y Crick (55). "Si se separan las cadenas, y cada cadena separada forma una copia complementaria de sí misma mediante la constitución de pares de bases-

apropiadas, el resultado final serán dos nuevas hélices con una secuencia de pares de bases idéntica a la secuencia de la doble hélice original y otra nueva".

La doble cadena helicoidal, estructura secundaria del ADN, puede encontrarse más constreñida, con lo que motiva una estructura terciaria donde la cadena estará superenrollada y dará origen, en algunos casos, a moléculas cíclicas (12). Existe además una estructura cuaternaria del ADN, ésta es un superempaquetamiento de cromatina que se lleva a cabo durante la división celular y que da lugar a los cromosomas. Las estructuras secundarias y terciarias se encuentran en el núcleo interfásico.

Otro aspecto importante sobre la molécula doble de ADN en una célula típica es que ésta se encuentra directamente asociada con un grupo específico de proteínas nucleares, las histonas, que constituyen el material genético de naturaleza nucleoprotéica.

Se han encontrado cinco tipos diferentes de histonas que se encuentran unidas al ADN mediante una interacción iónica, ya que muchos de sus aminoácidos se encuentran cargados positivamente y se asocian con los grupos cargados negativamente en el ADN (54).

Kenberg y Klug (80) mencionan que hay una partícula repetitiva de nucleoproteínas (que abarca aproximadamente 200 pares de nucleótidos) llamada nucleosoma. Esta partícula está formada por un octámero de histonas, asociado de tal manera a la doble cadena de ADN,

que este se encuentra arrollado alrededor de las histonas. El octámero está formado por los siguientes tipos de proteínas: H2 A, H2 B, H3 y H4⁶. La conformación del octámero de histonas muestra que éste es el que fuerza al ADN a seguir el trayecto superhelicoidal. La quinta histona, H1, se encuentra implicada en la condensación adicional de la fibra de cromatina y se ubica lateralmente a la cadena de ADN.

Actualmente se estudia el hecho de que haya alguna relación entre las histonas y la transcripción o represión de los genes.

Entremezcladas en las áreas de cromatina, han sido reconocidas varias estructuras de ARN (ácido ribonucleico) y otro tipo de proteínas denominadas residuales (ADN polimerasa y ARN polimerasa). La función del ARN_m consiste en llevar la información necesaria a los ribosomas para la síntesis de proteínas. Las proteínas residuales intervienen en la replicación del ADN y del ARN.

El ADN está organizado en unidades pequeñas denominadas genes que comprenden entre 600 y 1 800 pares de nucleótidos (53), de tal manera que cada molécula de ADN contiene miles de genes (79). Cada gen es responsable de un mensaje genético que define una cierta característica específica en la célula y/u organismo (13, 53).

6 La nomenclatura dada a las histonas se debe a la separación que cada una exhibe en experimentos de cromatografía.

La longitud de separación entre un gen y otro en una cadena de ADN no es igual, en ocasiones apenas se encuentran separadas por pocos nucleótidos (13, 53). Parece ser que las regiones que separan a los genes tienen poca actividad y corresponden a segmentos de heterocromatina, mientras que los genes de gran actividad dentro del ADN, son parte de la eucromatina (13). Generalmente existe mayor cantidad de zonas heterocromáticas que de eucromáticas.

El mensaje genético contenido en cada gen estructural tiene la cantidad de información necesaria para codificar una secuencia de aminoácidos en una cadena polipeptídica y el de un gen regulador contiene la información necesaria para regular la expresión del gen estructurado. Un aminoácido es codificado por tres nucleótidos (tripletes) que se denomina codón; así, de acuerdo a la clave genética en el ADN, que son cuatro nucleótidos en una secuencia específica, permite sesenta y cuatro combinaciones de éstos asociadas en tripletes, que corresponden a sesenta y cuatro codones. 61 codones codifican para los veinte aminoácidos estándares, componentes de las proteínas y los tres restantes actúan como señales de terminación de la cadena polipeptídica naciente durante la expresión de la información del gen mediante la síntesis de proteínas. Un aminoácido puede estar especificado por dos y hasta por seis codones diferentes (96).

El gen no es la unidad inferior del sistema genético, puede descom-

ponerse en unidades menores que se encuentran localizadas dentro -- del gen primitivo en orden lineal (13).

La sección de un cromosoma que es ocupada por un "gen primitivo" -- es denominada locus génico. Este puede subdividirse en unidades -- más pequeñas (un promedio de 500 a 1 500 (58)) por fenómenos de intercambio. Dichas unidades se pueden relacionar con los diferentes -- alelomorfos⁷ de un mismo gen. Sin embargo, el gen es el que deter -- mina cierta función o carácter, y la regulación de estos depende -- de su estructura génica (13).

d) El nucleolo (puede ser uno o varios) aparece dentro del núcleo -- en forma de un gránulo denso. Es una estructura homogénea, aunque -- algunas veces se notan en él pequeños corpúsculos o vacuolas. Fre -- cuentemente es contíguo a la membrana nuclear, y algunas de las va -- cuolas y material de su parte densa parece que pasan hacia el cito -- plasma. Existen cuatro componentes que pueden reconocerse dentro -- de él: zona granular; zona fibrilar, matriz o zona amorfa y cromat -- ina nucleolar asociada. La zona fibrilar está compuesta de finas -- fibras que ocupan la región central del nucleolo. La zona granular -- frecuentemente ocupa la región periférica del mismo, que está cir -- cundada por cromatina asociada. La matriz es una formación amorfa -- en la cual los componentes granulares y fibrilares pueden estar --

7 Alelomorfo, cada una de las formas alternativas de un gen que se -- halla en el mismo locus en cromosomas homólogos.

suspendidos. La cromatina nucleolar asociada está compuesta por fibras situadas alrededor del nucleolo y que se extienden hacia el interior; estas fibras pueden ocupar áreas especiales dentro del nucleolo o pueden estar extendidas difusamente (14).

2.2 División celular.

Existen dos tipos diferentes de división celular. El primero de ellos denominado Mitosis se lleva a cabo en células somáticas. Este proceso se encuentra asociado con la multiplicación vegetativa de núcleos, células, y en general con la reproducción asexual de organismos. La Meiosis, segundo tipo de división celular se lleva a cabo en tejidos especializados para dar origen a células sexuales, denominadas gametos (megaspóra y microspóra en vegetales) que posteriormente por fusión forman el cigoto, del cual, por medio de mitosis sucesivas surge un organismo completo.

Con respecto al momento en que se inicia la división celular, algunos autores mencionan que existe un equilibrio entre el volumen celular y el volumen nuclear. Cuando la célula crece, llega un momento en que el contenido de citoplasma excede al contenido de nucleoplasma y entonces ocurre la división celular para conservar la proporción adecuada de cada uno de ellos. Según De Robertis (14), al hecho de que las masas estén en estado de equilibrio se le llama índice nucleoplásmico (N. P.), que se expresa numéricamente como:

$$NP : \frac{V_n}{V_c - V_n}$$

donde:

V_n es el volúmen nuclear, y

V_c es el volúmen celular

Este equilibrio no sólo se refiere a una relación de volúmen, implica también una relación química.

Sin embargo, Wolf (55) menciona que se ha supuesto que el inicio de la división celular (Mitosis) tiene lugar cuando se produce un aumento en la masa celular por encima de un nivel determinado, pero que se han encontrado excepciones a esta hipótesis y se acepta como normal que, aunque la división celular sigue al aumento de una masa celular, este aumento por sí solo no es suficiente para iniciar la división. Continúa diciendo: "... hasta el momento se desconoce el mecanismo iniciador de la división, aunque probablemente esté formado por una serie de interacciones entre el núcleo, el citoplasma y el medio ambiente extracelular, con la activación de genes u operones que codifican la sustancia iniciadora".

Durante el ciclo de vida de una célula ocurren diferentes cambios que incluyen esencialmente tanto la preparación del material genético para la división como el proceso mismo. Finalizada una división (Mitosis), se inicia un período de logitud variable denomina-

do G_1^8 , en el cual hay un reacomodo en la célula donde existe ya -- la cantidad normal de ADN. En cierto momento se inicia un período de síntesis o replicación de ADN denominado G_2 , que es una fase de preparación para la división. Los períodos G_1 , S y G_2 componen la -- interfase del ciclo celular. Al término de G_2 se inicia el período de división celular y división nuclear denominado M, después del -- cual la célula puede o no continuar dividiéndose mitóticamente, o -- iniciar una diferenciación denominada ocasionalmente como período -- G_0 de la célula. En general, el ciclo celular puede considerarse -- como un proceso controlado, cuya progresión normal depende de la -- acción consecutiva y/o simultánea de una serie de genes.

El tiempo que dura el ciclo celular varía según el tipo de célula -- de que se trate. La variación de los períodos en diferentes tipos -- de células se da básicamente en el tiempo de duración del período -- G_1 , mientras que S, G_2 y M permanecen más o menos constantes. Wolf -- (55) menciona que la duración del período G_1 depende de las condi -- ciones fisiológicas de la célula. El mismo autor cita que en la ma -- yoría de las células eucariotas el período G_1 puede durar desde -- 3 a 4 horas hasta días, meses o años. También menciona que las con -- diciones fisiológicas de la célula afectan muy poco a S y G_2 , y que generalmente son contínuas una vez disparado el mecanismo del pe -- ríodo G_1 . S dura de 7 a 8 horas y G_2 puede durar de 2 a 5 horas en

8 G viene de gap, o sea brecha.

la mayoría de las células. El período M puede variar en su duración desde 5 a 10 minutos hasta varias horas. Una media para este período se puede situar entre los 30 minutos y 2 a 3 horas.

Garber (21) estima los valores aproximados de los períodos del ciclo como sigue: M entre 5 y 10 %; G_1 entre 30 y 40 %; S entre 30 y 50 %; y, G_2 entre 10 y 20 %.

2.2.1 Mitosis.

Durante la división celular la cromatina está sujeta a cambios en su condensación, organización nueva que da origen a los cromosomas.

Se considera cromosoma a cualquier componente nuclear dotado de una organización especial, individual y en función. Es también capaz de reproducirse a sí mismo y de mantener sus propiedades morfológicas y fisiológicas a través de sucesivas divisiones celulares (14).

La cantidad de cromosomas varía de un género a otro, de una especie a otra, y puede incluso llegar a cambiar en individuos de la misma especie. Estos normalmente se encuentran por pares en las células somáticas, condición que lleva el nombre de diploidía. Por otro lado existen organismos en los cuales es normal encontrar un solo juego de cromosomas; a esta condición se le llama haploidía.

La mitosis (Gr. mitos, fibras) es el fenómeno por medio del cual el material celular se divide igualmente en dos células hijas. Por

medio de la mitosis la continuidad del juego de cromosomas es mantenida, de tal manera que en la división nuclear cada célula hija recibe exactamente el mismo número de cromosomas que el de la célula madre.

La mitosis comprende tanto a la división nuclear - o cariocinesis - como a la división celular - o citocinesis -. Este proceso se describe generalmente en base a las observaciones de la división nuclear. Si bien el proceso es contínuo, la mitosis se ha dividido en diferentes fases de acuerdo a las características que se presentan y que pueden ser fácilmente identificadas.

Al término del período G_2 se inicia la mitosis con la profase. La primera indicación del inicio de esta fase es la desaparición gradual de la red de cromatina, que se organiza en filamentos definidos por un acortamiento y engrosamiento debido a una condensación por arrollamiento, que recibe entonces el nombre de cromosomas. Si, como se cree, existe anastomosis entre los filamentos cromatínicos en el núcleo en reposo, ésta desaparece poco después de iniciarse la profase (13). Se observa que cada cromosoma consta de dos fibras espiraladas y enrolladas una sobre otra. Cada una de estas fibras es llamada cromátida. A medida que avanza la profase se hacen visibles las llamadas constricciones primarias del cromosoma, situadas paralelamente y unidas de manera íntima, que contienen en su interior una región especializada denominada centrómero o cine-

tócoro. Los centrómeros dividen a las dos fibras, y a cada filamento que queda a uno y otro lado del centrómero se le denomina brazo del cromosoma o telómero. Mientras sigue avanzando la profase, las cromátidas van engrosando y se vuelven más cortas. Al término de la condensación, las cromátidas de cada cromosoma se desenrollan quedando más o menos paralelas.

A lo largo del cromosoma también pueden presentarse otros estrechamientos denominados constricciones secundarias, que son extendidas y constantes en su posición. Ciertas constricciones secundarias están íntimamente asociadas con la formación de los nucleolos; a estas zonas se les llama organizadores nucleolares. Generalmente éstos se encuentran en dos de los cromosomas de cada juego. Dichos cromosomas son denominados cromosomas nucleolares.

Mientras ocurre la condensación de los cromosomas, el nucleolo va haciéndose más pequeño hasta desaparecer. Los cromosomas empiezan a desplazarse hacia la periferia del núcleo; este desplazamiento aparentemente es llevado por los centrómeros. La profase termina con la fragmentación y desaparición de la membrana nuclear. El material nucleolar es liberado dentro del citoplasma.

La transición de profase a metafase en ocasiones es denominada pro-metafase. En esta pequeña fase se forma una estructura denominada huso acromático (13). De Robertis (14) postula que las fibras del huso acromático se desarrollan a partir del centrómero y crecen ha-

cia los polos de la célula. Las fibras del huso acromático están compuestas por microtúbulos, que son pequeñas estructuras cilíndricas generalmente arregladas en grupos paralelos que siguen un curso lineal con pequeñas curvaturas. Los cromosomas son fijados a algunas de las fibras por el cinetócoro. Las fibras del huso que se encuentran conectadas a los cromosomas son llamadas fibras cromosomales, y aquellas que se extienden sin interrupción de un polo al otro se llaman fibras continuas. Cada fibra está formada por cuatro o más microtúbulos. La cantidad de microtúbulos por huso varía de 500 a 1 000 y en algunas células de vegetales superiores puede llegar hasta 5 000 (55).

Los microtúbulos son cilindros, su pared parece estar formada por un círculo de aproximadamente 13 subunidades (18, 55). Se ha supuesto, debido a experimentos realizados, que los microtúbulos del huso se forman a partir de un conjunto citoplásmico de unidades que se encuentran en forma de subunidades protéicas, desde este punto de vista, el microtúbulo sería un polímero formado a partir de un conjunto de proteínas monoméricas. Al parecer la proteína responsable de la formación del huso es la tubulina (55).

Una vez fijados los cromosomas a las fibras, éstos empiezan a desplazarse hacia el ecuador por medio de movimientos oscilatorios hasta quedar orientados radialmente en el plano ecuatorial, formando la placa ecuatorial. Wolf (55) llama a este desplazamiento de los

cromosomas al centro del huso metacinesis; sin embargo, se desconocen las bases moleculares de este movimiento.

La metafase se inicia cuando los cromosomas se encuentran alineados en el ecuador del huso y siguen unidos a las fibras del mismo. Si hay cromosomas pequeños, éstos generalmente se sitúan en el interior, mientras que los largos se mantienen en la periferia con los brazos extendidos hacia el citoplasma. En ocasiones los extremos de los brazos de los cromosomas más largos pueden doblarse y dirigirse al azar hacia los polos (14, 55).

La siguiente fase, la anafase, se inicia con la separación de los centrómeros y las cromátidas hermanas, iniciando ambos un movimiento hacia los polos del huso. Todos los cromosomas se separan e inician este movimiento al mismo tiempo. Existen varias hipótesis sobre el mecanismo de desplazamiento de los cromosomas hacia los polos del huso, sin embargo se desconoce en realidad qué es lo que ocurre. Lo que sí se ha observado es que las fibras cromosómicas del huso se acortan de un tercio a un quinto de su longitud inicial, mientras que las fibras continuas se alargan. En este movimiento el centrómero parece arrastrar a las cromátidas. Los cromosomas aquí toman una forma específica dependiendo del lugar donde se encuentre el centrómero. Se dice que un cromosoma es telocéntrico cuando el centrómero se encuentra en uno de los extremos de la cromátida; acrocéntrico cuando el centrómero se encuentra situado de--

de tal manera que divide a los brazos del cromosoma en uno muy pequeño y uno mayor; submetacéntrico cuando los brazos también son diferentes; metacéntrico, cuando el centrómero se halla situado en el centro, teniendo el cromosoma brazos iguales.

El final de la anafase se distingue cuando los cromosomas se han aproximado a los polos, aunque no llegan completamente a éstos. En este momento se inicia la telofase, fase final de la mitosis. En esta fase, los cromosomas empiezan a difundirse o desenrollarse formando masas de cromatina mientras que segmentos discontinuos de membrana nuclear empiezan a unirse hasta rodear las masas de cromatina, quedando con ello completamente separadas del citoplasma. En esta misma fase, del organizador nucleolar va reorganizándose el nucleolo. Al mismo tiempo que se desenrollan los cromosomas y se forma la membrana nuclear, ocurre otro proceso denominado citoquinesis, que incluye la segmentación y la separación del citoplasma.

Durante la anafase se empieza a formar un conglomerado de proteínas denominado fragmoplasma que se encuentra en la periferia de la célula. Las fibras del huso desaparecen, quedando cierta cantidad de ellas en el ecuador; además, se observan vesículas aparentemente derivadas del Complejo de Golgi que se colocan alrededor de los microtúbulos, como también masas de material denso que se colocan cerca de los mismos. El fragmoplasma va creciendo debido a la adición de microtúbulos y vesículas, hasta extenderse a través del plano ecuatorial. Las vesículas aumentan de tamaño y se fusionan

hasta que las células hijas quedan separadas por membranas plasmáticas continuas. Mientras el fragmoplasto se transforma en la placa celular, la fusión de las vesículas lleva consigo la formación de la pared celular primaria. Más tarde otras microfibrillas de celulosa se condensan en la pared exterior de las células hijas.

Existen unas conexiones citoplásmicas finas denominadas plasmodesmas, que atraviesan la placa celular y comunican a las células hijas adyacentes (14).

Después de la división, las dos células hijas pueden tomar caminos diferentes: cualquiera de ellas puede entrar nuevamente al estado G_1 del ciclo celular para después volver a dividirse; la otra célula hija puede salirse del ciclo celular para ya no dividirse y entonces pasar a una fase estacionaria G_0 , donde posteriormente puede iniciarse la diferenciación.

2.2.2 Diferenciación.

Hess (24) menciona que la célula madre siempre está polarizada de acuerdo a su posición y que los dos polos que posee son diferentes uno del otro. Además, durante la división surge un obstáculo perpendicular al eje de polaridad, de tal manera que las células hijas serán diferentes con respecto a las estructuras y sustancias distribuidas a lo largo del eje de polaridad, mas no en cuanto a los factores hereditarios. De esta manera, al ser materialmente di-

ferentes las células hijas, puede entenderse también como un proceso metabólico diferente que se puede iniciar o inhibir en cada célula por diferentes mecanismos reguladores, incluyendo la actividad genética. Estas condiciones específicas difieren dentro de cada célula en grado tal que una puede entrar nuevamente al ciclo mitótico mientras que la otra inicia la diferenciación.

La diferenciación puede definirse como el proceso de cambios progresivos variados de células en el curso de desarrollo de un individuo. De Robertis (14) también menciona que la especialización progresiva en estructura y función constituye, en sentido restringido, diferenciación celular; además que es un proceso por el cual surgen diferencias estables entre las células de un individuo.

Se ha hablado sobre el hecho de que cada célula actúa en forma independiente en cuanto a la fase siguiente a la división celular de acuerdo al material que exista dentro de ellas; sin embargo, no se conoce la importancia real de los mensajes entre células y la respuesta celular a estos (95).

2.2.3 Meiosis.

Otro cambio que puede tener lugar durante la división celular (mitosis) aparte de la diferenciación, es la meiosis. La meiosis (Gr. meioun, disminuir) es la base de la recombinación genética y de la división reduccional de los cromosomas, y en los vegetales es el conducto que lleva a la formación de los gametos.

La meiosis se lleva a cabo en ciertos tejidos especializados para el propósito de reproducción en una planta madura. La importancia de la división reduccional de los cromosomas y la formación de los gametos en el proceso de meiosis es debida a que en la reproducción sexual, por el proceso de fertilización, se fusionan los gametos (uno femenino y otro masculino) para formar el cigoto, célula iniciadora de un nuevo individuo.

Si los gametos contuvieran el mismo número de cromosomas que cualquier otra célula de la planta, a través de la fertilización se duplicaría el número de cromosomas en cada generación. Esto se evita por medio de la meiosis.

En el proceso de división por mitosis, cada replicación del material genético va seguida por una división del núcleo; mientras que en la meiosis, cada replicación va seguida de dos divisiones del núcleo, de las que resultan gametos con la mitad del número somático de cromosomas.

Las células destinadas a entrar en meiosis siguen normalmente las fases G_1 y S del ciclo celular. En experimentos realizados, se ha comprobado que los primeros cambios irreversibles que conducen a las células a meiosis ocurren al inicio del período G_2 (55). Se desconoce la naturaleza de este cambio, pero es probable que se deba a la actividad de uno o dos genes que controlan el ciclo de división, pues se sabe que muchos aspectos del proceso meiótico se

encuentran bajo control genético y pueden ser modificados por mutación (55).

La interfase premeiótica y la interfase premitótica tienen mínimas diferencias entre sí. Se ha demostrado que la replicación del material genético durante la interfase premeiótica puede extenderse a través de periodos de tiempo mayores que en la interfase mitótica-- (47). Asimismo, la meiosis tiene una duración de tiempo mayor que la mitosis dentro de la misma especie.

La meiosis, como se menciona arriba, es el proceso por el cual los cromosomas son separados en células sexuales y su número se reduce de la condición diploide a la haploide. Este proceso se lleva a cabo por medio de dos divisiones nucleares sucesivas que a continuación se describen.

División meiótica I.

La profase I en meiosis es larga y, a pesar de ser un proceso continuo, se divide en cinco estadios: leptonema o leptoteno; zigonema o zigoteno; paquinema o paquiteno; diplonema o diploteno, y;-- diacinesis.

Durante el leptonema (Gr. leptos, delgado; nema, hebra) se observan en el núcleo los cromosomas (que se encuentran en número diploide) como hebras delgadas y extendidas; además, los cromosomas-- presentan una serie de constricciones a lo largo de las cromátidas--

denominadas cromómeros. Se cree que estas constricciones representan condensaciones de material nucleoprotéico, o bien, que son regiones probablemente formadas por diferencias en el grado de condensación de las fibras de la cromatina.

En el leptonema, el cromosoma está constituido por dos cromátidas denominadas en ocasiones leptonemas, que durante dicho estadio no son visibles y aparecen como una sola unidad. Mientras transcurre el leptonema, los cromosomas se van condensando y acortando. En algunas plantas se ha observado que los cromosomas se agrupan a un lado del núcleo formando una masa irregular llamada nudo sinécético (sinicesis, reducción) (21, 47).

El zigoteno (Gr. zygon, juntar) se inicia al comenzar el apareamiento entre los cromosomas homólogos y mas exactamente entre puntos individuales correspondientes de cada homólogo (23). Este proceso es llamado sinapsis y puede iniciarse en cualquier parte de la longitud de los cromosomas, o bien ocurrir en varios lugares simultáneamente. La sinapsis es muy exacta y específica, llevandose a cabo punto a punto y cromómero a cromómero en cada homólogo. Los homólogos no se fusionan durante el apareamiento, permanecen separados por un espacio de 0,15 a 0,2 micras; este espacio aparece ocupado por el llamado complejo sinaptinémico o complejo axial (14, 55). Morfológicamente, el complejo está formado por tres elementos paralelos separados por espacios con menor densidad, todos con con-

diciones semejantes dentro de la especie. Los elementos laterales están formados por gránulos o fibras. Se encuentran rodeados por cromatina que puede estar agregada formando masas irregulares y densas o en forma difusa sin ninguna separación. A lo largo de la zona media del espacio central se encuentra el elemento central, separado de los elementos laterales por la misma distancia. En todas las plantas, el elemento central parece estar formado por una región de fibras delgadas originadas de los elementos laterales (14).

Existen además una fibras muy delgadas que cruzan el espacio central que se conectan con los elementos laterales. Estas fibras transversales están situadas en ángulo más o menos recto con respecto al elemento central y a los elementos laterales (55).

En muchas plantas el complejo sinaptinémico termina en la membrana interna de la envoltura nuclear; asimismo, los cromosomas apareados realizan uniones terminales con la membrana nuclear.

En experimentos realizados por Sheridan y Bernett⁹, se ha logrado determinar la presencia de una proteína, posiblemente de tipo básico similar a la histona, como constituyente del complejo sinaptinémico. Esto sugiere que el complejo está formado por un "armazón" de proteína a través del cual se extienden fibras originadas en la

⁹ Confrontar (55).

cromatina circundante.

El paquitene (Gr. pachus, grueso) se inicia al completarse el apareamiento. Este estadio puede durar días, semanas o incluso años, -- en comparación con el zigotene y el leptotene que normalmente duran horas (55).

Durante el paquitene continúa el apareamiento de los cromosomas, -- éstos se van condensando progresivamente haciéndose más cortos y -- gruesos hasta que, al finalizar el estadio, alcanzan de un cuarto -- a un sexto de la longitud que tenían en el leptonema, pero existen -- aún uniones terminales con la membrana nuclear.

Los cromosomas en paquitene son denominados tétradas o bivalentes. -- Bivalente aquí significa que los homólogos están unidos en pares -- para dar lugar a la configuración del paquitene. Debido a que cada homólogo es doble por la replicación premeiótica, se encuentran un total de cuatro cromátidas, la tétrada, en los cromosomas homólogos apareados. Las cromátidas de cada homólogo se denominan cromátidas hermanas.

A pesar de que no se puede ver la subdivisión entre las cromátidas, las evidencias experimentales demuestran que las cromátidas de los cromosomas homólogos intercambian segmentos a través de un mecanismo denominado entrecruzamiento (crossing-over), o también recombinación.

El entrecruzamiento es un intercambio recíproco de segmentos exactamente correspondientes entre dos cromátidas homólogas (91).

En los eucariotes el entrecruzamiento tiene las siguientes características (91):

a) Los cromosomas difícilmente se unen en el transcurso de la contracción y duplicado, a pesar de su relativa estrechez en el núcleo.

b) El entrecruzamiento es un evento poco frecuente en cualquier parte de cromosomas. También está distribuido de manera muy desigual a lo largo del mismo. Las regiones heterocromáticas difícilmente efectúan el entrecruzamiento.

c) Cuando ocurren dos o más entrecruzamientos en un cromosoma, su posición relativa no es al azar; un cruzamiento en una región de un cromosoma impide que ocurra una segunda en sus alrededores.

Durante este proceso posiblemente se lleve a cabo (por evidencias genéticas) un resquebrajamiento de filamentos, una formación heteroduplea¹⁰, un rompimiento y resíntesis de ADN en distancias mayores de 2 000 nucleótidos. El entrecruzamiento se inicia con una

10 Formación heteroduplea, es la que resulta en el apareamiento de fibras complementarias de los diferentes cromosomas, si las secuencias respectivas de ADN en éstos son heterocigotas en el sitio del entrecruzamiento.

ruptura de ADN, supuestamente en una sola fibra, como condición- - para mantener intacta la otra; además, para que sirva de modelo pa- - ra restaurar dicho rompimiento, conservándose así la integridad de- - los cromosomas. Aparentemente, el resquebrajamiento del ADN ocu- - rre en paquitene después de que los cromosomas se han apareado,- - aunque puede haber traslape entre el apareamiento y la ruptura. La- - enzima que realiza tal rompimiento en el ADN es probablemente una-- endonucleasa (sin embargo puede ser también una exonucleasa). El- - número de cuarteaduras en formación supera al número de cuarteadu- - ras utilizadas en el entrecruzamiento. El reparo de estas cuartea- - duras tiene dos soluciones; una que lleva a los entrecruzamientos-- y otra a la restauración a la forma original (realineamiento). Al- - gunas evidencias indican que muchas de las proteínas requeridas- - para reparar el ADN dañado también están involucradas en la recom- - binación. Tales enzimas son ADN polimerasa, ADN ligasa y cinasa po- - linucleótida; además, han sido identificadas dos proteínas impor- - tantes en este proceso: una que desdobra el ADN a fibrillas sim- - ples, denominada "proteína U", y otra que facilita el realineamien- - to, denominada "proteína R" (91).

Moses¹¹ menciona que existe una gran relación entre el complejo si- - naptinémico, el apareamiento y la recombinación. Se supone tal re- -

11 Confrontar (55).

lación por el hecho de que el complejo sinaptinémico se sitúa entre los homólogos apareados, y donde se considera se lleva a cabo el entrecruzamiento. El complejo sinaptinémico se forma desde el inicio del apareamiento hasta la terminación de éste, lo que indica una relación íntima entre el apareamiento y la recombinación.

Varios investigadores han probado estas relaciones en diferentes especies, demostrando que si hay formación de complejo sinaptinémico y apareamiento, es posible entonces que haya recombinación.

El siguiente estadio, diploteno, se inicia cuando los cromosomas homólogos se empiezan a separar como si hubiera una repulsión entre éstos. Al mismo tiempo se hacen visibles las cromátidas de la tétrada y va desapareciendo el complejo sinaptinémico.

La separación de los cromosomas no es completa, éstos permanecen unidos por uno o más puntos a lo largo del cromosoma. El lugar donde los cromosomas permanecen unidos se denomina quiasma (Gr. chiasma, cruz), que representa regiones donde dos de las cromátidas se cruzan entre sí, es decir, las regiones de entrecruzamiento entre homólogos realizado en el paquitene. El número y posición de los quiasmas es variable en los diferentes organismos, pero generalmente hay cuando menos un quiasma por tétrada (91).

En el diploteno, los cromosomas de la mayoría de las especies se desenrollan, dando en algunos organismos la apariencia de un nú-

cleo interfásico. Al final del diploteno, los cromosomas que se desenrollaron vuelven a su estado espiralado.

En la diacinesis (Gr. dia, a través; cinesis, movimiento), los cromosomas alcanzan la máxima contracción de la fase y se distribuyen homogéneamente en el núcleo.

Durante la diacinesis, los quiasmas se desplazan hacia los extremos de las cromátidas en un proceso denominado terminalización. Este proceso continúa hasta que la mayoría de los cromosomas se mantienen unidos únicamente por los extremos. Desaparece el nucleolo.

En prometafase I desaparece la membrana nuclear. Se forma el huso acromático y los cromosomas se dirigen al ecuador del huso. Estos se ven más cortos y gruesos.

La metafase I se inicia cuando los bivalentes se encuentran en el ecuador del huso con los centrómeros orientados hacia los polos y los extremos del cromosoma en el ecuador (13). Los cromosomas se encuentran unidos a microtúbulos del huso por los centrómeros, y se observa que cada homólogo consta de dos centrómeros, por lo que en la tétrada existen cuatro centrómeros; sin embargo, las cromátidas de cada homólogo se comportan como una unidad funcional. Si el cromosoma es largo, presenta una serie de aperturas anulares entre los quiasmas, en planos perpendicularmente alternados; si los cromosomas son cortos, tienen una sola apertura anular (14).

Algunos autores mencionan que existe únicamente un centrómero para las dos cromátidas hermanas, aunque éste puede encontrarse estructuralmente separado. Hay también quienes mencionan que las plantas superiores no forman huso acromático.

En la anafase I, los cromosomas homólogos se separan dirigiéndose hacia los polos respectivos, y con ello desaparecen los quiasmas terminales que aún persistían.

Al llegar los cromosomas a sus respectivos polos se inicia la telofase I. En cuanto a cromosomas, cada grupo contiene un número haploide de éstos, pero debido a que cada cromosoma presenta dos cromátidas, la cantidad de ADN presente en cada polo corresponde a la cantidad diploide de una célula.

Durante la telofase I, en la mayoría de los organismos se forma una membrana nuclear transitoria alrededor de los cromosomas. Los cromosomas pueden entrar a un estado interfásico (sin duplicación) denominado intercinesis, que es raro en las plantas, o bien, continuar la segunda división meiótica. Es posible también que no haya telofase y que en consecuencia las células pasen de la anafase I a la profase II y/o hasta la metafase II (13, 55).

División meiótica II.

En la profase II, los cromosomas aparecen formados por las cromátidas hermanas unidas por medio del centrómero. Los brazos del cromosoma

soma se encuentran separados y dan al cromosoma forma de cruz, en comparación con la profase mitótica en donde los brazos se encuentran paralelos (13). En caso de que se haya formado membrana nuclear, desaparece en la prometafase II. Asimismo, se forman dos husos acromáticos en las áreas correspondientes a los polos de la telofase I (55).

Durante la metafase II, la disposición de los cromosomas es similar a la que ocurre durante la metafase mitótica. Los cromosomas quedan unidos a las fibras del huso correspondiente. Se inicia la anafase II cuando las dos cromátidas de cada cromosoma se separan e inician el movimiento hacia los polos del huso. Al finalizar la anafase, cada polo contiene un número haploide de cromosomas.

En la telofase II se forman las membranas nucleares alrededor de cada grupo de cromosomas y éstos se desenrollan.

En la mayoría de las plantas superiores se forman paredes celulares para dividir los productos de la meiosis. Más adelante, debido al proceso denominado gametogénesis, las células haploides se desarrollan para formar los gametos funcionales.

De acuerdo con Edmund B. Wilson¹², quién clasificó a los organismos que se reproducen sexualmente en tres tipos según el lugar que

12 Confrontar (14, 55).

ocupa la meiosis en su ciclo de vida, las plantas superiores y algunas inferiores tienen un tipo de meiosis intermedia o esporogénea, en donde hay una alternancia de generaciones haploides y diploides, y la meiosis se lleva a cabo entre la fecundación y la producción de gametos. Por medio de la fecundación se produce la generación diploide que crece por mitosis, formando la generación esporofita¹³ de la planta. En cierto momento ocurre la meiosis que da lugar a esporas que son haploides y que al germinar constituyen la generación gametofita haploide. Más tarde, la generación haploide madura produciendo gametos por diferenciación de células a través de mitosis normales. Al unirse dos gametos, se repite la generación esporofita diploide.

En angiospermas y gimnospermas el gametofito está limitado a una planta microscópica parásita del esporofito y que vive muy poco tiempo.

2.3 Reproducción celular.

La propagación o multiplicación de las especies vegetales se lleva a cabo por medio de dos tipos de reproducción: la reproducción se-

¹³ En plantas superiores, la planta misma es el esporofito y los gametofitos son rudimentarios, teniendo una intervención breve pero importante en el ciclo reproductivo. El grano de polen y su desarrollo posterior en un tubo polínico representan la generación gametofítica masculina.

xual, ligada a la meiosis, y la reproducción asexual, ligada a mitosis.

En la reproducción sexual intervienen células en las cuales el número de cromosomas se ha reducido a la mitad (haploidía) por meiosis, y constituyen el gameto femenino y el gameto masculino. Es necesaria la fusión de dos gametos de sexo opuesto, por medio de la fertilización, para el desarrollo de un nuevo organismo.

En la reproducción asexual un nuevo organismo se desarrolla a partir de ciertas partes de la planta (dependiendo de la especie), de tal manera que el individuo que se desarrolla a partir de cierta parte de la planta, posee un complemento cromosómico idéntico al del progenitor.

Cualquiera que sea el tipo de reproducción, la función de ella es preservar un genotipo específico o una combinación de genotipos que reproduzcan un tipo específico de planta. Sin embargo, no hay que olvidar la influencia del medio ambiente que en interacción con el genotipo dará un determinado fenotipo, mismo que puede diferir grandemente del genotipo presente.

2.3.1 Reproducción sexual.

La reproducción sexual abarca la formación y unión de células sexuales masculinas y femeninas, la formación de semillas y la creación de individuos con nuevos genotipos (10, 22).

En la mayoría de las plantas espermatofitas que se reproducen sexualmente, la formación de los gametos se lleva a cabo en los órganos femeninos y masculinos. La meiosis ocurre en estos órganos originando en los órganos masculinos (microsporángios) microsporas, y en los órganos femeninos (megasporángios) megasporas. Las microsporas se convierten en gametofitos masculinos (granos de pólen) y las megasporas en gametofitos femeninos (sacos embrionarios).

Los procesos principales de la meiosis por lo general son los mismos en los microsporángios y megasporángios de las espermatofitas, pero los resultados celulares son diferentes. En la microsporogénesis se forman cuatro células haploides denominadas microsporas, cada una de las cuales da lugar a un gametofito masculino o grano de pólen. Durante la megasporogénesis se forman cuatro megasporas haploides, de las cuales tres degeneran y únicamente una se convierte en el gametofito femenino o saco embrionario.

La producción de gametos en las angiospermas tiene lugar en el complejo de órganos que constituye la flor. Una flor típica completa posee todas las partes florales: sépalos, que forman el cáliz; pétalos, que constituyen la corola; estambres con antera terminal, que forman la estructura masculina, y; pistilo, con su rudimento seminal encerrado, que constituye el órgano reproductor femenino.

Las anteras se forman generalmente de cuatro microsporángios o sa-

cos polínicos dispuestos en pares en los lóbulos de la antera que-- más tarde forman los microsporocitos, y estos, por medio de meio- - sis y citosinesis, originan cuatro células haploides denominadas- - microsporas. La microspora se divide mitóticamente y resulta una- - célula con dos núcleos haploides. Uno de los núcleos denominado- - núcleo vegetativo entra en reposo, pero más adelante regula el cre- crecimiento del tubo polínico. El otro núcleo, denominado núcleo gene- rativo, se divide nuevamente por mitosis después de la germinación- del grano de pólen. Estos núcleos representan los gametos masculi-- nos. El grano de pólen al madurar desarrolla una cubierta dura e- - impermeable y al liberarse de la antera conformada por dos células- (que en realidad representan una planta microscópica). Las dos cé-- lulas permanecen inactivas hasta que el grano de pólen se pone en-- contacto con el estigma de la flor (10). Al germinar el grano de- - pólen se reinicia el crecimiento del gametofito masculino en el es- tigma de la flor. La cubierta del grano de pólen es atravesada por- el tubo polínico penetrando éste en los tejidos del estigma hasta-- llegar al micrópilo del ovario. A medida que penetra el tubo polí-- nico, el núcleo generativo se divide.

En el órgano femenino, el rudimento seminal u ovario se encuentra-- formado por el núcelo, considerado como el megasporangio. El núce-- lo se encuentra rodeado por uno o dos tegumentos y está unido a la- placenta por el funículo. En el extremo libre los tegumentos dejan- una pequeña abertura denominada micrópilo. La región donde los te--

gumentos se fusionan con el funículo se denomina calaza.

Del núcelo del ovario unas células se desarrollan mucho más que --
otras derivándose de ellas los óvulos o megasporocitos. En determi-
nado momento el megasporocito se divide meióticamente dando lugar--
a cuatro células denominadas megasporas. De las cuatro megasporas--
tres se desintegran y sólo una es funcional, la que generalmente--
está más alejada del micrópilo.

La megaspora funcional haploide se divide mitóticamente originando--
una célula con dos núcleos, representando la formación del saco em-
brionario (gametofito femenino). La célula binucleada crece a medi-
da que se van desintegrando las tres megasporas no funcionales. Ca-
da núcleo se mueve hacia un polo del saco embrionario; ahí, los nú-
cleos se dividen nuevamente por mitosis formándose cuatro núcleos--
que otra vez se dividen quedando en total ocho núcleos haploides--
dentro del saco embrionario. Tres de los cuatro núcleos que se en-
cuentran en el polo opuesto al micrópilo se diferencian en células,
llamandoseles antípodas, que en la mayoría de las plantas degene-
ran sin intervenir activamente en la fecundación o desarrollo em-
brionario (55). Tres de los núcleos que se encuentran en el extre-
mo inmediato al micrópilo se diferencian en células para formar el
aparato ovocelular, que consiste de la ovocélula o gametofito feme-
nino y las sinérgidas. Las sinérgidas durante la fecundación, son--
las primeras células del gametofito que reciben al tubo polínico y

también intervienen en el transporte de nutrientes hasta el embrión en desarrollo. Los dos núcleos restantes, llamados núcleos polares, migran a la región central del saco embrionario donde pueden permanecer separados hasta la llegada de los gametos masculinos o pueden fusionarse antes de la fertilización para formar un núcleo secundario diploide.

La polinización implica la transferencia de los granos de polen desde la antera abierta del estambre al estigma receptivo. El estigma segrega un exudado azucarado, lo que induce la emergencia del tubo polínico a través de uno de los poros del grano de polen, aunque el tubo contiene una cantidad suficiente de nutrientes almacenados que permiten su propio crecimiento. El tubo penetra por el estigma hasta llegar al ovario ya con el núcleo generativo dividido. El tubo polínico penetra al saco embrionario generalmente a través del micrópilo (porogamia). Al llegar al saco embrionario atraviesa una sinérgida en degeneración (10) y deposita los gametos masculinos y el núcleo vegetativo en esta célula. Los gametos masculinos, por un mecanismo desconocido, entran a la ovocélula y a la célula central del saco embrionario (10).

Según Wolf (55), el tubo polínico penetra en el gametofito femenino por el punto de unión de las dos sinérgidas y después penetra en una de ellas liberando dentro de la penetrada los gametos masculinos. Al mismo tiempo el núcleo de esta sinérgida degenera y desa-

parece. Después, los núcleos espermáticos se alargan o espiralizan y penetran más en el saco embrionario.

En la fertilización uno de los gametos masculinos se fusiona con la ovocélula (singamia)¹⁴ para formar el cigoto diploide del que se origina el embrión por mitosis. El otro gameto masculino se fusiona con los núcleos polares (o núcleo secundario), proceso conocido como doble fertilización, para formar el núcleo endospermico triploide. El esporofito embrionario con el endospermo y las envolturas derivadas del esporofito materno constituyen finalmente la semilla.

2.3.2 Reproducción asexual.

La reproducción asexual es posible de realizarse debido a que cada célula de la planta posee el material genético necesario para el crecimiento y desarrollo de un nuevo individuo. Por medio de la mitosis, que ocurre durante el crecimiento y regeneración de tejidos, los cromosomas se duplican y dividen en partes idénticas y cada una de ellas pasa a una célula hija; así, las células resultantes de mitosis poseen el mismo genomio, de tal manera que sus cualidades hereditarias son las mismas.

La mitosis tiene lugar en áreas específicas de la planta para producir crecimiento, ellas son: el ápice de los tallos, el ápice de

¹⁴ Singamia. Unión de gametos en la fertilización o fecundación.

raíces, el cambium y las zonas intercalares. Para regenerar tejidos, la mitosis ocurre cuando debido a una herida hay proliferación de células y se forma un callo en la parte herida. Además; también ocurre mitosis en puntos de crecimiento nuevos que inician una estructura vegetativa como raíz, tallo, hojas.

Debido a que la mitosis es el proceso básico del crecimiento vegetativo normal, de la regeneración y cicatrización de heridas, es posible la reproducción por medio de estacas, injerto, acodo, separación y división. Estos tipos de propagación son importantes porque permiten la multiplicación de una planta individual en tantas plantas separadas como exista material, de tal manera que cada nuevo individuo procedente de ella será idéntico genéticamente.

Al grupo de individuos que descienden de un mismo progenitor por reproducción asexual se le denomina clon. Todos los individuos de un clon llevan genotipos idénticos, a menos que ocurra una variación debido a mutaciones (3, 13).

Hay ciertas especies en las que se forman embriones sin que haya fertilización, y que además son capaces de originar un nuevo individuo. Este fenómeno es conocido como apomixis. A las plantas originadas por este medio se les llama apomícticas. Este tipo de reproducción también es asexual, pues no interviene en ella células sexuales. Aquellas plantas que únicamente reproducen embriones apomícticos se les conoce como apomícticas obligadas, y aquellas

que producen tanto embriones apomícticos como sexuales se les designa como apomícticas facultativas.

Existen varios tipos de apomixis, los más comunes son la apomixis recurrente y la embrionía adventicia. En la apomixis recurrente el saco embrionario se desarrolla de la célula madre del huevo (o de alguna célula adyacente, desintegrándose la célula madre del huevo), pero no ocurre meiosis completa, de tal manera que el huevo tiene un número diploide de cromosomas desarrollándose el embrión del núcleo sin fertilizar.

En la embrionía adventicia, también conocida como embrionía nucelar, el embrión surge de una célula o grupo de células del núcleo o de los tegumentos. Se diferencia de la apomixis recurrente en que el embrión se desarrolla fuera del saco embrionario y en que además se puede desarrollar un embrión sexual a la vez (22).

Existe otro tipo de apomixis denominada apomixis no recurrente, donde el embrión se desarrolla del huevo sin fertilizar, siendo por tanto haploide.

2.4 Variación.

Los procesos nucleares y celulares tales como la mitosis, la meiosis, el comportamiento cromosómico y el ciclo celular en sí, son fenómenos que están determinados por genes, de tal manera que cualquier cambio en ellos interfiere con los procesos normales hacién-

dolos variar. Asimismo, cualquier cambio en el material genético-- determinará alteraciones en las funciones y/o características de-- los individuos que surgan de las células que los presenten.

Enggeneral, todos los fenómenos que originen cambios en las caracte-- rísticas genotípicas y/o fenotípicas de los organismos, forman par-- te de la variación.

2.4.1 Origen e importancia de la Variación.

La teoría de la evolución postulada por Darwin en 1858, se basa-- fundamentalmente en dos fenómenos: la Variación y la Selección Na-- tural. Dentro de ella son considerados los siguientes puntos:

- a) El mundo viviente es un proceso de cambio continuo y no estáti-- co, éste cambio es un proceso gradual y constante, no a través de-- cambios repentinos;
- b) El mecanismo de cambio se verifica por medio de la Selección Na-- tural, donde los individuos con mejores características de adapta-- ción sobreviven y dejan mayor descendencia;
- c) La existencia de la herencia, o sea, aquellos caracteres que se-- transmiten de generación en generación.

A partir de esta teoría, se supuso que la vida se inició o pudo-- originarse de moléculas que bajo condiciones favorables del ambien-- te pudieron reproducirse a sí mismas, y que más adelante dichas mo--

lécúlas tuvieron cambios en su constitución químico-estructural- - creando nuevas formas, algunas capaces de seguir reproduciéndose.- - A estos cambios se les denominó Mutaciones, que al dar lugar a- - nuevas formas hicieron surgir variaciones. De este hecho se dedu-- jo que el origen de la variación es la mutación (3). Por consi- - guiente, la variación es el medio por el cual los organismos evo-- lucionan, además de que, para la evolución, la variación ha sido-- el vehículo por el cual se ha explicado la diferenciación de los-- organismos.

Desde la antigüedad, la variación ha permitido seleccionar carac-- teres favorables en los organismos permitiendo así el mejoramien-- to de vegetales y animales; en vegetales, se trata de eliminar- - hasta donde sea posible la tendencia a variar al crear líneas pu-- ras por autofecundación; sin embargo, al obtener una línea unifor-- me, en determinado momento está empieza a variar por mutaciones.

2.4.1.1 Tipos y causas de variación.

Se pueden encontrar dos tipos de variaciones dentro de los organis-- mos: variaciones continuas y variaciones discontinuas. Las varia-- ciones continuas, también conocidas como fluctuaciones, se mani- - fiestan por pequeñas diferencias de tipo cuantitativo que afectan a todos los órganos y caracteres de los individuos. Son variables en intensidad y sentido para cada órgano y para cada caracter ori- --

ginando un fenotipo particular para cada individuo.

Las variaciones discontinúas, también llamadas anormales o indefinidas, son cambios morfológicos o funcionales que surgen repentinamente en uno o varios individuos aislados de una misma generación o descendencia. En ocasiones se muestran con grandes cambios cuantitativos pero es más común que aparezcan como nuevos caracteres cualitativos que hacen que los individuos con tales características se diferencien en gran medida del resto de los individuos.

De acuerdo con De la Loma (13), las variaciones pueden ser debidas a las siguientes causas: a) Influencia del medio ambiente; b) Recombinación de factores hereditarios; c) Mutaciones.

a) Variaciones debidas al medio ambiente.

Las variaciones debidas al medio ambiente también son conocidas como variaciones ecológicas o modificaciones. Se encuentran dentro del tipo de variaciones continuas o fluctuaciones, determinando en los organismos diferencias de tipo cuantitativo y en ocasiones cualitativo. Las diferencias que muestran los individuos son debidas a la acción desigual que tiene sobre cada uno de ellos los factores que conforman el medio ambiente.

Dentro de los principales factores del medio ambiente que influyen en las modificaciones ya sea en forma, estructura o desarrollo de un individuo, se citan la temperatura, la humedad, la luz y la ali-

mentación. Cualquier cambio en alguno de estos factores, o bien, -- la interacción entre ellos determinará el fenotipo de los indivi- -- duos de diferente manera en cada uno de ellos.

En cualquier tipo de reproducción, ya sea sexual o asexual, el ma- -- terial genético determina un conjunto de características, pero és- -- tas pueden presentarse con grandes modificaciones originando feno- -- tipos diferentes a los esperados. Se dice entonces que el indivi- -- duo no hereda materialmente los caracteres (genotipo), sino la po- -- tencialidad para desarrollarlos (13). Por este motivo, las diferen- -- cias fenotípicas o variación fenotípica (V_p) teóricamente se divi- -- de en variación genética (V_g) y variación ambiental (V_e) (34).

Se le ha llamado norma o campo de reacción a todos los fenotipos- -- que potencialmente se expresen, considerando la relación con todas- -- las situaciones del medio en que el genotipo pueda sobrevivir (34,- -- 15).

b) Variaciones debidas a la recombinación de factores hereditarios.

Las variaciones de esta naturaleza son hereditarias y la mayor par- -- te de ellas son causa de la reaparición o recombinación de genes- -- que no se habían manifestado anteriormente. Los factores heredita- -- rios, también conocidos como mendelianos, que contribuyen a produ- -- cir estas variaciones son: la segregación, la recombinación de ge- -- nes, el intercambio homólogo y la fusión de gametos.

Los factores hereditarios causan variaciones de gran intensidad en las descendencias, observándose cambios bruscos bastante definidos de carácter cualitativo de ciertos órganos y cambios cuantitativos. Ocasionalmente aparecen como variaciones continuas.

Como factor de mejora de las especies es fundamental este tipo de variación, ya que la mayoría de los métodos utilizados para este fin se basan casi exclusivamente en la estimulación de este tipo de variaciones para seleccionar individuos que presenten características importantes para su explotación.

c) Variaciones debidas a mutaciones.

Las mutaciones son variaciones de tipo discontinuo que se manifiestan en un individuo de cualquier población generalmente por un gran cambio de tipo cualitativo, y en ocasiones cuantitativo, en algún carácter, siendo este cambio bastante visible.

Las mutaciones son hereditarias y, según el tipo de mutación, ésta puede segregarse y aparecer dentro de los descendientes como un carácter dominante o recesivo. Hay mutaciones que únicamente se pueden mantener por medio de la reproducción asexual.

La importancia de este tipo de variación se debe primeramente a que son el origen de la variación misma. En segundo término se señala su papel de originadoras de nuevas especies y razas. Por último, es una gran fuente de variación que permite la selección de ca-

racteres para el mejoramiento de las plantas.

No todas las mutaciones producen caracteres significativos, la mayoría de ellas proveen caracteres perjudiciales y aún letales para los individuos que las presentan. Sin embargo, la selección natural elimina a los individuos con caracteres que no permiten la existencia de la especie.

2.4.1.2 Clasificación y origen de las alteraciones cromosómicas.

En general, las alteraciones cromosómicas son mutaciones. Las mutaciones implican cambios en la constitución física o química del material genético alterando su estructura y función. Las unidades funcionales de genotipo que pueden sufrir alteraciones son: Los nucleótidos, los subgenes, los genes, los sistemas seriales de genes, el cromosoma y el genoma total (96).

Una clasificación de las mutaciones de acuerdo al lugar donde se localizan, a la posibilidad de verlas en preparaciones citológicas y a su efecto hereditario, es la siguiente (3):

A. Mutaciones genómicas.

B. Mutaciones cromosomales.

Las mutaciones genómicas generalmente pueden ser observadas en preparaciones citológicas. Implican alteraciones en el movimiento y/o distribución de los cromosomas, dando como resultado variacio--

nes en el número de cromosomas, siendo estos cambios en el genomió completo o bién en cromosomas totales.

En las mutaciones cromosomales existe rompimiento en los cromosomas, así como también sustitución de bases. Estas alteraciones conducen a reacomodos estructurales en los cromosomas afectados. De cualquier modo, mutaciones de este tipo pueden lograr ser reparadas.

2.4.2 Mutaciones genómicas.

Las variaciones en el número de cromosomas dan lugar a dos tipos de células o individuos diferentes (48).

a) Euploides, cuyo complemento cromosómico es un múltiplo exacto del número haploide básico característico de la especie.

b) Aneuploides, cuyo complemento cromosómico es un múltiplo irregular del número básico haploide.

Los individuos o células euploides contienen un número de cromosomas múltiplo del número haploide siendo el grado de multiplicidad diferente de dos, pudiendo constituir una serie euploide (el número de cromosomas varía en progresión aritmética). Individuos con estas características son llamados poliploides. Herkowitz (23) incluye dentro de los poliploides a los diploides, cuando en los individuos la haploidía es la condición normal de la especie.

En los aneuploides el genomio difiere del normal por uno o más - cromosomas que se encuentran de más o de menos en las células (36, - 40, 48).

2.4.2.1 Euploidía.

Generalmentegn los organismos superiores es una condición normal- - que las células presenten dos juegos de cromosomas similares (di- - ploidía). Aunque también existen especies en las cuales la condi- - ción haploide es normal.

Dentro de los poliploides existen dos clases diferentes en cuanto-- a su origen y comportamiento: los alopoliploides y los autopöli- - ploides. En los autopoliploides los genomios que contiene la célu-- la provienen de la misma especie, mientras que en los alopoliploi-- des los genomios provienen de diferentes especies. Dentro de estas- dos clases de poliploides existen diversos tipos, de tal manera- - que pueden existir plantas autoalopoliploides.

Haploidía.

En plantas superiores, como fué mencionado anteriormente, se produ- cen dos generaciones, la generación gametofítica, donde es normal-- la condición haploide, y la generación esporofítica, generalmente-- diploide. Sin embargo, existen esporofitos haploides naturales ob-- servados en casi 100 especies de angiospermas (36).

Los individuos haploides surgen durante la fertilización cuando uno de los gametos carece de núcleo, iniciándose de este modo el desarrollo del haploide, fenómeno conocido como apomixis. Otro origen de un haploide parece tener su base en factores que implican relaciones de superficie-volumen con y entre el núcleo y el citosoma. Estas relaciones cambian cuando células cuya condición normal es la diploidía son haploides (23).

Este tipo de mutantes son capaces de formar gametos, pero la división meiótica es muy irregular, no hay sinapsis entre cromosomas debido a la falta de homólogos, pasando los cromosomas como univalentes (cromosoma no apareado) a la metafase provocando así una distribución al azar de ellos hacia los polos. Por esta razón dichos haploides tienen una alta tasa de esterilidad (36, 40, 48). La probabilidad de que un cromosoma pase hacia cualquiera de los dos polos es de $1/2$, de tal manera que la probabilidad de obtener un gameto haploide (n) es de $1/2^n$ (40, 48). En algunas especies, entre las que se encuentran Hordeum spontaneum, Oryza glaberrima y Secale vulgare, ocurre algún apareamiento cromosómico que aparentemente es debido a un tipo de asociación no homóloga siendo dudosa la formación de quiasmas (36).

Puede ocurrir, sin embargo, que haya duplicación espontánea de cromosomas durante la embriogénesis o desarrollo del esporofito, pudiendo ocurrir entonces producción de semillas (10).

Existe otro tipo de haploides mutantes denominados polihaploides.- Los polihaploides se derivan de poliploides y contienen la mitad - de cromosomas de su progenitor. Se observa durante la meiosis un - mayor apareamiento que en los haploides. En otros casos se ha ob - servado una sinapsis completa, tal es el caso de Capsicum, Dacty - lis, Medicago, Solanum, Sorghum, etc., algunas de ellas han llega - do a producir gametos fértiles (36, 40). Dentro de este tipo de - plantas, según los diversos grados de homeología entre los cromoso - mas, habrá diferentes resultados y aún polihaploides del mismo pa - rentesco pueden presentar variaciones (36).

Dentro de los polihaploides se encuentran los híbridos diploides, - cruza de dos especies diploides con diferente genomio (41).

Las características fenotípicas que presentan los haploides en re - lación a los diploides normales, son: un menor tamaño y disminu - ción de vigor (3, 10, 40, 41). La frecuencia con que se presentan - dichas plantas es baja, de 1 en 1 000 a 1 en 50 000 individuos - (10).

Los haploides se utilizan para estudios de genética, citogenética - y evolución. En primer lugar, permiten la producción de diploides - por medio de diversos agentes, creando generaciones homocigóticas - para todos los genes, condición que requiere de varias generacio - para llegar a través de la endogamia . En segundo lugar, el estu -

dio de la meiosis en haploides provee de información acerca de la homología existente dentro del juego de cromosomas, lo cual permite detectar alteraciones dentro del genomio, como duplicaciones, proporcionando una vía para el estudio evolutivo del genomio. Además, por medio de los haploides se pueden estudiar los genes sin el efecto de dominancia y las mutaciones pueden ser detectadas y provocadas para su estudio (36, 48).

Autopoliploidía.

Los autopoliploides son células o individuos en los cuales se encuentran más de dos genomios completos de una sola especie original (3). Este tipo de mutantes son encontrados en la naturaleza espontáneamente (aunque también se producen experimentalmente). De acuerdo al grado de ploidía que ellos presenten es el nombre que se les asigna, así, células con $3n$, $4n$, etc., serán respectivamente, autotriploides, autotetraploides, etc.

Las principales causas que originan autopoliploides son generalmente las siguientes (3, 10, 36, 40, 48):

a) Anafase mitótica anormal, en la cual los genomas pasan únicamente a un núcleo. Esto da lugar a una célula poliploide que más tarde se dividirá normalmente produciendo células y tejidos que también serán consecuentemente poliploides.

b) Meiosis anormal, ya sea en la primera o segunda división. Esta--

irregularidad origina gametos con $2n$ y $4n$ juegos de cromosomas. Dichos gametos, a través de la fecundación forman cigotos que difieren en ploidía de acuerdo con el número de genomios que contenga el gameto con el cual se fusionen, pudiendo formar células con $3n$, $4n$, $5n$, $6n$ y $8n$ genomios.

c) Fertilización de gameto femenino por dos gametos masculinos.

d) Inducción genética.

e) Reproducción de otros poliploides.

f) Por medios artificiales producidos por el hombre.

La meiosis en los poliploides es muy irregular. El apareamiento - que se inicia durante el zigotene habiendo más de dos cromosomas - - homólogos al azar. Es constante el apareamiento de las cromátidas, - dos a dos en un segmento determinado, independientemente del número de cromosomas homólogos y el punto de contacto, de tal manera - - que no hay asociación de más de dos homólogos en un punto o segmento (23). Puede ocurrir que, si el grado de ploidía es impar, los - - cromosomas se sinapsen normalmente con homólogos, quedando un cromosoma sin aparear, o bien que haya uniones de dos a dos, tres a - - tres, etc., aunque Matsura¹⁵ reporta haber observado en Trillium - -

15 Confrontar (41).

apareamientos ocasionales de tres cromosomas en un punto.

Durante el paquitene, según la cantidad de cromosomas homólogos, -- hay formaciones multivalentes, ya sea trivalentes, tetravalentes, -- etc. Estas asociaciones son diversas y dependen de la posición de -- los quiasmas, grado y dirección de terminalización, tamaño de cro -- mosomas, etc. (41).

La formación de quiasmas es al azar, dependiendo de la longitud de -- los cromosomas y del tiempo de que se dispone para el apareamiento -- en zigotene (40). Así, los cromosomas con mayor longitud se mantie -- nen apareados por más tiempo que los cortos, habiendo mayor canti -- dad de univalentes en los cromosomas más pequeños.

En metafase el arreglo y orientación de los cromosomas es muy irre -- gular, estando en función de las asociaciones que se haya formado, -- la situación de los quiasmas y el espacio disponible.

Las consecuencias de estas irregularidades dan lugar a una separa -- ción anafásica anormal. Un univalente puede pasar hacia cualquier -- polo sin dividirse, y más adelante, durante la segunda división -- meiótica se divide normalmente. Es posible también, que el univa -- lente se divida en la anafase I para que después, en anafase II no -- se divida normalmente, o bien, puede suceder que haya univalentes -- rezagados llegando a quedar fuera del núcleo principal y formando, -- en algunas células, micronúcleos (55).

En la formación trivalente y tetravalente, el comportamiento de los cromosomas depende de la posición de los centrómeros (40). Se han observado tres tipos de orientación (coorientación) dentro de los trivalentes: lineal, convergente e indiferente (36). En la orientación lineal los cromosomas terminales, durante la anafase I, se dirigen a polos opuestos y el cromosoma central generalmente queda como univalente en la placa ecuatorial. Si hay orientación convergente, dos cromosomas homólogos se dirigen a un polo y el otro hacia el polo opuesto. En caso de que haya coorientación indiferente, dos cromosomas se mueven hacia uno de los polos y el otro queda en el ecuador como univalente, o bien, dos cromosomas se dirigen hacia un mismo polo y el tercero hacia el polo opuesto (36,40).

Cuando se encuentran cuatro cromosomas homólogos, estos pueden formar un anillo o cadena cuadrivalente, un trivalente y un univalente, dos bivalentes, o cuatro univalentes (36). Estas asociaciones están determinadas por la longitud de los cromosomas, la relación de los brazos y la tasa de terminalización. La coorientación de los centrómeros durante la diacinesis y metafase I puede ser: lineal, convergente, paralela o indiferente (36). Cuando la orientación es lineal, dos cromosomas se dirigen hacia cada polo, o bien dos cromosomas se dirigen hacia polos opuestos mientras que los otros dos quedan como univalentes en el ecuador. En el caso de orientación convergente y paralela, generalmente dos cromosomas

se dirigen hacia cada polo. Cuando hay coorientación indiferente, la segregación sigue dos tipos: dos cromosomas se dirigen a un polo uno hacia el polo opuesto y queda un univalente en el ecuador, y; - dos cromosomas van hacia un polo, quedando los otros dos como univalente en el ecuador.

Las consecuencias de una metafase y anafase anormales dan como resultado una segregación irregular que conducirá a la formación de gametos con juegos incompletos de cromosomas (aneuploidía). Tales gametos serán o no funcionales dependiendo de la combinación de genes de todos los cromosomas contenidos en el núcleo. Debido a esto, los poliploides tienen una alta tasa de esterilidad en comparación con los diploides normales, siendo por lo tanto menor el número de gametos viables.

En cuanto a la cantidad de genes presentes, los autoploides contienen mayor cantidad de ellos que un diploide normal. Puede suceder que el alelo recesivo de determinado gene no esté presente, denominándosele entonces al individuo nuliplejo para este gene. Si el gene recesivo se encuentra una, dos o más veces presente, entonces el individuo o célula tomará el nombre de simplejo, duplejo, etc., respectivamente. Así, en un autoploide pueden estar presentes más de dos alelos, lo que origina a su vez, un mayor número de combinaciones génicas heterocigóticas que en un diploide, conduciendo

do al individuo a una mayor capacidad de adaptación (41).

Las características fenotípicas de los autopoliploides dependen en gran medida de las del diploide original, además, el genotipo puede modificarlas e incluso anularlas. Generalmente, los autoploides - se diferencian de sus progenitores diploides en (10, 30, 48):

- a) Mayor tamaño debido a un incremento en el tamaño celular.
- b) Incremento en el tamaño de varias partes de la planta.
- c) Epidermis foliar más gruesa y estomas grandes.
- d) Aumento en la obscuridad del follaje.
- e) Fertilidad variable, desde completa esterilidad hasta una alta - producción de semillas (80 a 95% en algunos casos).
- f) Aumento en el tamaño de semillas.
- g) Disminución en las reacciones de incompatibilidad.
- h) Mayor cantidad de vitaminas (C y A) acumuladas en algunos poli-- ploides.

Sin embargo, el incremento en el número de cromosomas tiene su ópti mo dependiendo de la especie, después del cual ocurren anormalida-- des tales como: enanismo, follaje arrugado, plantas débiles. En al gunos casos también sucede que debido al gran tamaño celular haya - una reducción en el número de células del individuo.

Los autopoliploides más frecuentes ocurren a nivel triploide y te-- traploide, los cuales, debido a las características benéficas que -

frecuentemente presentan en los vegetales, se inducen artificialmente para producir nuevas variedades de especies de plantas de interés comercial.

Se ha observado que a través de un proceso denominado diploidización, los poliploides, después de varias generaciones pueden funcionar como diploides en cuanto a la regularidad de la meiosis y a la elevada fertilidad (10). Esta condición es también llamada poliploidía secundaria.

En el caso de la diploidización en un tetraploide, donde se encuentran cuatro cromosomas homólogos, si hay posibilidades de que a partir de los cuatro grupos génicos presentes se formen nuevos genes sin alterar la función génica original a través de una diversificación funcional de los cromosomas, entonces se normalizarán los procesos meióticos por medio de la separación de dos cromosomas -- formándose así dos bivalentes en vez de un cuadrivalente, y si la segregación es prioritaria poco a poco se restablece el estado diploide (40).

Endopoliploidía.

La endopoliploidía, también conocida como polisomía o polisomatía, es un fenómeno por el cual se duplican los cromosomas sin que haya división celular. Este fenómeno ocurre únicamente en células somáticas. El término se utiliza para denotar tejidos normales que contienen células diploides y contiguas a ellas células poliploi--

des. El origen de este fenómeno se debe a dos causas: politenia y polisomatía (40). En la politenia ocurre una endoduplicación sincrónica y sucesiva de cromosomas (cuando menos nueve veces en Drosophila) quedando estos sinapsados (23). En el caso de la polisomatía, ocurre una endomitosis. Durante la endomitosis ocurre una duplicación de los cromosomas los cuales se separan, pero sin que haya formación de huso acromático ni desaparezca la membrana nuclear (10).

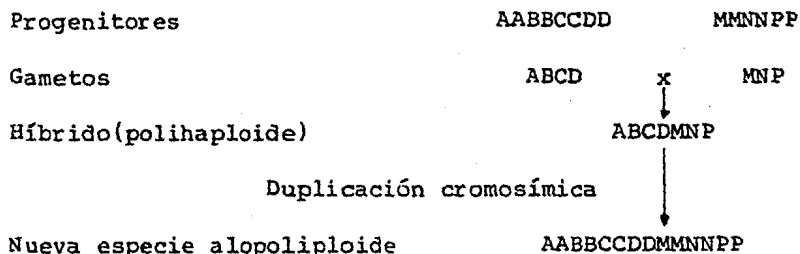
En las plantas, generalmente, después de una endomitosis ocurre una mitosis. Se considera que la endomitosis ocurre cuando las células han cesado de dividirse pasando a la diferenciación en los tejidos (40, 41, 48).

Alopoliploidía.

Los alopoliploides o aloploides son organismos híbridos en los cuales ha tenido lugar un aumento de cromosomas. Se encuentran en ellos dos o más genomios de especies diferentes (40). Dentro de los alopoliploides existen dos tipos diferentes en cuanto a la homología existente entre los genomios que presentan: a) alopoliploides segmentales, en los cuales se encuentran segmentos homólogos entre los genomios, habiendo por lo tanto una homología parcial; b) alopoliploides genómicos en donde no hay homología entre genomios. En los primeros, durante la meiosis, hay algunas asociaciones multivalente, mientras que en los segundos puede haber bivalen-

tes normales (10).

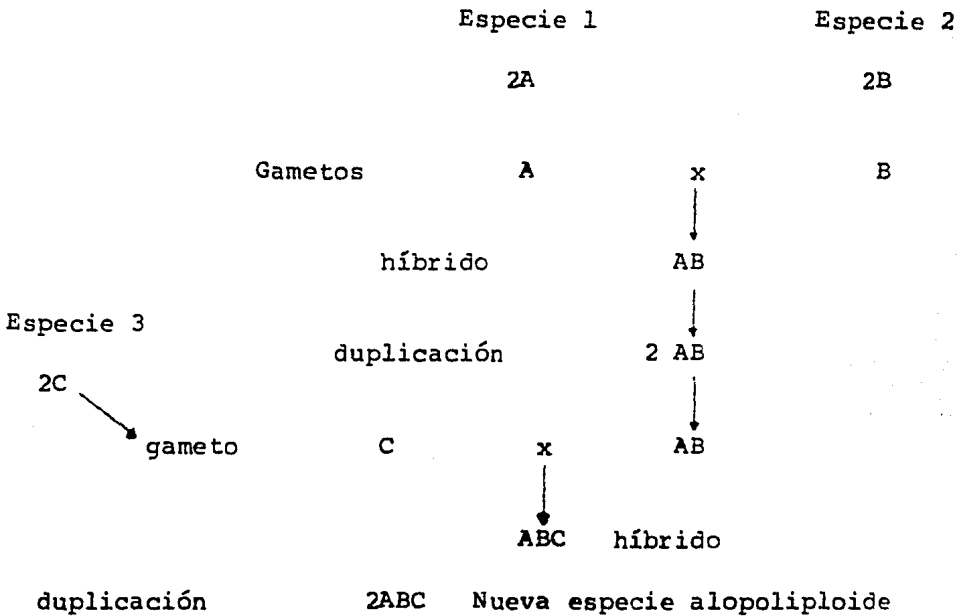
El origen de los alopoliploides, como lo indica la definición, proviene de la hibridación entre especies. La hibridación puede ser natural en aquellas especies de polinización cruzada, o bien artificial cuando el hombre las provoca (21). Sin embargo, de la hibridación surge un polihaploide en el cual, al duplicarse el complemento cromosómico por procesos naturales o artificiales, da lugar a los alopoliploides.



Fuente: Sánchez-Monge, Genética General y Agrícola.

La duplicación de los juegos de cromosomas de un híbrido diploide puede realizarse por medio de los procesos mencionados en el caso de autopoloides. También es posible que el alopoliploide surja por la hibridación entre dos autopoliploides, o bien, por la unión de gametos no reducidos de dos diploides (10, 41). En ocasiones sucede en el híbrido que al llegar el momento de la gametogénesis, los cromosomas son incapaces de sinapsarse debido a las diferencias existentes en ellos, entonces el gameto se forma por vía mitótica, existiendo la duplicación (13).

La formación de alopoloides a partir de tres o más especies se realiza por hibridaciones y duplicaciones sucesivas como lo muestra la figura (10, 41).



Fuente: Sánchez-Monge, Genética general y agrícola.

Dentro de los alopoliploides se encuentra un tipo especial de alo-tetraploides denominados anfidiplóides que son plantas que poseen la suma de los cromosomas somáticos de dos especies o géneros y -- que surgen de la duplicación de los cromosomas retornando la fertilidad (3, 36, 13, 41).

Al formarse un híbrido diploide (polihaploide) designado AB, proveniente de las especies AA y BB, la meiosis varía, pudiendo mostrar desde bajo apareamiento debido a que no existe homología entre los

cromosomas provocando esterilidad completa, hasta apareamiento completo y fertilidad reducida o baja (41).

De cualquier modo, al haber duplicación en el híbrido diploide se forma un alotetraploide, en el cual la constitución genómica sería AABB. El comportamiento de dicho alopoloide durante meiosis tomará dos rutas: si se llegase a comportar como un diploide normal, el apareamiento durante la profase meiótica será A con A y B con B, -- habiendo entonces formación de bivalentes. Este es el comportamiento de un alopoliploide genómico y la asociación que forma es denominada autosindesis (10, 36, 40). En este caso hay formación de -- gametos viables, restituyendose la fertilidad perdida en el híbrido diploide (40). Generalmente, si existe este tipo de apareamiento, las especies que intervinieron para la formación del híbrido diploide tienen genomios muy diferentes, no habiendo apareamiento entre -- sus genomios, por lo tanto, presentan esterilidad nula o casi completa. Así, al duplicarse los genomios hay . . buen apareamiento y poca o ninguna segregación en generaciones posteriores (10).

En los alopoloides segmentales, en cambio, si durante el cigotene -- del alotetraploide cromosomas del genomio A se aparean con cromosomas del genomio B para formar una asociación AB, habrá formaciones multivalentes (cuadrivalentes, trivalentes, bivalentes), debido a -- las diferencias genéticas, la segregación para pequeñas diferencias

en segmentos y el desbalance genético (10), presentándose irregularidades en la meiosis y consecuentemente baja fertilidad debida a la formación de gametos no funcionales. El híbrido diploide que origina un alotetraploide segmental comunmente, durante la meiosis, forma algunos bivalentes, o bien todos los cromosomas forman bivalentes (dependiendo del número de cromosomas de cada progenitor y la situación de los segmentos homólogos), pudiendo llegar a formar algunos gametos viables, e incluso cigotos (41).

Al reunirse juegos de cromosomas de especies distintas en un híbrido, se está formando un nuevo genomio, genomio que se diferencia de las especies progenitoras cuantitativa y cualitativamente, siendo por tanto, una nueva especie única. Debido a las diferencias genéticas existentes en la nueva especie, no se pueden conocer los efectos que produzca. Generalmente, si existe mayor número de cromosomas de una especie que de otra, el fenotipo resultante tendrá mayor parecido con la especie que contribuyó con más cromosomas. Si las especies que forman el mutante presentan igual o similar número de cromosomas, el individuo resultante será un intermedio entre ellas (10).

Los aloploides genómicos son formas estables y rara vez hay segregación, siendo constantes y fértiles. En cambio, los aloploiploides segmentales pueden continuar segregando en las siguientes generaciones, debido a ello en la descendencia pueden aparecer formas débiles y estériles. A la vez, la segregación impedirá la estabi-

lidad y el mantenimiento fisiológico propio con el medio ambiente - del poliploide (10).

En la primera generación (F_1) generalmente los híbridos son vigorosos y de gran tamaño. Esta respuesta cuando hay cruzamiento entre especies no emparentadas es denominada heterosis o vigor híbrido, y puede ser mantenida por medio de la alopoliploidía (41).

Es importante hacer notar el papel evolutivo de los aloplóides - pues además de formar nuevas especies, proporciona información, al estudiar la meiosis, sobre el origen de especies nuevas y la probable filogenia de las mismas.

Autoalopoliploides.

Este tipo de poliploides presentan en sus genomios características de apareamiento tanto de formas autoploides como de alopoliploides. El nivel de ploidía que presentan es la hexaploidía y formas superiores. Estos mutantes pueden resultar de la cruce de autopoliploides. Durante el apareamiento en meiosis se forman - - cuadrivalentes, trivalentes, bivalentes y univalentes resultando - por lo tanto una segregación al azar.

Segregación en poliploides.

La segregación de los caracteres hereditarios en las plantas poliploides no está sujeta a las leyes de Mendel, debido a que en ellas

ya no se encuentran, como en los diploides, dos factores para un -- carácter hereditario, sino que ellos se repiten tantas veces como -- existan cromosomas homólogos en las células, además que en la divi- sión meiótica, la distribución de los cromosomas es al azar .

En autopoliploides esto se acentúa aún más, pues cada cromosoma se repite un número de veces correspondiente al grado de ploidía que -- exista (3, 41, 47).

De acuerdo con Brewbacker (3, 13) existen tres diferencias de se-- gregación genética entre los poliploides y los diploides:

1. Al aumentar el número de cromosomas también aumenta la cantidad de alelos diferentes en un locus.
2. Las segregaciones meióticas en un poliploide originan a menudo - gametos estériles, alterando así las razones genéticas.
3. Las segregaciones meióticas del poliploide dependen de las rela- ciones de ligamiento entre el gen y el centrómero y la frecuen-- cia con que los cromosomas formen complejos multivalentes.

Haldane y Mather ¹⁶ mencionan dos extremos teóricos de segregación, --- uno en el cual los cromosomas completos se separan al azar para for- mar los gametos, de tal modo que la distribución al azar depende - únicamente del total de cromosomas determinado por la ploidía. El otro extremo considera la segregación al azar de las cromátidas --

16 Confrontar (3).

como portadoras de cada uno de los factores hereditarios, lo cual - duplica el número de factores que habrían de distribuirse al azar.

Brewbacker (99) también indica dos extremos, que dependen del grado de apareamiento multivalente y entrecruzamiento del gen y el centómero. Uno es llamado recombinación cromosómica en el cual no hay apareamiento multivalente ni entrecruzamientos. El otro llamado -- recombinación cromatidial, donde hay un máximo entrecruzamiento de genes y centrómeros y formación multivalente total.

Los dos tipos de segregación son limitantes, y muchos de los poliploides se encuentran en un punto entre los dos extremos, debido a que siempre hay cierto grado de intercambio de material genético entre cromátidas y, además, se presentan fenómenos que impiden que la segregación sea completamente al azar.

2.4.2.2. Aneuploidía.

Aneuploidía (Aneusomía) se le llama a una alteración cromosómica y génica, debida principalmente a un aumento o disminución de una par te del genoma.

Los tipos más comunes de aneuploidías que se presentan en los organismos son los siguientes:

Nulisómicos, que se caracterizan por carecer de un par de cromosomas ($2n-2$).

Monosómicos, que se caracterizan por carecer de un cromosoma ($2n-1$)

Trisómicos, en los cuales está presente un cromosoma extra ($2n+1$).

Tetrasómicos, en donde existen dos cromosomas extra siendo estos - homólogos ($2n + 2$).

En general, se denominan polisómicos a los organismos que presentan uno o más cromosomas representados tres o más veces (40).

Alteraciones de este tipo surgen debido a los siguientes fenómenos (13, 10, 36, 40, 41, 47, 99):

- a) No disyunción de cromátidas hermanas en anafase durante alguna mitosis en el cigoto, produciendo células monosómicas.
- b) No disyunción durante la meiosis, originando gametos con cromosomas de más y/o de menos.
- c) No disyunción mitótica o meiótica en organismos poliploides con bivalencia produciendo gametofitos monosómicos y disómicos.
- d) Falta de apareamiento o sinápsis parcial durante la meiosis, lo que forma una distribución al azar de los univalentes a los núcleos.
- e) Distribución al azar en la meiosis de poliploides dando lugar a la formación de núcleos con números diferentes de cromosomas.
- f) También surgen de la progenie de cruza diploides con tetraploides.
- g) Autofecundación en organismos monosómicos.
- h) Progenie de triploides.
- i) Retraso en la anafase mitótica o bien precocidad de la misma.

Este último caso sugiere una acción selectiva de las fibras de huso al conectar cromátidas hacia los polos, sin embargo, se desconoce el mecanismo de selección.

Los individuos monosómicos son relativamente raros en especies diploides (10, 36). En este caso, la pérdida de un cromosoma no es precisamente letal, pues el resto de los cromosomas probablemente compensen la deficiencia. Sin embargo, en organismos haploides, incluyendo la generación gametofita, puede ser letal. Si el cromosoma perdido es de los mayores, generalmente el organismo no sobrevive, y si es de los menores, puede llegar a sobrevivir. Pero aunque esto suceda, los gametos que presenten esta alteración no son viables, por lo cual esta mutación no persiste en la progenie (13). Generalmente el gametofito femenino tiene mayor tolerancia a la deficiencia que el gametofito masculino (10).

Durante la meiosis de los monosómicos, los cromosomas homólogos forman bivalentes, mientras que el cromosoma que carece de homólogo queda como univalente y durante la anafase I se dirige hacia uno de los polos continuando en la meiosis. En este caso dos de los núcleos seguirían siendo normales (n) y dos aneuploides ($n-1$). Si se pierde en el citoplasma, los cuatro núcleos serán aneuploides ($2n-1$). Y por último, si hay separación de las cromátidas de este cromosoma en anafase I distribuyéndose estas al azar en anafase I, pueden o no quedar incluidas en algún núcleo.

Al fusionarse con otro gameto, el gameto proveniente de aneuploide puede dar origen a cigotos nulisómicos ($2n - 2$), monosómicos ($2n-1$), diploides ($2n$), trisómicos ($2n + 1$) o tetrasómicos ($2n + 2$) (10,41). Dependiendo de la razón de gametos formados, la viabilidad de ellos y de los cigotos, será la proporción que aparezca de cada uno de los tipos que pueden producirse.

Las características que presentan los individuos monosómicos son: menor viabilidad y fertilidad, poco vigor. Además, dependiendo del cromosoma perdido será la respuesta específica a la alteración (10, 40, 41).

Los organismos nulisómicos son aún más raros que los monosómicos en los diploides, pues la pérdida de tantos genes es letal. Sin embargo al igual que la monosomía, esta alteración es más común en los poliploides, que debido a los genomas adicionales, también amortiguan su acción deleterea.

Las características que presentan los nulisómicos, al igual que los monosómicos son menor viabilidad y fecundidad. De igual modo, de acuerdo a los cromosomas perdidos responderán específicamente a los caracteres perdidos.

La presencia de un cromosoma de más en los individuos trisómicos origina una meiosis irregular, pues los tres homólogos existentes forman asociaciones trivalentes lo que hace que haya una distribución anormal de los cromosomas hacia los núcleos. También pueden

formarse un bivalente y un univalente, este último puede perderse - volviendo la normalidad, o bien segregarse hacia uno de los polos. Así, las formas trisómicas originan, dependiendo del gameto con el cual se fusionen, diploides, trisómicos y tetrasómicos (41).

Es posible que se formen individuos con trisomía secundaria ($2n+1+1$) los dos cromosomas extra no serán homólogos en este caso. Dichas - trisomías surgen de individuos trisómicos cuando hay formación de - un bivalente y un univalente durante la meiosis, el univalente actúa de forma anormal sufriendo misdivisión para producir isocromosomas (10, 36).

Generalmente, la viabilidad de estos individuos es menor que en los diploides, en algunos casos se pueden apreciar diferencias fenotípicas con respecto a los individuos normales. Estas diferencias se distinguen en órganos específicos, los cuales muestran un aumento de tamaño (36, 41).

En organismos trisómicos, el cromosoma extra tiende a perderse. El promedio de transmisión es casi de 20%, pero en cromosomas particulares aumenta o disminuye aparentemente, dependiendo de las cualidades de los genes (42).

La meiosis de los individuos tetrasómicos generalmente es alterada ya que a menudo tienden a formarse asociaciones cuadrivalentes o -- trivalentes y univalentes, de tal manera que los cromosomas adicio-

nales es muy irregular. Los cigotos que se forman, dependiendo de los gametos que los formen, son desde diploides hasta hexasómicos - (41). Aún así, los tetrasómicos tienen un comportamiento más estable y regular que las formas impares (10).

Al igual que los trisómicos, sus características son: menor viabilidad que los diploides y caracteres genéticos acentuados en aquellos rasgos que estén regulados por los cromosomas extras.

Los organismos aneuploides pueden llegar a crear un equilibrio genético, el que es llamado equilibrio secundario, al formar una nueva especie que tenga la capacidad de perpetuarse, al igual que los poliploides que de ella se deriven (poliploides secundarios) (41).

2.4.3. Mutaciones cromosomales.

Las mutaciones estructurales son variaciones estructurales que alteran el orden de los genes en los cromosomas. Tales trastornos -- se deben al rompimiento de los cromosomas, de tal manera que al -- unirse nuevamente los extremos, se puede originar un nuevo reordenamiento diferente al natural. A los organismos que presentan tales alteraciones se les conoce como híbridos estructurales (40). -- El rompimiento puede ser espontáneo o inducido experimentalmente. -- Aparentemente las causas que provocan los cambios estructurales espontáneos parecen ser las mismas que aquéllas causadas por inducción artificial. En condiciones normales es raro que ocurran tales alteraciones, pero existen algunos híbridos que presentan una --

gran frecuencia de rompimientos y que pueden ser causados por determinados genes (36). De igual modo, ciertos cromosomas y segmentos cromosómicos también presentan a menudo semejantes cambios, teniendo mayor propensión la región centromérica y partes heterocromáticas (36).

Durante la interfase y profase es posible que ocurran rompimientos (40), o bien en cualquier etapa del ciclo cromosómico (36). Los rompimientos que ocurran durante la interfase, en el período G_1 , originan roturas cromosómicas, mientras que las roturas de las cromátidas suceden durante o después del período S (10, 36). La rotura de cromátidas generalmente origina rompimiento de cromosomas en la siguiente generación.

Clasificación de acuerdo a los principales cambios estructurales (40):

A. Cambios microscópicos, que afectan el número y/o arreglo de los lugares (loci) de los genes, también llamados aberraciones o mutaciones cromosómicas.

- a) Supresión o deficiencia, pérdida de un segmento de cromosoma.
- b) Duplicación, aumento de un segmento de cromosoma.
- c) Inversión, reordenamiento intracromosómico por rotación de 180° de un segmento que invierte el orden de los cromosomas.

d) Translocación, reordenamiento intracromosómico por intercambio de segmentos entre cromosomas no homólogos.

B. Cambios submicroscópicos, mutación génica o mutación de punto (a nivel molecular).

2.4.3.1 Cambios microscópicos.

Los extremos ocasionados por un rompimiento comunmente se vuelven a unir suscitando el mismo orden lineal, denominandosele a este hecho "unión restitutiva". A pesar de ello, pueden existir segmentos, originados también por rompimiento, de tal manera que si se unen con segmentos no correspondientes, provocan un nuevo orden de los cromosomas y los genes. Esta unión es denominada no restitutiva, de intercambio o unión cruzada (23). Cuando el rompimiento ocurre en un solo cromosoma se dice que cambio es homosomal o intracromosómico, y cuando ocurren rompimientos en cromosomas diferentes habiendo intercambio de segmentos entre ellos, se dice que los cambios son heterocromosomales o intercromosómicos.

Cuando ocurre un rompimiento cromosomal los extremos que surgen de él son capaces de adherirse a extremos también originados por rompimiento, mientras que los extremos naturales no son adherentes debido a que contienen genes denominados telosómicos (o telómeros) que sellan el extremo, impidiendo que se unan a cualquier otro (23)

Aberraciones estructurales intracromosómicas.

Una aberración estructural intracromosómica se debe a la pérdida, ganancia o reorientación de un segmento cromosomal (21).

Supresión o deficiencia.

Las deficiencia ocurren cuando hay pérdida de un segmento cromosomal. La deficiencia puede ser terminal o intersticial. Una deficiencia terminal se puede originar por un solo rompimiento del cromosoma (10), mientras que la deficiencia intersticial se debe a dos rompimientos en el cromosoma.

Cuando hay una sola ruptura en un cromosoma, puede haber unión restitutiva antes o después de la duplicación. Si esta no se verifica, puede ser que los extremos hayan sido separados por corrientes protoplásmicas o bien, por movimiento browniano (23). Puede suceder entonces que los extremos más cercanos se unan. Así, si ocurre duplicación de los segmentos cromosomales, se tendrán dos partes centrómero y dos acéntricos, si los extremos de cada uno de ellos se unen, habrá un segmento acéntrico y otro dicéntrico. Tales uniones originan isocromosomas, en donde los brazos cromosomales serán iguales (23, 41).

El cromosoma acrocéntrico generalmente se pierde durante la anafase pues no se dirige a ningún polo, aún aunque no haya unión de los segmentos acéntricos. Probablemente estos últimos pasen a algún po-

lo, pero finalmente se pierden. Puede suceder que el cromosoma implicado tenga centrómero difuso, en cuyo caso, todos los segmentos pasarán a formar parte del cariotipo como un nuevo cromosoma (36, - 40). El destino del cromosoma dicéntrico es diferente, el tener dos centrómeros provoca que el cromosoma sea jalado hacia polos opuestos durante la anafase, formando un puente denominado puente anafásico, que se puede romper por cualquier parte, o bien puede persistir uniendo a los núcleos hijos, o que el cromosoma se pierda al no entrar a ninguno de ellos (23). Al haber rompimiento del puente que forma el cromosoma dicéntrico también se originan nuevos puntos de rompimiento (10).

En caso de que haya rompimiento del puente, durante sucesivas divisiones habrá ciclos ruptura-fusión-puente-ruptura (10, 21, 23), - - pues al haber duplicación de cromosomas para la siguiente división existirán dos cromosomas hermanos en los cuales habrá un extremo adherente provocando su unión y por lo tanto la formación de otro cromosoma dicéntrico (10, 23). Las consecuencias que provocan estas alteraciones en las células hijas dependen del cromosoma particular que esté implicado, del lugar de la ruptura y del destino de la porción dicéntrica (23). Un cromosoma terminalmente deficiente no se recupera, a menos que pase a formar parte de un núcleo gamético, en donde se comportará como telómero, no sabiéndose aún a que se debe. Sin embargo, dependiendo de la longitud y el sitio de la deficiencia, puede ser responsable del mal funcionamiento o no--

viabilidad del gametofito, cigoto o embrión (21). Si no hay rompimiento del puente, el que los núcleos hijos queden unidos interfiere con subsiguientes intentos de división. Esto quizá sea más importante que la ausencia o presencia de genes (23).

Los rompimientos que originan una deficiencia intersticial pueden llevarse a cabo en un mismo brazo o una rotura en cada uno de ellos. Cuando los rompimientos ocurren en el mismo brazo, el segmento intersticial se puede desprender, mientras que el segmento terminal se une a la parte que porta el centrómero. La parte intersticial en ocasiones une sus extremos formando un anillo acéntrico. Independientemente de ello el segmento generalmente se pierde antes de la siguiente división nuclear, quedando el cromosoma deficiente para tal segmento.

Si las rupturas se encuentran una en cada brazo del cromosoma, los segmentos terminales aún cuando se unan se pierden por la falta de centrómero. El segmento central puede unirse por sus extremos formando un anillo, así, si la deficiencia no es grande, el cromosoma puede continuar en la división. Si se efectúa un solo entrecruzamiento, con un homólogo anillado o no anillado se produce un anillo o un bastón respectivamente (23).

Los núcleos que se generen de tales células serán aneuploides segmentales.

Las deficiencias pueden ser letales cuando son homocigóticas (en cromosomas homólogos), y detrimetales cuando son heterocigóticas (21, 23), pero si es grande aún siendo heterocigota es letal (10).

Si la deficiencia es únicamente subletal puede causar algún cambio funcional o morfológico en el organismo, pasando a generaciones futuras como mutación génica (10). Si hay pérdida de alelos dominantes, esto permitirá la expresión de los alelos recesivos (36).

Las deficiencias se identifican durante el paquitene por la configuración que forman (40), el cromosoma normal al aparearse con el deficiente, de tal manera que se observa un "lazo".

Duplicación.

La duplicación se presenta cuando parte de un cromosoma se repite en él de tal manera que en ese cromosoma existen dos o más genes iguales (3).

El surgimiento de las duplicaciones se debe a:

a) Serie de rompimientos y reuniones (36, 41). Aquí se encuentra incluida la formación de isocromosomas, o sea, cromosomas con brazos genéticamente iguales.

b) Durante el ciclo ruptura-fusión-puente-ruptura (10, 36, 41).

Cuando el rompimiento del puente no es necesariamente en el punto donde se llevo a cabo la fusión, se forman tanto cromosomas defi-

cientes como duplicados.

c) Por translocaciones.(40).

d) Por el entrecruzamiento desigual (10, 36). Se verifica cuando hay entrecruzamiento entre cromosomas homólogos en puntos no homólogos originando una deficiencia y una duplicación en el segmento cromosomal.

El segmento cromosomal duplicado puede encontrarse libre si consta de centrómero, o fusionado con cualquier cromosoma del genoma.

Las formas de duplicación en un cromosoma pueden ser:

a) Tándem.

b) Tándem inverso.

c) Desplazada en el mismo brazo.

d) Desplazada en brazo diferente.

Durante el apareamiento de los cromosomas, el fragmento duplicado forma un lazo al igual que en una deficiencia, en el lugar donde se encuentra la duplicación. Este tipo de alteración puede ser detectada únicamente en cromosomas con diferenciación cromomérica muy evidente (10, 41) o en cromosomas politénicos (36).

Los efectos genéticos que causa una duplicación pueden ser especí-

ficos o no específicos. Los específicos dependen de los genes que se encuentren en el segmento duplicado, los cuales generalmente producen el mismo efecto fenotípico que si estuvieran en la posición normal (10, 41). Los efectos no específicos están en función de la extensión, ya sea menor o mayor, del segmento duplicado, y si tal segmento se encuentra en condición homocigota o heterocigota (10, 41).

Las duplicaciones son menos deletéreas que las deficiencias, por lo cual es probable que se presenten con mayor frecuencia en la naturaleza (36).

Se considera que los pseudoalelos¹⁷ provienen de duplicaciones, debido a ello se ha sugerido que este es un mecanismo para la creación de nuevos genes, los cuales por mutación subsecuente, aumentan el rango de potencialidad de funciones de un organismo (36).

Una propiedad de las duplicaciones se observa cuando el segmento duplicado se encuentra frente a una deleción en el apareamiento, en cuyo caso, la duplicación cubrirá la deficiencia evitando el efecto de esta última (41). Se ha observado también que, en caso de mutaciones aisladas en genes duplicados, no hay efectos deletéreos.

¹⁷ Pseudoalelos, alelos íntimamente ligados que tienen efectos fenotípicos similares, pero que a pesar de todo aún pueden recombinarse.

Inversión.

Las inversiones se inician con el rompimiento de un cromosoma en dos puntos a lo largo de su longitud. El segmento producido por los rompimientos gira 180° , alterando e invirtiendo el orden de los genes en dicho segmento. Si el segmento invertido no incluye al centrómero la inversión se dice es paracéntrica, y si está incluido la inversión es pericéntrica. Los efectos morfológicos en los cromosomas y las consecuencias genéticas que provocan los dos tipos de inversión son diferentes (36).

Cuando se lleva a cabo una inversión en células que darán origen a los gametos, y ésta es retenida por varias generaciones, ciertos organismos se vuelven homocigotos para la inversión, en cuyo caso habrá meiosis normales. Otros individuos tendrán un homólogo invertido y otro normal, condición heterocigota para la inversión (23). En este último caso, si la inversión es pequeña, durante el apareamiento en meiosis, el segmento invertido no se sinapsará, impidiendo en esa región el entrecruzamiento (40, 41). Debido a ello no habrá recombinación de genes, que posiblemente dieran mejores cualidades a la especie. Puede suceder que haya asociaciones no homólogas debido a compulsiones mecánicas (36).

En las inversiones paracéntricas, si el segmento invertido es grande y la condición heterocigota, durante el apareamiento se forma un aza en la región invertida, torciéndose el homólogo normal para-

el apareamiento. Sin embargo, tales acomodados quizá no ocurran en ninguno de los cromosomas (23). La sinapsis no se lleva a cabo en regiones contiguas a los puntos de rompimiento (23). En caso de que no haya entrecruzamientos entre los cromosomas, la segregación de ellos será normal, habiendo posiblemente un retraso de los cromosomas implicados (36). Si llegan a recombinarse los cromosomas en regiones fuera de la inversión, la segregación también será normal. Pero si hay un solo entrecruzamiento en la región invertida, esto conducirá a la formación de un segmento acéntrico y una cromátida dicéntrica, que más adelante formará un puente anafásico en la segunda fase de separación de los cromosomas (40, 41). El segmento acéntrico se pierde, mientras que el puente anafásico generalmente se rompe.

Los productos de la meiosis cuando hay una inversión heterocigota y paracéntrica se espera sean, dos gametos viables, ya sea con el cromosoma implicado normal o con inversión, y dos gametos con genes duplicados o deficientes, siendo generalmente no viables.

En caso de que haya dos entrecruzamientos en el segmento invertido, la segregación será normal (41). Si en la inversión se encuentran implicadas tres cromátidas, 50 % de los gametos serán viables y, si las cuatro cromátidas tienen un segmento invertido ningún gameto será normal (36).

Las inversiones pericéntricas son simétricas cuando los rompimien-

tos se dan a distancias iguales del centrómero, o asimétricas cuando se efectúan a diferentes distancias del centrómero, implicando-- en este último caso que la longitud relativa de los brazos sea desigual (36).

Así como en las inversiones paracéntricas se forma un aza en el lugar de la inversión para que haya sinapsis, lo mismo sucede en las inversiones pericéntricas heterocigotas. En caso de un entrecruzamiento en la región invertida, los productos finales son, un filamento normal, un filamento con inversión y dos filamentos con deficiencia y duplicación a la vez (23), todos ellos con centrómero. -- Si se dan dobles entrecruzamientos en el segmento invertido, se -- producirán con la misma frecuencia cromosomas balanceados y desbalanceados (36). Al igual que en las inversiones paracéntricas, en -- las pericéntricas se originan gametos inviables que aumentan la esterilidad de los individuos. Pequeñas inversiones pericéntricas generalmente pueden sobrevivir (23).

En cualquiera de los dos casos, ya sea inversiones paracéntricas o pericéntricas, aun si no hay entrecruzamientos, pueden producir -- efectos fenotípicos diferentes de los normales, que se explican -- por medio de la hipótesis del efecto de posición, que supone que -- el funcionamiento de un gen está determinado por su posición, de -- tal manera que si esta cambia, sus propiedades pueden alterarse debido al nuevo ordenamiento en el cromosoma (10, 41).

Se afirma que las inversiones actúan como supresoras del entrecruzamiento, evitando la unión entre loci situados en el segmento invertido. Stephens¹⁸ afirma que el hecho de que existan segmentos invertidos puede aumentar el grado de entrecruzamiento en otras porciones del cromosoma, y aún en cualquier lugar del cariotipo.

Aberraciones estructurales intercromosómicas.

Translocaciones.

Se considera que una translocación surge cuando hay un rompimiento, al mismo tiempo, de dos cromosomas que se encuentran próximos (10). El intercambio de segmentos entre los cromosomas no homólogos es denominado translocación recíproca. La condición en que se pueden dar las translocaciones puede ser homocigota o heterocigota.

Al formarse cuatro segmentos debido al rompimiento de dos cromosomas no homólogos, la unión de ellos sigue dos vías. La primera en la cual se unen dos segmentos acéntricos y dos segmentos céntricos; la segunda, cuando cada segmento céntrico se une con un acéntrico que no es el correspondiente. En el primer caso, de las uniones surge un cromosoma sin centrómero que se pierde y un cromosoma dicéntrico, el cual frecuentemente actúa como letal dominante en una división subsecuente (23).

18 Confrontar (36).

En el segundo caso, en donde los cromosomas intercambian segmentos, pero cada uno de ellos posee centrómero, dependiendo de la condición, ya sea homocigota o heterocigota, será su comportamiento. Así en la translocación homocigota, tanto la mitosis como la meiosis son normales, formandose únicamente nuevos grupos de ligamiento.

En una translocación heterocigota, la configuración que se forma durante la profase y metafase de la primer división es característica pudiendose identificar citológicamente la alteración por este hecho (36). Durante el paquitene los cromosomas forman una configuración en cruz (10, 36). Si el apareamiento es precisamente entre puntos homólogos, los vértices de la cruz muestran los puntos de rompimiento-unión, pero puede suceder que haya efectos de torción en la sinapsis, impidiendo su exactitud (36).

Dependiendo de los entrecruzamientos que haya en cada brazo de la cruz, será la configuración que se forme en metafase I, así, si ocurre al menos un entrecruzamiento en cada brazo, la configuración siguiente será un anillo (10, 36). Al disminuir el número de quiasmas en los brazos se formará una cadena de cuatro cromosomas, una cadena de tres cromosomas y un univalente, o dos bivalentes (36). La forma del anillo y de la cadena, conocidas también como complejo de intercambio, depende de la localización de los quiasmas, del grado de terminalización y de la longitud de los brazos cromosomales. Un anillo se puede torcer formando un ocho, o una ca-

dena se puede observar en forma de zig-zag.

La disyunción de los cromosomas en la anafase está en función de la orientación de los cromosomas dada cierta configuración. Se llama disyunción alternada cuando los cromosomas que son alternativos en la cruz formada en paquitene van hacia el mismo polo en la anafase I, es decir, dos cromosomas normales van hacia el mismo polo y dos translocados hacia el polo opuesto. Al hecho de que cromosomas contiguos, ya sea homólogos o no homólogos, vayan hacia el mismo polo se le llama disyunción adyacente. En este caso, un cromosoma normal y un translocado se dirigen hacia el mismo polo.

Dependiendo de la distribución de los cromosomas en la anafase I, será la constitución cromosómica final en los cuatro núcleos que se forman al finalizar la meiosis y por lo tanto también el funcionamiento de los gametos.

En el tipo de disyunción alternativa se producen dos núcleos haploides con cromosomas normales y dos núcleos haploides con un cromosoma translocado. Todos los gametos que se forman serán viables.

En la disyunción de tipo adyacente, los cuatro núcleos que se forman serán haploides con deficiencias y duplicaciones. Los gametofitos deficientes generalmente abortan.

Las translocaciones pueden ocurrir entre cuatro, seis, ocho, o más cromosomas. En especies del género Oenothera, Rhoco, Datura, Campa-

nula hypericum y otras, en ocasiones son heterocigotas permanentes-- por translocación (40).

Existe otro tipo de translocación que se da entre segmentos de un-- mismo cromosoma, denominada desplazamiento. En dicha translocación, un segmento intersticial pasa de un brazo del cromosoma a otro, te-- niendo una posición diferente. Para que ocurra el desplazamiento-- es necesario que el cromosoma sufra de tres rompimientos (40).

Los efectos genéticos de las translocaciones son, la alteración del ligamiento y de los valores de entrecruzamiento, pues genes que es-- taban ligados pasan a ser independientes, y genes independientes-- quedan ligados. Además, también ocurren efectos de posición (10).-- Todos estos cambios alteran el fenotipo de manera no específica - - (10, 36).

2.4.3.2 Cambios submicroscópicos.

Se conocen como mutaciones génicas o de punto a los cambios que son ocasionados en un gene, ya sea espontánea o artificialmente, dando como consecuencia variaciones hereditarias en el caracter que de-- pende del gen afectado (13). Este tipo de variación quizá sea la-- más frecuente en la naturaleza, sin embargo, se desconoce el meca-- nismo y la causa de estos cambios (3, 13, 55). Unicamente se sabe-- que estas variaciones se deben a alteraciones en la secuencia de-- nucleótidos en una cadena de ADN, generalmente atribuida a los si--

güentes fenómenos (51):

a) Transición.- Sustitución de una purina en un par de bases por otra purina, o bien, sustitución de una pirimidina por otra pirimidina.

b) Transversión.- Sustitución de una purina por una pirimidina y viceversa.

c) Delesión o inserción.- Pérdida o adición de un par de nucleótidos.

Aparentemente existen en promedio de 500 a 1 500 lugares mutables dentro de un gen (58), dependiendo de la cantidad de nucleótidos que lo formen. Gran parte de las mutaciones que incluyen únicamente una base son reversibles, ocurriendo la retromutación con gran rapidez (53), sobre todo durante el proceso de duplicación del ADN. Si la cantidad de mutaciones es mayor, incluyendo hasta un gen completo, es imposible el proceso de reversión (23, 53).

Generalmente, los efectos de las mutaciones de punto no son benéficas para la especie, pues evolutivamente, un gen tuvo muchas alternativas sobreviviendo solo las que traducían un carácter ventajoso para el individuo, así, la mutación que se presente quizá anteriormente fué una alternativa para el gen (23).

La mutación génica ocurre tanto en las primeras fases de la gameto-

génesis como en las últimas, o bien, en una célula embrionaria.- -
Cuando la mutación ocurre en los inicios de la gametogénesis, gran-
cantidad de gametos reciben el cromosoma con el gen alterado. Pare-
ce ser que es más frecuente, sin embargo, que el gen se modifica- -
en las últimas fases de la gametogénesis, en cuyo caso aparecerá- -
únicamente en el óvulo o grano de pólen. Al ocurrir una mutación- -
en una célula del cigoto, subsecuentes divisiones de ella pueden- -
originar cambios de tipo somático, que se manifestarán en el indi-
viduo por diferencias cromosómicas en el o los tejidos que se origi-
nen de dicha célula, representandose secciones diferentes en compa-
ración con los tejidos normales del individuo.

Cuando la mutación se lleva a cabo en los gametos, si ella es domi-
nante, se manifestará en los individuos que surgan de los gametos--
afectados, si son de condición heterocigota. Si la mutación es re--
cesiva, esta se presentará hasta la segunda generación en un 25 %.-
En general, las mutaciones recesivas son más frecuentes que las do-
minantes (13).

No es posible determinar el cambio fenotípico, pues en ocasiones- -
apenas si existe una leve alteración, y otras veces es tal la in- -
tensidad que puede transformar por completo un caracter y aún supri-
mirlo. Además, parece ser que el cambio en un gen permanece cons-
tante en generaciones sucesivas (13).

2.4.4 Mutaciones somáticas.

Hasta el momento se ha hecho de mutaciones que afectan principalmente a células germinales, que son las que transmiten estas alteraciones a nuevos organismos en el caso de reproducción sexual. Los cambios que ocurren cuando se presenta una mutación en células somáticas generalmente son diferentes. Si tales células no mueren y se dividen, surgen de ellas tejidos o parte de tejidos que difieren del resto del organismo afectando órganos individuales. En plantas propagadas sexualmente estas mutaciones sólo en ocasiones son importantes (cuando afectan órganos reproductores), pero si son propagadas asexualmente, toman gran importancia sobre todo para fines de mejoramiento.

En las plantas es muy frecuente este tipo de mutaciones, tales cambios se conocen como quimeras, diversificación, mixoploidía o mosaiquismo.

Schulz y colaboradores (45) dividen los cambios somáticos como: entrecruzamiento somático, polisomía, reducción somática y quimeras somosomales.

El entrecruzamiento somático se lleva a cabo durante la mitosis de células somáticas condiciendo a la segregación de alelos heterocigotos. El entrecruzamiento somático es semejante al meiótico y los tejidos que se desarrollan de las células derivadas forman los llamados marcos mellizos (twin spot), mancha gemela (twin patch) o

marca doble (double spot). Estas mutaciones se han encontrado en - -soya, maíz y tabaco y corresponden a una variegación.

La polisomía fué descrita previamente como una de las causas que--originan endopoliploidía. En la polisomía ocurre una endomitosis,--donde hay duplicación de cromosomas sin división celular. El térmi--no polisomía se refiere a tejidos en los cuales números de cromoso--mas euploides con diverso grado de ploidía ocurren conjuntamente. - -Se ha encontrado polisomía en espinaca, cañamo, melón, maple y 39--especies y variedades de Liliáceas.

Una quimera, según Cramer¹⁹, se puede definir como un organismo,--usualmente una planta, que no es genéticamente uniforme en todas--sus partes. Las principales causas que la forman son cambios en--los cromosomas debidos a mutaciones cromosomales (estructura del--cromosoma) y a mutaciones genómicas (número básico de cromosomas).

El origen de las quimeras es diferente. Hartman (22) menciona los--siguientes:

a) Por mutación, espontánea de una célula de una planta en una de--las capas del punto de crecimiento, y que afecta únicamente a las--partes que se originan de dicha célula.

b) Por producción artificial de mutaciones con diversos agentes los

19 Confrontar (45).

cuales afectan a ciertas células de los puntos de crecimiento. Aparecen siendo semejantes a los que se forman espontáneamente.

c) Por herencia.

d) Por producción artificial mediante injertos.

Las quimeras son relativamente inestables, pudiendo cambiar al tipo de tejido de donde provienen. El grado de estabilidad depende de su estructura y de acuerdo a ella se clasifican en: quimeras sectoriales, quimeras mericlinales y quimeras periclinales.

Las quimeras sectoriales ocupan distintos sectores de diferentes tejidos de una planta y no se encuentran limitados por capas de tejido. El tejido diferente abarca del centro de la parte afectada (raíz, tallo u hoja) hacia la epidermis (45). Este tipo de quimeras es inestable y de ellas pueden originarse quimeras periclinales (22, 45).

Las quimeras mericlinales son quimeras periclinales interrumpidas-- en donde la epidermis, que es el tejido diferente, solo ocupa un sector. Swanson (48) menciona que esta quimera es quizá la más común, pero es la más inestable en cuanto a propagación.

Al propagarse asexualmente puede surgir de ella una quimera periclinal o puede revertir a la condición normal (22).

Las quimeras periclinales pueden tener varias capas de tejido com--

cuales afectan a ciertas células de los puntos de crecimiento. Aparecen siendo semejantes a los que se forman espontáneamente.

c) Por herencia.

d) Por producción artificial mediante injertos.

Las quimeras son relativamente inestables, pudiendo cambiar al tipo de tejido de donde provienen. El grado de estabilidad depende de su estructura y de acuerdo a ella se clasifican en: quimeras sectoriales, quimeras mericlinales y quimeras periclinales.

Las quimeras sectoriales ocupan distintos sectores de diferentes tejidos de una planta y no se encuentran limitados por capas de tejido. El tejido diferente abarca del centro de la parte afectada (raíz, tallo u hoja) hacia la epidermis (45). Este tipo de quimeras es inestable y de ellas pueden originarse quimeras periclinales (22, 45).

Las quimeras mericlinales son quimeras periclinales interrumpidas-- en donde la epidermis, que es el tejido diferente, solo ocupa un sector. Swanson (48) menciona que esta quimera es quizá la más común, pero es la más inestable en cuanto a propagación.

Al propagarse asexualmente puede surgir de ella una quimera periclinal o puede revertir a la condición normal (22).

Las quimeras periclinales pueden tener varias capas de tejido com--

pletas y en espesor, involucrando varias capas de células. El tejido afectado puede ocupar el centro de la estructura de la planta, -- estar intercalado entre dos capas, o puede involucrar solo capas de la epidermis (45).

Este tipo de quimeras es el más estable y común aunque también al-- propagarse puede revertir a la condición normal de las células (22) En experimentos para provocar quimeras, generalmente resultan qui-- meras periclinales (45).

Son llamadas citoquimeras a las quimeras que afectan parte del teji-- do del tallo, encontrándose porciones diploides y porciones poli-- ploides.

Los estudios de citoquimeras revelaron que las células del ápice-- de la cupula apical forman una uniserie de capas, generalmente-- tres y en ocasiones más. Cada capa de células puede ser igual o-- diferente en cuanto a ploidía. Las tres capas exteriores se denomi-- nan capas primarias histogénicas, capas histogénicas, capas apica-- les o capas de yema.(66).

III. POLIPLOIDIA EN EL MANZANO.

La descripción detallada de algunos cultivares de manzana fué reportada en 1905, en un artículo elaborado por Beach¹ en Estados Unidos. Los diferentes tipos encontrados, el surgimiento de nuevos fenotipos y los fenómenos que presentaban los cultivares en cuanto a los procesos de división, aunado con la importancia económica que tenía desde entonces dicho frutal, motivaron a los investigadores a profundizar en su estudio. Así, en 1927, ya existían (según la información recopilada) dos artículos sobre el comportamiento del manzano. Uno de ellos presentado por Rybin² (1927), mencionaba el estudio realizado en manzanas cultivadas sobre el número de cromosomas observados durante la división reduccional y somática. El segundo, realizado por Kobel³ (1927), en Alemania, trataba sobre el estudio citológico llevado a cabo en plantas del género *Prunus* y en *Pomoideas*.

Ya para el año de 1933, Shamuel y Pomeroy⁴ en Francia, señalaron la existencia, aparte de los diploides normales, de 57 mutaciones de la variedad *Delicious*, 29 de la *Winesap*, 21 de *Rome Beauty*, 17 de *Northern Spy*, 15 de *Duchess* y 11 de *Mc Intosh*.

1 Confrontar (72).

2 *ídem*

3 Confrontar (73).

4 Confrontar (9).

Northern Spy, 15 de Duchess y 11 de Mc Intosh.

Más adelante, en el año de 1947, John Einset (72), inicia una clasificación de variedades de manzando ubicándolas dentro de los tipos diploide (normal), triploide, tetraploide y quimeras. Este trabajo continúa con Einset a la par con otras investigaciones de diferentes autores sobre el mismo objetivo (72, 73, 74, 86, etc.).

En todos estos artículos se ha determinado el número de cromosomas de alrededor de 600 cultivares de manzana.

El material estudiado por Einset y colaboradores y otros investigadores, forman una serie de cinco artículos donde se presenta el número de cromosomas de cultivares y es el que se anexa al final. Este ha sido enviado durante años a la Estación Experimental de Agricultura del Estado de Nueva York, desde diferentes países del mundo para su estudio y clasificación.

Los tipos de poliploides encontrados son triploides, tetraploides y aneuploides. Además quimeras, a las cuales se les a prestado especial atención, siendo objeto de extenso estudio sobre todo para establecer la ontogenia de diferentes organos y como material importante en la creación y mejoramiento de cultivares.

3.1 Triploides.

Las observaciones de los cariotipos de gran cantidad de cultivares-

han determinado que de los cultivares de interés comercial, aproximadamente una cuarta parte son mutaciones de tipo triploide (51- - cromosomas) (75).

A pesar de que los triploides son las mutaciones más frecuentes, - - parece ser que fueron los tetraploides los primeros tipos reportados. Las observaciones a cerca de la ocurrencia de triploides provienen de Einset⁵, quién reporto la aparición de dos triploides de padres diploides. El mismo autor, en 1945 (71) indica nuevamente - - haber encontrado cuatro plántulas triploides de padres diploides - - en una población de 1740 plántulas.

Con la intención de establecer la frecuencia de ocurrencia de triploides originados espontáneamente en la progenie de padres diploides, Einset realizó observaciones reportadas en dos artículos - - (75, 76). En el primero de ellos reporta 19 triploides en 6 002 - - plántulas de diferentes variedades, uno en cada 315 plántulas. En el segundo, de 6 825 plántulas ocurrieron 19 triploides, o sea, - - uno en cada 359 plántulas.

Observaciones adicionales en estas investigaciones mostraron que:

- Ciertas variedades tienen mayor tendencia a producir plántulas triploides, mientras que en otras esta es menor o nula (76).

⁵ Confrontar (71).

- Una alta proporción de triploides han sido seleccionados y propagados como variedades comerciales (75).

- De las 19 plántulas encontradas por Einset en 1952 (75), 18 produjeron frutos y 8 de ellas fueron propagadas posteriormente; 3 - - parcialmente comerciales (77).

Por otro lado, selecciones posteriores de plántulas en base a las características del fruto y del árbol para poder introducirse al mercado, han resultado triploides.

Origen espontáneo de triploides.

El origen de triploides en forma espontánea proviene de los siguientes fenómenos:

a) Unión de un huevo sin reducir ($2n$) con un grano de pólen normal (n) (69, 71, 75, 76, 77).

b) Cruza de variedades diploides ($2n$) con variedades tetraploides ($4n$) (77).

c) Cruza de variedades diploides con quimeras tipo I (2-4-4-4) (77).

Sin embargo, sobre la suposición que indica como origen de triploides, la unión de un huevo sin reducir ($2n$) con un grano de pólen normal (n), se ha manejado que puede ser también al contrario, o - -

sea, un huevo normal (n) fertilizado por un grano de pólen sin reducir (2n) (71, 75). La primer versión se apoya en el hecho de que al cruzar variedades diploides (60 % de las plántulas provenientes de cruza controladas y 40 % por polinización abierta), la progenie de diferentes cultivares indicó que algunos de los cultivares utilizados tenían mayor tendencia a producir plantas triploides que otras (76).

Características de los individuos triploides.

Al comparar cultivares diploides con triploides se han observado los siguientes rasgos característicos en los triploides: agrandamiento del tamaño de estomas, reducción del número de estomas por unidad de espacio, pólen heterogéneo y de pobre germinación, herencia seminal pobre (92), mayor porcentaje de abortos de óvulos (9), y mayor capacidad de cuajado del fruto con pocas semillas (35).

Por otro lado, en cuanto a características fenotípicas, existe gran diversidad (92), ésto depende en cierta medida de la variedad de la cual proceden. Así, muchas presentan características favorables como son: buen vigor, alta calidad de frutos y éstos de mayor tamaño, llegando a superar en estas características a diploides (77, 69).

Sin embargo, también llagan a mostrar características indeseables, como: menor porcentaje de floración y fructificación, algunas más--

tardías que sus progenitoras (77), o bien, en específico la variedad Stayman (3n) a pesar de la calidad de sus frutos, en ocasiones al madurar éstos, se presentan agrietamientos profundos reduciendo su calidad (69).

Meiosis en microsporogénesis de triploides.

Los resultados de investigaciones en la meiosis y formación de pólen realizadas por Radionenko (87), indican lo siguiente:

En diacinesis y metafase I, además de bivalentes se observan algunos univalentes y multivalentes (incluyendo tri, tetra y raramente penta y hexavalentes). La anafase I se caracteriza por movimientos irregulares de los cromosomas. Algunos cromosomas se mueven al frente, mientras que otros se retrasan con la consecuente expulsión de algunos de ellos hacia el citoplasma. La distribución de cromosomas entre los núcleos de las células hijas es desigual, así, generalmente los núcleos contienen diferente número de cromosomas en anillos de x a $2x$. En la anafase I la frecuencia de las anomalías constituyen de 61.4 a 91.5 %.

Las anomalías de meiosis en la segunda división mostraron que, después de la meiosis II, además de los normales tetraploides, también se forman aneuploides (71), su frecuencia es de 30.2 a 48.6 %. Las tétradas se forman de acuerdo al tipo simultáneo. En la separación de las anteras se observan cuatro tipos de microsporas. El

porcentaje de germinación del pólen no excede de 5 a 6.5 %.

3.2 Tetraploides.

A pesar de la ocurrencia de manzanas tetraploides se reporta frecuentemente, los datos sobre éstas únicamente mencionan un cultivar cultivado, Anderson Jonathan, procedente de Michigan y reportada en 1957 (57). Se pensaba que también el cultivar Kola Wild Crabapple era de este tipo (90), sin embargo, Slov'eva (90) indica que en realidad esta variedad es un mixoploide con células diploides, triploides, tetraploides y pentaploides en tejidos somáticos.

Parece ser que Johansson⁶ (1937) fué uno de los primeros investigadores que encontraron tetraploides en la progenie de la cruce Belle de Boskoop (madre) y Filippa (padre), la primera triploide y la segunda diploide. Por otro lado, Nilsson-Ehle y Aschan⁷ (71), reportaron tetraploides provenientes de la cruce de variedades triploides con diploides. Para 1944, Einset menciona la aparición de tetraploides en la descendencia de diploides (3 en 1 740 plántulas). Observaciones posteriores sobre estos mutantes indican que:

- La descendencia de triploides, además de ser tetraploides, tienen una frecuencia mayor de aneuploidías (71, 75, 76, 77).

6 Confrontar (71).

7 ídem.

- Ciertos progenitores triploides producen un mayor porcentaje de tetraploides en comparación con otros (75, 76).

- En la descendencia de padres diploides, además de que se pueden-- presentar tetraploides, existe la posibilidad de que se presenten-- tetraploides parciales, o sea, quimeras diplo-tetraploides (75).

- De 5 694 plántulas de padres triploides observadas, 148 fueron-- tetraploides (75).

Origen espontáneo de tetraploides.

a) Unión casual de dos gametos sin reducir provenientes de diploi-- de (71, 75).

b) Doblamiento somático del cigoto (71, 75).

c) Unión de huevo sin reducir de triploide (51 cromosomas) con un-- grano de pólen normal (17 cromosomas) (71, 75, 77).

Se ha llevado a tetraploides hasta fructificación con el objetivo-- principal de cruzarlas con variedades diploides seleccionadas para-- producir triploides que más adelante se seleccionen por sus carac-- terísticas aprovechables.

Características de los tetraploides.

Generalmente, las plántulas tetraploides de manzano crecen con ma-- yor lentitud que las normales diploides de las cuales se derivan--

Asimismo, la floración y fructificación es más tardía, en ocasiones tardando años en florear, o sino, nunca presentándose ésta. Sin embargo, cuando presentan frutos, éstos contienen un menor número de semillas por fruto que los diploides. Se ha observado, además, que el pólen es de bajo poder germinativo.

Por otro lado, algunas de las plantas que provienen de padres triploides llegan a ser altamente productivos cada año (77).

3.3 Aneuploidías.

Las plantas aneuploides de manzana surgen de variedades triploides, en las cuales, los fenómenos que dan lugar a las células reproductivas, desde un inicio son anormales debido a la composición genética irregular que presentan. Aunque es un bajo número de plántulas el que llega a formarse de dichos individuos, los que lo logran manifiestan ciertas características fáciles de distinguir como: - - extremada debilidad de las plantas, falta de floración y fructificación (77) o en caso de florear y fructificar, aborto de óvulos y caída de frutos en desarrollo.

Investigaciones realizadas sobre las células aneuploides han mostrado que en comparación con los diploides, la formación de la megaspóra así como el desarrollo del gameto presenta las siguientes características.

Aparentemente la meiosis en la megasporogénesis es normal, aunque--

al igual que los diploides, existe un bajo porcentaje de óvulos - que presentan rompimiento, tamaño pequeño o tardío desarrollo (estas últimas características no se presentan en diploides). Existe una marcada tendencia a producir megasporocitos que producen megasporas capaces de desarrollar sacos embrionarios supernumerarios como los megasporocitos de donde surgieron.

Los megasporocitos supernumerarios se desarrollan de un denso protoplasma de las células, generalmente localizadas en el axis nucelar entre el saco embrionario primario y el final del chalazal del nucelo.

El desarrollo del gametofito en megasporas no es uniforme; encontrándose óvulos en diferentes estados meióticos a la vez. Muchos de los megasporocitos supernumerarios y sacos embrionarios sufren tal retraso que resultan tardíos para la fertilización no llevándose a cabo ésta. También se observa que sacos embrionarios supernumerarios se encuentran arriba o adyacentes al saco embrionario primario. Después de que este se alarga y ya en estados tardíos, los núcleos polares y la célula huevo del saco embrionario aparecen en el saco embrionario primario (88).

Otro detalle fué el desarrollo de células con un rico citoplasma en algunos óvulos en los nucelos después de la antítesis. Estos desarrollaron arcosporas supernumerarias en el axis nucelar, entre el saco

embrionario primario y el final del chalazal del nucelo. Algunas--- de ellas se diferencian en megasporocitos supernumerarios de donde surgen algunas megasporas funcionales que se diferencian en sacos-- embrionarios supernumerarios. En los primeros estados de desarro- - llo del esporofito, aparentemente, las células anormales no afec- - tan la formación del embrión y del endospermo, desde el saco embrio- nario normal donde ocurrió la fertilización se observaron óvulos en estados tempranos de desarrollo anómalo. Al proliferar las células- anómalas y al haber un alargamiento en la estructura y extensión, - muestran estar en el saco embrionario; se observa la destrucción- - del embrión al igual que el del endospermo (88).

Por otro lado, en embriones que aparentemente inician una división- y desarrollo normales, se presentan frecuentemente abortos.

También existe la realización de únicamente una fertilización, o- - sea, que en ciertos casos solo ocurre la fertilización del huevo y- en otros la fertilización doble (88).

3.4 Spur o variaciones compactas.

Los tipos "spur" (dardo) son mutaciones totales encontradas en las- variedades Red Delicious, Golden Delicious, Starking, entre otras.- Estas mutaciones difieren de los cultivares comunes correspondien-- tes en que el hábito de crecimiento es diferente. Los brotes termi- nales son más cortos y de mayor diámetro, emiten menor número de -

ramas y brotes laterales, los árboles son más ergidos y compactos (2/3 del tamaño común), menos ramificados y más espesos, de entrenudos cortos (38).

Por otro lado, estas variedades compactas al tener un menor número de ramas, tienen una mejor distribución de luz en la copa y alrededor de cada rama. Se ha comprobado además, que el número reducido de ramas laterales y los entrenudos cortos, aumenta la cantidad de dardos y lamburdas fructíferos, a la vez que existe un mayor número de hojas (38).

Los "spur" presentan un menor número de chopones que las variedades comunes. Las hojas de estas variedades son más verdes, comprobándose que tienen mayor peso seco, mayor cantidad de calcio, nitrógeno y clorofila que las variedades de las cuales provienen.

En cuanto a los frutos, aunque conservan la forma de la variedad original, presentan un alargamiento, y durante su desarrollo, la coloración se manifiesta con anticipación, mientras que la pulpa permanece verde por más tiempo, dando lugar a una maduración tardía.

Otras características son el lento crecimiento y una producción abundante a los 2 ó 3 años después de la plantación.

Estos cultivares tienen grandes ventajas económicas y de cultivo, ya que por un lado permiten aumentar el número de individuos por

unidad de superficie y, por otro, disminuir el costo y las horas-jornada para las labores de cultivo.

La característica enana o semienana parece tener su base en razones de tipo fisiológico. Esto es, que la producción de fitohormonas no es la normal. El carácter es proporcionado por el patrón.

3.5 Quimeras y citoquimeras.

Hasta el momento se han mencionado los tipos de mutaciones que se presentan en el manzano debidas a cambios en el número de cromosomas en células sexuales (triploides, tetraploides y aneuploidías). Sin embargo, también ocurren mutaciones en las células somáticas que dan lugar a quimeras y citoquimeras.

Las quimeras están conformadas por dos o más tejidos genéticamente diferentes que crecen adyacentes entre sí. Las citoquimeras se diferencian de éstas en que parte del tejido es diploide mientras que otra porción es poliploide (22).

Parece ser que Einset e Imhoff (72) fueron los primeros en publicar la existencia de quimeras de manzano, las cuales mostraban una o varias capas de células diploides cubriendo una porción tetraploide interna.

A la fecha, se han determinado tres tipos de quimeras periclinales

que ocurren espontáneamente en manzano: a) Tipo I (2-4-4-4), caracterizada por tener una capa diploide, la epidermis, y las demás capas interiores tetraploides; b) Tipo II (2-2-4-4), en donde las capas epidérmica y subepidérmica son diploides y se encuentran cubriendo un interior tetraploide; c) Tipo III (2-2-2-4), en las cuales las tres capas superiores son diploides y el interior tetraploide (57, 70, 75, 76, 83, 84).

Dentro de estos tipos se encuentran cultivares de interés comercial como los llamados "Giant" o "Gigantes" de los cultivares Wealthy y Rome, entre otras.

Estos cultivares, también llamados "sports", generalmente se originan debido a una mutación en determinada célula de la cual, posteriormente, surge una rama diferente a las demás. Por lo general, los "sports" han sido estudiados a través del meristemo apical de la rama donde se presentan, la cual se encuentra formada por diversas capas de células, comunmente tres, aunque pueden ser más (59). Dichas capas llamadas capas primarias histogénicas, capas histogénicas, capas apicales o histogenes, pueden ser iguales, aunque como ya se mencionó, puede existir diferente ploidía entre estas.

De la capa externa se origina la epidermis de la rama, la siguiente contribuye a la formación de los gametos y la interna interviene en la formación de la médula y tejidos interiores del tronco -

(38, 70). Sin embargo, estas observaciones no son determinantes, -- ya que por ejemplo, Einset (75) y Dermen (70) indican que en el tipo II (2-2-4-4) tanto la médula como el tejido vascular es tetraploide al igual que una porción de la corteza, mientras que la corteza exterior y la epidermis es diploide; y, en el tipo III (2-2-2-4), en la región del periciclo se encuentran los límites entre los tejidos diploides y tetraploides.

Las quimeras de tipo I se comportan como tetraploides al cruzarlas, dando lugar a triploides. Los tipos II y III, se comportan como diploides al cruzarlas, produciendo diploides.

Al experimentar sobre la estabilidad de las quimeras de tipo I, se encontró que éstas presentan un alto grado de estabilidad y regularidad. Las quimeras de tipo II también son altamente estables. Pero las quimera de tipo III tienen una menor estabilidad, revirtiendo-- a la condición diploide normal (68, 83).

Las ramas quimerales presentes en un árbol, pueden ser detectadas-- a través de ciertos criterios establecidos para el caso y que giran alrededor del fruto. Dichos criterios se reducen a (65):

- Incremento en tamaño (casi siempre el doble del normal).
- Forma aplastada.
- Irregularidades en el contorno (generalmente no existe eje de si-

metría).

Las citoquimeras de manzano generalmente consisten en regiones di--plo-tetraploides, originadas de manera similar a las quimeras. Es--tos tipos son comunmente 4-2-2, 2-4-2, 2-2-4 y menos frecuente-- 4-2-4, 4-4-2 y 2-4-4. Generalmente estas capas se dividen en un pla--no anticlinal, aunque esto es relativo, ya que algunas capas como--L-I, puede dividirse periclinalmente (67).

Tanto las quimeras como las citoquimeras han sido investiga--das para la determinación del origen de órganos y tejidos del árbol, pun--to de gran controversia, que aparentemente aún no se resuelve en-- su totalidad (57, 65, 67, 70, etc.).

Existen además otro tipo de variaciones de naturaleza hasta cierto--punto diferente, las mutaciones de yema. Estas variaciones se defi--nen como ramas que difieren del resto del individuo en ciertos ca--racteres que pueden conservarse a través de propagación asexual. Su origen también es debido a mutaciones somáticas y en ocasiones son--quimeras, o bién, pueden originarse durante un reacomodo de tejidos en una quimera o al formarse yemas adventicias.

Los cultivares Starking, Richard y Starkrimson son variaciones de--este tipo surgidas del cultivar Delicious. Es importante señalar que tanto los cultivares Starkrimson y Starkspur (mutación de yema de--Golden Delicious) producen individuos de tipo "spur".

IV. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

Retomando los objetivos planteados en un inicio, se tiene lo siguiente:

1.- Las principales alteraciones cromosómicas que se presentan - Malus a través de su evolución son:

a) Poliploidía secundaria debido a una duplicación de 4 cromosomas básicos y tres presentados en forma triple; los cuales le confieren una diferencia de 10 en comparación con su familia. En un inicio, estas características representaron una condición aneuploide de tipo polisómico, en donde, tomando en cuenta su origen $n = 7$ con la polisomía resultó - $2n + 2 + 2 + 2 + 2 + 4 + 4 + 4$ dando lugar a 17 cromosomas -- como número básico.

b) Euploidías. Muy raras veces se presentan haploides (n) en -- progenies de padres triploides. Otro tipo de euploidías son triploides ($3n$) de tipo autoploide, surgidas de:

- Unión de células huevo sin reducir ($2n$) con un grano de -- pólen normal (n).

- Cruza de variedades diploides ($2n$) con tetraploides ($4n$).

- Cruza de variedades diploides ($2n$) con quimeras de tipo -- I (2-4-4-4).

- Tipo I (2-4-4-4), en las cuales la epidermis es diplóide y los tejidos internos tetraploides.

- Tipo II (2-2-4-4), donde la epidermis y la subepidermis son diploides y se encuentran cubriendo capas tetraploides.

- Tipo III (2-2-2-4), que presenta capas diploides cubriendo capas tetraploides aproximadamente desde la región del periciclo.

e) Cromosomas supernumerarios. A través del seguimiento de meiosis en megasporas se ha observado la existencia de esta alteración. Los cromosomas supernumerarios también son llamados accesorios o cromosomas B. Se ha demostrado en otras especies que este tipo de cromosomas se derivan de cromosomas originales después de translocaciones recíprocas y que pueden originarse espontáneamente con menos frecuencia en altos niveles de heterocigocidad para la translocación.

2.- Los cambios morfológicos que se presentan en manzano son:

a) Haploides.

- Plantas extremadamente débiles.

b) Triploides.

- Buen vigor.

Algunos cultivares tienen mayor tendencia a producir triploides que otras.

Por otro lado, también se presentan tetraploides ($4n$) provenientes de:

- Unión casual de gametos sin reducción cromosómica.
- Doblamiento somático del cigoto.
- Unión de célula huevo triploide ($3n$) con grano de polen normal (n).

Al igual que los triploides, existe una mayor tendencia de variedades a producir tetraploides que otras.

- c) Aneuploidías o aneusomías, caracterizadas por una reducción del complemento cromosómico o aumento de este por uno o más cromosomas. En esta especie generalmente surgen de la progenie de plantas triploides de polinización abierta.
- d) Quimeras, citoquimeras y mutaciones de yema. Estas mutaciones son somáticas caracterizándose por encontrar en el árbol una o varias ramas y aún en el tronco esta condición en donde hay presencia de tejidos o partes de tejido con diferente número de cromosomas. Los principales tipos de quimeras del manzano son:

- Alta calidad de frutos.
- Mayor tamaño de frutos.
- Menor porcentaje de floración y fructificación.

c) Tetraploides.

- Floración y fructificación tardía o ausencia de estas.
- Cuando hay frutos, menor número de semillas por fruto.
- Algunos son muy productivos.

d) Aneuploidías.

- Extremada debilidad.
- Falta de floración y fructificación.

e) Quimeras y citoquimeras.

- Incremento de tamaño en frutos, de forma aplastada y con un contorno irregular.

f) Spur.

En general en estos tipos el porte y otras características de los individuos disminuyen, con excepción del tamaño del fruto.

- 3.- Sobre la importancia de las alteraciones cromosómicas se puede decir que son fuente para la selección y mejoramiento de la especie.

- 4.- Los fenómenos que presenta el manzano en comparación con lo que ocurre en el reino vegetal, se puede explicar en base a la importancia que representan las mutaciones en las especies y en específico sobre la importancia que tiene la poliploidia en Malus.

La variación da lugar a cantidad de nuevas características y combinaciones de estas. Por un lado, la recombinación de genes, como proceso que involucra el surgimiento de un nuevo individuo, provoca nuevas características, y por otro, la influencia del medio ambiente trae consigo la manifestación, modificación o encubrimiento de las características potenciales de un individuo. Sin embargo, los procesos cromosómicos, así como el medio ambiente que rodea a un individuo no siempre ocurre en la misma dirección o por una única vía, sino que es común que se presenten cambios.

Los cambios o mutaciones dan lugar a características que en algunos casos son fácilmente observables en los individuos que las presentan, ya que frecuentemente son de tal magnitud que difieren notablemente de las comunes dentro de una espe-

cie.

Las variaciones tienen como principal objetivo el ensayar - nuevas formas con la intención de mejorar la especie, ya sea para adaptarse a nuevos medio ambientes, o para formar nuevas especies y cultivares. De cualquier forma, no todas las mutaciones favorecen a los individuos, sino que la mayoría de ellas dan lugar a características no deseables. Sin embargo, la Selección Natural permite la reproducción de formas favorables y la eliminación de las aberraciones.

En manzano, el aumento en el número de cromosomas y por consecuencia de genes, ha conferido a la especie una mayor adaptabilidad a nuevos y diferentes medio ambientes. Por otro lado los poliploides retardan más el proceso de homocigosis, la hibridización es más fácil a este nivel y un periodo de estabilización conduce a diferenciación, pudiéndose originar después poliploides mayores y ciclos posteriores de hibridización. Esto de alguna manera ha ocurrido en el manzano por medio de la poliploidía secundaria o diploidización al existir cromosomas triplicados y duplicados.

Moore (36) menciona que el número de cromosomas básicos en las angiospermas, que fue el punto de partida dentro de su historia evolutiva era de $n = 7$, lo que sugiere la importancia de la poliploidía.

Por último, aunque no hay evidencias o ejemplos de los efectos que producen los cromosomas supernumerarios en manzano, cabe señalar los efectos que estos producen en algunas especies.

Existen evidencias de que en las poblaciones, el número de cromosomas de este tipo es variable. Los efectos que producen difieren en cuanto a la cantidad presente así como en la especie que los contenga. Influyen tanto en el vigor de la planta como en la fertilidad del polen. Generalmente, una alta cantidad de ellos reduce el vigor, aunque también se presenta el caso contrario.

En ciertas especies un incremento de supernumerarios da como consecuencia la reducción de la fertilidad del polen, sin embargo, la presencia de accesorios en el tejido del estilo de ciertas especies, promueve el crecimiento del tubo polínico.

Supuestamente en poliploides es menor la probabilidad de la presencia de accesorios que en diploides. Por otro lado, el número de cromosomas de este tipo difiere de un tejido a otro en el mismo individuo.

En cuanto a poblaciones, en ciertos casos se ha observado que la presencia de accesorios reduce el rango geográfico de la especie, lo que supone una asociación con factores específicos del medio ambiente o estructura poblacional.

Recomendaciones.

Uno de los principales problemas que existen en el cultivo del manzano es la propagación de este frutal por semilla, de la cual generalmente se desconoce tanto el genotipo como el fenotipo que presente. Esto trae como consecuencia una serie de plantas poco uniformes y que en la mayoría de las ocasiones ofrecen caracteres no deseables. Es por ello que como primer paso se debe acostumbrar a los productores a utilizar clones para la propagación de los árboles.

Otro problema, que se deriva del anterior es la selección de patrones y a la vez de cultivares (injertos) que convengan a una región específica de acuerdo con sus características medio ambientales, ya que por un lado no debe olvidarse que el patrón influye sobre el comportamiento del injerto, y por otro, el cultivar está sujeto al medio ambiente, pues de acuerdo con este ofrecerá diferentes características.

Así mismo, en México las manzanas ácidas (perones) de las cuales no se han estudiado sus potencialidades para poder seleccionar caracteres deseables y sin previa investigación se usan como patrones. Dentro del mismo punto, en México es muy poca la investigación que existe sobre manzano, ya sea en cuanto a cultivares específicos para las regiones productoras como en selección y mejoramiento genético de la especie para la creación de nuevos cultiva-

res. Es por ello que es necesario elaborar un programa para investigar estos puntos como inicio para que el cultivo vaya tecnicandose para un mejor aprovechamiento de la especie.

V. BIBLIOGRAFIA.

Libros.

- 1.- Attenborough, David. (1981). La vida en la tierra. Una historia natural. Fondo Educativo Interamericano. México.
- 2.- Austin, C. R. (1967). Fecundación. UTEHA. España.
- 3.- Brauer, Oscar. (1969). Fitogenética aplicada. Centro regional-- de ayuda técnica. Agencia para el desarrollo In-- ternacional (A.I.D.). México.
- 4.- Brom Rojas, Emilio..(1968). Establecimiento de huertos frutícolas. CONAFRUT - SAG. México.
- 5.- Calderón Alcaráz, Esteban. (1977). El esfuerzo del hombre. Fruticultura general. E.C.A. México.
- 6.- CONAFRUT. (). Establecimiento de huertos en terrenos inclinados. Instructivo frutícola 2. México.
- 7.- CONAFRUT - SAG. (1972). 32 frutales. Aspectos generales de su-- producción en México. Serie de divulgación. Fo-- lleto Núm. 7. México.
- 8.- CONAFRUT - SAG. (1973). El Manzano. México.
- 9.- Coutanceau, M. (1971). Fruticultura. Técnica y economía de los-- cultivos de Rosaceas leñosas productoras de fru-- tos. Oikos - tan, S. A. ediciones. España.
- 10.- Curtis, P., Jorge. (1976). Introducción a la citología vege-- tal. Ediciones Patiño, A. C. Chapingo, México.
- 11.- Darwin, Charles. (1980). El origen de las especies. Ed. Bruge-- ra, S. A. Barcelona, España.
- 12.- Davison, J. N. (1975). The Biochemistry of the nucleic acids. Chapman and Hall. Great Britain.
- 13.- De la Loma, Jose Luis. (1979). Genética general y aplicada.- - UTEHA. México.
- 14.- De Robertis, E.D.P., Sáez, Fco. y De Robertis, E.M.F. (1979).-

Cell Biology. W. B. Sanders Company. Philadel- -
phia.

- 15.- Dobzhansky, Theodosius. (1975). Genética del proceso evolutivo. Editores Extemporáneos, S.A. México.
- 16.- Escobar, Rómulo. (1981). Enciclopedia Agrícola y de conocimientos afines. Tomo II. Chihuahua, México.
- 17.- Estación Agrícola Experimental de Ciudad Juárez, Chihuahua. --
(). Variedades de árboles frutales propios--
para la región norte de la Mesa Central. Boletín--
Núm. 22. Chihuahua, México.
- 18.- Fébregas Ruiz, Joaquín. (1969). Cultivo del manzano. Ed. Sin--
tes. Barcelona, España.
- 19.- F.E.S. Cuautitlán. Familia Rosaceas. Ingeniería Agrícola. Mi--
mo. México.
- 20.- Freeland Judson, Horace. (1981). El ADN: clave de la vida.--
CONACYT. México.
- 21.- Garber, E. D. (1980). Introducción a la citogenética. Cía.--
Editorial Continental, S. A. México.
- 22.- Hartman, Hudson y Dale E. Kester. (1980). Propagación de plan--
tas, principios y prácticas. Cía. Editorial Con--
tinental, S.A. México.
- 23.- Herkowitz, Irwin H. (1978). Genética. Cía. Editorial Continen--
tal, S.A. México.
- 24.- Hess, Diester. (1975). Plant Physiology. Molecular, Biochemi--
cal, and Physiological Fundamentals of Metabolism
an Development. Springer - Verlag. New York.
- 25.- Jinks, John L. (1966). Herencia extracromosómica. UTEHA. Méxi--
co.
- 26.- Jones, W. Neilson. (1946). Quimeras vegetales híbridos de in--
jerto. Acme Agency, Soc. de Resp. Ltda. Buenos--
Aires, Argentina.
- 27.- Kornberg, Arthur. (1978). Síntesis del ADN. H. Blume Edicio--
nes. Madrid, España.
- 28.- Lamamarca, F. (1979). Los árboles frutales. Ed. de Vecchi, S.--

A. Barcelona, España.

- 29.- Leakey, Richard E. (1981). El origen del hombre. CONACYT. México.
- 30.- Luis Aguilar, Alfredo. (1979). Guía para el cultivo de manzana en la región de Canatlán, Durango. SARH. México.
- 31.- Luis Aguilar, Alfredo. (1981). Estudio comparativo del desarrollo de tubos polínicos en estilos de manzano polinizados con dos mutantes de requerimiento bajo de frío y dos cultivares comerciales de manzano. Seminario de fruticultura. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- 32.- Luis Aguilar, Alfredo. (19). Observación y evaluación preliminar de las variedades de manzana de la región frutícola de Canatlán, Durango. Miméo. Chapingo, México.
- 33.- Martín, Luis. (). Cultivo de manzana; origen y clasificación. Miméo. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- 34.- Mettler, Lawrence E. y Thomas G. Gregg. (1972). Genética de las poblaciones y evolución. UTEHA. Barcelona, España.
- 35.- Ministry of Agriculture fisheries and food. (1972). Apples. Her Majesty's Stationery office. Bulletin 207. London, Inglaterra.
- 36.- Moore, D. M. (1979). Citogenética vegetal. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.
- 37.- Noriega, Carlos. (1936). Fruticultura. Secretaría de Agricultura y fomento. México.
- 38.- Ravel d' Escalpon, Gabriel de. (1969). Variedades americanas de manzana. Ed. Oikos - tan, S.A. Barcelona, España.
- 39.- Raven, Peter H. y Thomas R. Mertz. (1982). Sistemática vegetal: teoría y práctica. Cía. Editorial Continental, S.A. de C.V. México.
- 40.- Sáez, Francisco A. y Horacio Cardoso. (1978). Citogenética -

básica y Biología de los cromosomas. Programa regional de Desarrollo científico y tecnológico.- - Washington, D.C.

- 41.- Sánchez, Enrique. (1952). Genética general y agrícola. Salvat-Editores, S.A. Barcelona, España.
- 42.- SARH - DGEA. (1980). Anuario estadístico. México.
- 43.- SARH - DGEA. (1983). Econotécnica agrícola. Vol. 5, Núm. 9. México.
- 44.- SARH - DGEA. (1982). Estudio sobre comercialización de frutas y hortalizas en México. México.
- 45.- Schulz, Jurgen y Schaeffer. (1980). Cytogenetics. Plants, Animals, Humans. Springer - Verlag. New York.
- 46.- Stebbins, G. Ledyard. (1971). Chromosomal evolution in higher-plants. Addison - Wesley Publishing Company. Massachusetts.
- 47.- Strickberger, Monroe W. (1974). Genética. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.
- 48.- Swanson, Carl P., Timothy Merz and William J. Young. (1967). - Cytogenetics. Prentice - Hall, Inc. Englewood- - Cliffs. New Jersey.
- 49.- Tocagni, Héctor. (1980). Producción de manzanas. Ed. Alba- - tros. Buenos Aires, Argentina.
- 50.- Tosco, Uberto. (1973). Atlas de Botánica. Ed. Teide, S.A. Instituto geográfico de Agostini. Barcelona, España.
- 51.- Trager, Lothar. (1973). Lo esencial de la Biología molecular.- El manual moderno, S.A. México.
- 52.- Wallace, T. y otros. (1966). Producción comercial de manzanas y peras. Manual de técnica agropecuaria. Ed. Acri- - bia. Zaragoza, España.
- 53.- Watson, James D. (1978). Biología molecular del gen. Fondo Edu- - cativo Interamericano, S.A. Bogotá, Colombia.
- 54.- Watson, James D. (1968). The double helix. Atheneum. New Yer- - sey.

- 55.- Wolf, Stephen L. (1977). *Biología de la célula*. Ediciones -- Omega, S.A. Barcelona, España.
- 56.- Zimmermann, Walter. (1976). *Evolución vegetal*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.

Artículos.

- 57.- Batra, Shanti, Charlotte Pratt, and John Einset. (1962). - - Chromosome numbers of apple varieties and sports IV. En, *Proc Amer. Hort. Sci.* 82: 56 - 63.
- 58.- Benzer, Seymour. (1962). La fina estructura del gen. La base molecular de la vida. En, *Introducción a la Biología molecular*. Ediciones H. Blume. Págs. - 166 - 182. Madrid, España.
- 59.- Blaser, H. Weston, and John Einset. (1948). Leaf development in six periclinal chromosomal chimeras of apple varieties. En, *Amer. Jour. Bot.* 35: 473 - 482.- New York.
- 60.- Burger, Max M. (1976 - 1977). Cell surface and neoplasia.- - En, *International Cell Biology*. Págs. 131 - 132. Editores B. R. Brinkley and Keith R. Porter.- - Massachusetts.
- 61.- Condit, Ira J. (1938). Other fig chimeras. En, *Jour. Heredity* 19: 49 - 53. Berkeley.
- 62.- Cordunella, Luis. (1978). El nucleosoma. En, *Edición en español de Scientific American. Investigación y - - Ciencia*, Núm. 22: 44 - 53. Barcelona, España.
- 63.- Crick, F.H.C. (1954). La estructura del material hereditario. La base molecular de la vida. En, *Introducción-- a la Biología molecular*. Págs. 86 - 93. Madrid,- España.
- 64.- Dermen, Haig. (1938). A cytological analysis of polyploidy.-- En, *Jour. Heredity*. 29: 211 - 229. U.S.
- 65.- Dermen, Haig. (1951). Ontogeny of tissues in stem and leaf- - of cytochimeral apples. En, *Amer. Jour. Bot.*- - 38: 753 - 760. Meryland.

- 66.- Dermen, Haig. (1952). Polyploidy in the apple. En, Jour. Heredity. 43: 7 - 8. Maryland.
- 67.- Dermen, Haig. (1953). Periclinal cytochimeras and origin of tissues en stem and leaf of peach. En, Amer. Jour. Bot. 40: 154 - 168. Maryland.
- 68.- Dermen, Haig. (1953) The pattern of tetraploidy. En, Jour. Heredity. 44: 30 - 39. Maryland.
- 69.- Dermen, Haig. (1965). Colchipoity and histological imbalance in triploid apple and pear. En, Amer. Jour. Bot. 52 (4): 353 - 359. Maryland.
- 70.- Dermen, Haig. (1967). Colchipoity and cytochimeras in the study of ontogenic problems. En, XVIIth International Horticultural Congress. Vol. II: 3 - 13. Maryland.
- 71.- Einset, John. (1945). The spontaneous origin of polyploid apples. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 46: 91 -- 93. NEW YORK.
- 72.- Einset, John and Barbara Imhofe. (1947). Chromosome numbers of apple varieties and sports. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 50: 45 - 50. New York.
- 73.- Einset, John and Barbara Imhofe. (1949). Chromosome numbers of apple varieties and sports II. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 53: 197 - 201. New York.
- 74.- Einset, John and Barbara Lamb. (1951). Chromosome numbers of apple varieties and sports III. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 58: 103 - 108. New York.
- 75.- Einset, John. (1951). Spontaneous polyploidy in cultivated apples. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 59: 291 - 302. New York.
- 76.- Einset, John. (1948). The occurrence of spontaneous triploids and tetraploids in apples. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 51: 61 - 63. New York.
- 77.- Einset, John and Charlotte Pratt. (1962). Poliploidy in apple breeding. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 83: 107 - 112. New York.
- 78.- Gelfant, S. (1963). A new theory on the mechanism of cell di--

- vision. En, Cell growth and cell division. Editado por, R.J.C. Harris. Academic Press. Págs.: - - 252 - 259. New York and London.
- 79.- Hanawalt, Philip C. y Robert H. Haynes. (1967). Reparación del ADN. La base molecular de la vida. En, Introducción a la Biología molecular. Págs.: 116 - 124.- Ediciones H. Blume. Madrid, España.
- 80.- Kernberg, Roger D. y Aaron Klug. (). El nucleosoma. Edición en español de Scientific American.
- 81.- Lin, A., G.W. Eaton. (1970). Comparative leaf anatomy of two-standard and two compact apple mutants. En, Canada Jour. Plant. Sci. 50: 733 - 735. Canada.
- 82.- Maletzky, S.I. (1970). On the nature of heterosis in poliploids. En, Genetika. 6 (5): 15 - 25. URSS.
- 83.- Pratt, Charlotte and Donald K. Ourecky. (1966). Variation in apple cytochimeras. En, XVIIth International Horticultural Congress. Vol. I: 12 - 13. New York.
- 84.- Pratt, Charlotte, D. K. Ourecky and John Einset. (1967). Variation in apple cytochimeras. En, Amer. Jour. Bot. 54(10): 1295 - 1301. New York.
- 85.- Pratt, Charlotte, Roger D. Way and John Einset. (19). Chimeral estructura of red sports of "Noryhern Spy"- apple. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 100(4): - 419 - 422. New York.
- 86.- Pratt, Charlotte, Sun Paik John, R.D. Way and John Einset.- - (1978). Chromosome numbers of apple species, cultivars, and sports V. En, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 103(5): 690 - 693. New York.
- 87.- Radiodenko, A. Ya. (1972). Meiosis in microsporogenesis and pollen development in triploid varieties of - - apples and pears. En, Genetika. 8(4): 20 - 32.- - URSS.
- 88.- Schneider, G.W. (1953). Megagametogenesis and embryology in a diploid and aneuploid apple. En, Amer. Jour. Bot. 40: 196 - 203. North Carolina.
- 89.- Simchen, Giora. (1978). Cell cycle mutants. En, Annual Review

of genetic. 12: 161 - 191. Israel.

- 90.- Solov'eva, L.V. (1973). Chromosome numbers of elite seedling-- and certain varieties of apple tree. En, Geneti-- ka. 11(11): 66 - 71. URSS.
- 91.- Stern, Herbert and Yosno Hotta. (1978). Regulatory mechanism-- in meiotic crossing-over. En, Annual Review of - Plant Physiology. 29: 415 - 436.
- 92.- Tuz, A.S., A. Ya. Lozitzky. (1970). Poliploid varieties of- - apple and pear. En, Genetika. 6(9): 41 - 50. URSS
- 93.- Visser, T., J.J. Verhaegh, D.P. de Vries. En, Emphytica.- - 20: 195 - 207. Holanda.
- 94.- Wilson, G.B. (1963). Studies on the disruption of the mitotic- cycle. En, The Cell in Mitosis. Edit. for Lawren- ce Liome. Academic Press. Págs. 185 - 196. New- - York and London.
- 95.- Wotpert, L. (1976 - 1977). Introductory Remarks. Internatio- nal Cell Biology. Edit. B.R. Brinkley and Keith-- R. Porter. Massachusetts.
- 96.- Yanofsky, Charles. (1967). La estructura del gen y de la pro-- teína. En, Facetas de la genética. Selecciones de Scientific American. Págs. 62 - 73. H. Blume Edi-- ciones. Madrid, España.

VI. ANEXO. CULTIVARES DE MANZANA, PLOIDIA Y REFERENCIA.

Número de cromosomas de cultivares de manzana y sports.

DIPLOIDES (x = 17).

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Abbondanza	Italia, 1956	Para postre
Akin	Stark Bros., Louisiana	Conserva
Alamanka	Yugoeslavia, 1963 (prop.)	Pulpa roja
Alexander	Ukrania, 1700	Prop. 1883
Allington Pippin	Inglaterra, 1884	Inglaterra, 1899
Almey	Manitoba, 1945	Jamaica, 1963
Alpine	Irlanda, 1956	Culinaria
Alton	Introducida N.Y., 1938	Mc Intosh x (Red Canada x Y. Trans)
Amere de Berthe- court	Francia, 1946	Para sidra
American Forestier	(desc.)	Francia, 1954 (Prop.)
American Summer Permain	USA, 1817	Birmingham, 1957
Ananas Berzenicki	Polonia (desc.)	Canada, 1963
Anderson Jonathan	Covert, 1927	Harford, 1957, --
Anna	Israel, 1963	
Anoka	Brookings, 1926	
Antonowka kamien- naja	Polonia, 1934	
Antonowka polto-- rafontowaja	Polonia, 1934	Variedad invernal
Anzowe aksamitne	Polonia, 1931	
Argile Grise	Inglaterra, 1933	Para sidra
Arkad Zimnyi	(desc.)	Polonia, 1966
Arrow	Canada, 1948	Ornamental
Ashmead's Kernel	Inglaterra, 1700	Birmingham, 1965
Ata	Brookings, 1945	Silvestre
Atlas	Canada, 1940	Plántula de Winter St. Lawrence N.Y., 1962
Autumn Arctic	Barnard, 1956	
Autumn Strawberry	Iowa, 1953	
Babine	U.S.D.A., 1946	Para sidra
Ballarat	Australia, antes de 1900	Nueva Zelanda, - - 1960
Ballyfatten	Irlanda, 1956	Culinaria

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Bancroft	Canada, 1940	Forest x Mc Intosh, 1930 N.Y., 1967
Barbara Ann	Jamaica, 1953	
Bayfield	Minnesota, 1921	
Beacon	Minnesota, 1936	
Bedah	Inglaterra, 1933	Para sidra
Beauty	Brookings, 1919	N.Y., 1972
Bedan des Parties	U.S.D.A., 1946	Para sidra
Bedford Red	Westminster, 1938	
Bilefleur Rekord	Michurin, 1925	Polonia, 1962
Belle sans Pepin	Francia, 1907	
Benitts Roter -- Finkenwerde	Alemania, 1953	Culinaria
Benoni	Dedham, 1830	Kansas, 1956
Beverly Hills	California, 1948	Melba x Early Mc- Intosh
Bielyj naliw	Polonia, 1934	De verano
Binet rouge	Inglaterra, 1933	Origen frances
Bingo	Canada, 1933	Plántula de Nor- thern Spy
Black Crofton	(desc.)	Tasmania, 1963
Black Gilliflo- wer	N.Y., 1897	
Black Oxford	Iowa, 1953	
Blanche Ames	Jamaica, 1939	Flores semidobles
Blaze	Urbana IL., 1958	Willoughby, 1959
Blue Pearmain	N.Y., 1910	
Bob White	E.U., 1876	1963 Propagada
Boiken	Iowa, 1889	
Bonita	California, 1919	
Bottle Greening	N.Y., 1850	N.Y., 1899
Bramtot	(desc.)	Inglaterra, 1933
Britemac	New Jersey, 1964	N. Yersey. 1949
Brock	Orono, 1967	Orono, 1967
Burke Sweet	N.Y., 1965	N.Y., 1965
Cap of Liberty	Inglaterra, 1934	Para sidra
Caramel	Yanktown, 1934	
Cardinal	N.Y., 1961	N.Y., 1960
Carla	Glenn Dale, 1939	De Italia
Carleton	Canada, 1948	<u>Malus baccata</u> x Wealty
Carroll	Mannitoba, 1961	Mannitoba, 1958
Carlton	N.Y.	
Champagner Rei-- nnete	Alemania, 1931	Probablemente di- ploide

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Champlin	Kansas, 1953	De las primeras- amarillas
Charlamoff	Minnesota, 1939	Tipo alemán (Rusia)
Cheddar	Inglaterra, 1956	Para postre
Chehalis	Oakville, 1966	
Chenango	Rochester, 1901	
Chestnut crab	Minnesota, 1955	Fruta grande
Chinook	Dakota, 1927	
Clear heart	Irlanda, 1956	Culinaria
Climax	Whashington, 1901	Sport de Twenty Ounce
Cockle	California, 1939	Postre
Collamer	Hilton, 1901	Sport de Twenty Ounce
Columnaris	Inglaterra, 1927	<u>Malus baccata colum-</u> <u>paris</u>
Conard	Montana, 1936	Ben Davis x Jonathan
Cornish Gilli- flower	N.Y., 1948	Inglesa
Cortland	Introducida, 1915	Ben Davis x Mc In- tosh
Coulon	Glenn Dale, 1939	
Cowichan	Canada, 1930	Acida
Crawberry	Wyndmere, 1953	Wyndmere, 1960
Crimson	California, 1919	
Crimson Beauty	Escosia, 1917	Probablemente igual a Red Bird
Crimson Gold	California, 1944	Niles, 1957
Crittenden	Inglaterra, 1961	Inglaterra, 1961
Currie	Canada, 1933	Plántula de Northern Spy
Davinett	Inglaterra, 1948	Para sidra
Daniels	Louisiana, 1960	Postre
Davenport 25	Massetchusets, 1936	Plántula de Mc In- tosh
De Juane	Francia, 1700	Prop. Inglaterra, 1933
Delcon	Montana, 1949	Conard x Delicious
Delinsein	Arkansas, 1946	Allegedly Delicious x Gravenstein
Delwine	Washington, 1925	
Democrat	Australia, 1900	Tasmania, 1959
Diana	Canada, 1929	Plántula de Blank port beauty
Doch Dianaay	Rusia	Polonia, 1966

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Dolgo	Brookings, 1897	Brookings, 1916
Donald	Canada, 1940	Plántula de Northern Spy
Downing	Ohio, 1938	Gallia x Kirtland
Duke of Clarence	Havelock North, 1965	Havelock North, 1961
Duke of Devonshire	Inglaterra, 1928	
Dunning	Introducida, 1938	Early Mc Intosh x Cox's Orange
Dunn's Seedlin	Australia, 1890	Havelock North, 1960
Early Crimson	Inglaterra, 1933	Worchester x Glaston
Early Harvest	E.U., 1800	
Early Joe	Kansas, 1956	Primeras americanas
Early Mc Intosh	Introducida, 1923	Y. Trans. x Mc Intosh
Easter Orange	Inglaterra, 1928	
Eastman Sweet	N.Y., 1953	N.Y., 1962
Ebenezer Lambkin	N.Y., 1963	N.Y., 1963
Edgar	Canada, 1940	Mc Intosh x Forest
Elisa Rathk	Francia, 1954	Culinaria
Ellison Orange	Inglaterra, 1928	
Elmer	Canada, 1940	Northern Spy
Emilia	Canada, 1933	Northern Spy
Epicure	Inglaterra, 1933	Cox's Orange x Wealthy
Ericson	Minnesota, 1924	
Ernest Bosch	Alemania, 1953	Rica en vitamina C
Etter's Gold	California, 1944	Amarilla
Excelcior	N.Y., 1911	
Exquisite	Inglaterra, 1935	Cox's Orange x Cellini
Fall Rousset	E.U., 1880	
Fanny	N.Y., 1888	
Fabourot	Brod Station, 1958	Ben Davis x Jonathan
Firesay	Minnesota, 1943	Tipo Delicious
Florence	Louisiana, 1896	
Folwell	Minnesota, 1924	
Fortune	Inglaterra, 1933	Cox's Orange x Wealthy
Foxwhelp (Laxton)	Inglaterra, 1934	Para sidra
Franklin	Ohio, 1938	Mc Intosh x Delicious

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Frettingham Victoria	(desc.)	Netherlands, 1969
Frey Berg	Nueva Zelanda, 1958	Havelock North, 1961
Frostproof	Mineral, 1946	
Fuji	Washington, 1969	
Fujutami	Japon, 1953	Jonathan x Rals
Fyan	Rede Staton, 1936	Ben Davis x Jonathan
Gala	Nueva Zelanda, 1960	
Galton	Cabada, 1933	Plántula Northern Spy
Gano	(desc.), 1888	
Garland	Manitoba, 1961	
Giant Jeniton	Louisiana, 1914	
Giant Red Rome	(desc.), 1934	
Giles	Blacksburg, 1960	Americana
Golden Delicious	Louisiana, 1916	Original Starck 16
Golden Hornet	Inglaterra, 1949	
Golden melon	Japon, 1953	Golden D. X Gold Indo
Golden Noble	Italia, 1949	Inglesa, culinaria
Golden Winesap	Kansas, 1917	Winter Banana (similar)
Goldo	Dakota, 1927	
Goodhue	Minnesota, 1921	
Goollsbey	Wyndmere, 1958	Wodars, 1963
Graf Nostitz	Polonia, 1934	
Graham	Michigan, 1939	Prob. Red sport de Northern Spy
Granny Smith	Washington, 1930	
Grawsztynek inflancki	Polonia, 1934	
Grease Pippin	Irlanda, 1956	
Greendale	Introducida, 1938	Mc Intosh x Lodi
Grove	Mountain Grove Station, 1936	Ingram x Delicious
Gurney Seedles	Yankton, 1930	Gurdney Seed & Nursery
Haralson	Minnesota, 1923	
Hardanger Rosentrips	Norway, 1934	
Haugmann	Washington, 1934	
Hawaii	Sebastopol, 1963	Sebastopol, 1967
Henrietta Crosby	Jamaica, 1947	N.Y., 1966
Henry F. DuPont	Jamaica, 1946	Jamaica, 1961

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Herëford Redstreak	Inglaterra, 1954	
Holiday	Wooster, 1964	Wooster, 1964
Hollow Log	Bostic, 1928	
Honey Ball	Irlanda, 1956	
Honeygold	Excelcior, 1959	Excelsior, 1965
Honora	N.Y., 1939	Plántula de Mc Intosh
Hoover	Santiago de Chile, 1850	Chile, 1960
Hopa (crab)	Nueva Jersey, 1932	
Horei	Japón, 1953	Ralls x Golden D.
Hubbardston	N.Y., 1911	
Hume	Canada, 1929	
Huntsman Favorite	Kansas, 1956	
Huvitus	Finlandia, 1958	
Idagold	Mocú, 1944	Wagener x Esopus
Idared	Moscú, 1942	Moscú, 1942
Ikorocavka Alaja	Denmark, 1954	
Imperial (Laxton)	Inglaterra, 1933	Cox's Orange x Allington Pippin
Imperial Mc Intosh	Beltsville, 1951	Beltsville, 1951
Indo	Japón, 1936	
Jay Darling	Francia, 1904	N.Y., 1972
Jefferis	Iowa, 1953	
Jersey Black	N.Y., 1900	
Jerseymac	Nueva Jersey, 1971	N.J., 1965
Joan	Iowa, 1956	Anisim x Jonathan
John Standish	Inglaterra, 1925	
Joandel	Ames, 1958	N.Y., 1959
Janalicious	Texas, 1960	Louisiana, 1960
Jonared	Louisiana, 1958	Sport rojo de Jonathan
Jongrimes	Louisiana, 1948	
Joyce	Canada, 1927	
Jubilee	Canada, 1946	Mc Intosh x Grimes Golden
Julyred	N.J., 1962	N.J., 1960
Jumbo	Minnesota, 1921	
June Wealthy	Louisiana, 1948	Plántula de Wealthy
Justice	Williamsburg, 1919	
Kaiser Wilhelm	Alemania, 1931	
Kamsomolez	Brookings, 1933	Origen ruso
Karmeliter Reine-		
tte	Austria, 1934	Para sidra
Kasha	Brookings, 1945	Plántula de Wolf River
Katherine	N.Y., 1928	Jamaica, 1961

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Kaupanger	Washington, 1934	
Keetosh	Canada, 1940	Milwaukee x Mc Intosh
Kemp	Irlanda, 1956	
Kendall	Introducida a E.U., 1932	
Kensib	(desc.), 1957	<u>Malus coronaria</u>
Kidd's Orange Red	Países bajos, 1958	Cox's Orange Pippin x Delicious
Killand	Mandan, 1957	Mc Intosh x Dolgo
King Cole	Australia, antes 1912	Nueva Zelanda, 1962
King Luscious	Hendersonville, 1960	
Kingston Black	Inglaterra, 1934	
Kinrei	Japón, 1956	Tipo Golden D.
Knotted Kernel	Glenn Dale, 1946	
Knowles Blueblood	Masachusetts, 1923	
Koningszuur	Países Bajos, 1953	
Kosztela	Polonia, 1931	
La Salle	Canada, 1927	
Lady	N.Y., 1896	
Lady Carrington	(desc.)	Nueva Zelanda, 1961
Lady Seedling	Inglaterra, 1928	
Large Yellow Siberian	China y Kiev, desde 1784	N.Y., 1907
Lawfam	Canada, 1929	
Laxton Superb	Inglaterra, 1928	
Linda	Canada, 1930	Deacon Jones x Wealthy
Liveland Raspberry	Louisiana, 1912	
Lobo	N.J., 1928	
Lody	Introducida a E.U., 1924	Montgomery x Yellow Transparent
Lyman Prolific	Excelsior, 1916	Illinois, 1951
Lyons	Blecksburg, 1959	
Magnet	Louisiana, 1912	Plántula de Wine-sap
Magnolia Gold	Fort Valley, 1970	Princess Anne, 1971
Maiden Blush	N.J., antes de 1817	
Maidstone Favorite	Inglaterra, 1928	
<u>Malus baccata</u> (L.) Borkn, <u>mandchurica</u> (Maxim.) Schneid	Japón, China, antes de 1824	URSS, 1972
<u>Malus halliana</u> Koehne	China, antes de 1863	Japón, 1971

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
<u>Malus purpurea alden-</u> <u>hamensis</u> (Gibbs)		
Rehd	Inglaterra, 1920	Jamaica, 1963
Marechal	Inglaterra, 1933	Para sidra
Marths (crab)	Secciones recibidas en 1888	
Mary Potter	Jamaica, 1939	N.Y., 1972
Medaille d'Oro	Glenn Dale, 1946	Tipo sidra
Melba	Canada, 1923	
Melrose	Ohio, 1945	Jonathan x Deli- cious
Merton Beauty	Inglaterra, 1956	Ellison's Orange x Cox's Orange P.
Merton Delight	Inglaterra, 1956	
Merton Russet	Inglaterra, 1954	Sturmer P. x Cox's Orange P.
Michael Henry Pi- ppin	Illinois, 1926	
Midttun	Noruega, 1924	
Milan	Introducida a E.U., 1923	Yellow Transparent x Mc Intosh
Mingan	(desc.)	España, 1963
Minjon	Minnesota, 1938	Probable Wealthy x Jonathan
Minnchaha	Minnesota, 1924	
Mio	Suecia, 1948	Suecia, 1961
Mollie's Delicious	N.J., 1966	N.J., 1960
Monarch	(desc.)	Nueva Zelanda, 1960
Montgomery	Introducida, 1914 a E.U.	N.Y., 1892
Newfane	Introducida, 1927	Deacon Jones x Delicious
Newman	Canda, 1924	
Newtosh	Canada, 1940	Newton x Mc In- tosh
Nipissing	Canada, 1930	Canada, 1951
Niobe	Canada, 1927	
N.J. 4	N.J., 1949, 1962	Red Gravenstein x Close
No Blow Seedless	Washington, 1909	
No Calix (crab)	Dakota, 1920	
Nova Easygro	Kentville, 1971	Kentville, 1973
Ogden	Introducida, 1928	Zusoff x Mc Intosh
Ohlson	Washington, 1953	Red Gravenstein x Close
Orenco	Oregon, 1916	
Oliver	Louisiana, 1913	
Oriole	Minnesota, 1938	

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Orleans	Introducida, 1924	Deacon Jones x Delicious
Ortley (sin. Cleopatra)	N.J., antes de 1817	Australia, 1969
Oswego	Introducida, 1915	Sutton x Northern Spy
Ozark Gold	Montana, 1970	Montana, 1967
Paducah	Paducah KY, antes de 1925	Princeton, 1961
Papierowka	Polonia, 1931	Similar Y. Transparent
Papierowka polska	Polonia, 1934	Similar Y. Transparent
Parkman	Japón, antes de 1861	N.Y., 1963
Patricia	Canada, 1940	Plántula Mc Intosh
Paulared	Sparta MI, 1967	Hartford MI, 1967
Parkers Pepping	Austria, 1934	Tipo sidra
Peace Gerden	Mandan N.D., 1958	Malinda x Duchess of Oldenburg
Peck Pleasant	Kansas, 1956	
Peerless	Louisiana, 1914	Plántula Duchess
Pepin Shafrannyi	Rusia (dato desc.)	Polonia, 1962
Pepinka Litewska	Polonia, 1934	
Perkins	Minnesota, 1937	
Pink Beauty	Manitoba, antes de 1958	N.Y., 1971
Pink Pearl	California, 1944	
Pioneer Scarlet	Alberta, antes de 1954	N.Y., 1972
Piotosh (crab)	Minnesota, 1942	
PK - 14	Rusia (dato desc.)	Rusia, 1966
Poly Eades	Probablemente KY, antes de 1961	PrincetonKY. 1961
Pomme Pierre	Francia, 1951	
Porter	N.Y., 1907	
Prairie Rose	Illinois, antes de 1959	N.Y., 1972 <u>Malus ioensis</u>
Prairie Spy	Minnesota, 1940	
Prima	Illinois, 1970	
Primate	N.Y., 1910	
Prime Gold	Zillah WA, 1965	Zillah WA, 1968
Prof. Sprenger	Países Bajos, antes de 1950	Jamaica, 1971
Pumpkin Sweet	N.Y., 1883	
Puritan	Massachusetts, 1944	Mc Intosh x Red Astrachan
Quaker Beauty	Canada, 1948	
Quinte	Ontario, 1964	Ontario, 1956
Radiance	Nueva Zelanda, antes de 1940	Nueva Zelanda, 1961
Raritan	N.J., 1966	N.J., 1960

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Red Canda	Nueva Inglaterra, antes de 1822	N.Y., 1900
Red Canada	N.Y., 1883	
Red Cinnamon	Finlandia	
Red Duchess	N.Y., 1919	
Red Jacket	Introducida, 1939	<u>Malus niedzwetzkyana</u> x <u>M. atrosanguinea</u>
Red Liveland Queen	Australia, 1929	
Red Rome	N.Y., 1921	Sport rojo de Rome
Red Sauce	Introducida, 1926	Deacon Jones x Wealthy
Red Statesman	Australia, 1929	Sport de Statesman
Red Thorle	Nueva Zelanda, 1950	Nueva Zelanda, 1961
Red Victoria	Inglaterra, 1928	
Red Warrior	Princes Anne, 1939	Introducida, 1938
Redfield	Introducida, 1938	Wolf River x <u>M. niedzwetzkyana</u>
Redflesh	Dakota, 1928	Dakota, 1929
Redford	N.Y.	Wolf River x <u>M. niedzwetzkyana</u>
Redgold	Louisiana, 1948	
Redhook	N.Y.	
Redwell	Minnesota, 1936	Plántula de Scott's Winter
Red Wollow Twig	Kansas	
Reid's Seedling	Irlanda, 1956	
Reinar	Washington, 1934	
Reineta Encarnada	(desc.)	España, 1963
Reliance	N.Y., 1920	
Renet Bergamotyj	Rusia, 1893	Polonia, 1962
Rhoda	Minnesota, 1927	
Richared	Washington, 1928	Sport rojo de Delicious
Rival	Inglaterra, 1949	
Roanoke	Blecksburg, VA, 1967	Blacksburg, 1963
Rodney	Wyndmere ND, 1954	Wyndmere ND, 1963
Roman Stem	Kansas, 1956	
Rondestveit	Washington, 1934	
Rones	S.P.I., 1914	
Rosthern Núm. 18	Glenn Dale, 1946	
Royal Jubilee	Glenn Dale, 1940	
Russian Ehite	Dakota, 1927	
Sanspareil	Inglaterra, 1928	
Saratoga	Introducida, 1914	Ben Davis x Green Newtown

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Scarlet Beauty	N.Y., 1914	
Scarlet Crofton	Irlanda, 1956	
Schoner aus Miltenberg	Alemania, 1956	
Schoner aus Nordhausen	Alemania, 1949	Tipo culinario
Scotia	Kentville, 1961	Kentville, 1962
September	Minnesota, 1888	
See and Winesap	Washington, 1932	Probablemente sport rojo de Winesap
Sharon	Iowa, 1956	Mc Intosh x Longfield
Shaw	Ohio, 1938	Ralls x Mother
Shellinkhout	Países Bajos, 1956	
Shenandoah	Blacksburg VA, 1967	Blacksburg VA, 1952
Shiawasse	Kansas, 1956	
Shin - Indo	Japón, 1953	Indo x Golden D.
Shinko	Japón, 1953	Ralls x Jonathan
Sirenka	Polonia, 1934	
Sissipuk	Canada, 1948	
Sixteen Ounce	N.Y., 1927	
Skinner Seedling	California, 1931	
Slavyanka	Rusia, 1896	Polonia, 1962
Snowdrift	Ohio, 1965	Ohio, 1971
Sokeri - Miron	P.I., 1959	No frutal
Sonderskov	Suecia, 1953	Tipo culinario
Souvenir de Ferdinand Cognet	Francia, 1953	
Spartan	Canada, 1946	Mc Intosh x Newtown
Spencer	Canada, 1951	Mc Intosh x Golden Delicious
Spicap	Canada, 1940	Plántula de Northern Spy
Spiland	Canada, 1933	Plántula de Northern Spy
Spokane Beauty	Idaho, 1960	No frutal
St. Lawrence	Bristol, 1934	
Star	California, 1919	
Stark Blushing Golden	Coben, 1968	Louisiana, 1968
Stark Earliest	Louisiana, 1948	
Stark Splendour	Nueva Zelanda, 1967	Nueva Zelanda, 1961
Stark Summer Delicious	Morgantown, 1955	Louisiana, 1957
Stanking	Louisiana, 1926	Sport rojo de Delicious

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Starr	N.J., 1896	
Stearns	N.Y., 1900	
Stirling	Canada, 1936	Canada, 1960
Storapple	Países Bajos, 1956	
Sturmer Pippin	Nueva Zelanda, 1927	
Sumatooka	(desc.)	Yugoeslavia, 1963
Summerred	Summerland, 1964	Summerland, 1965
Summer Scarlet	N.Y., 1963	N.Y., 1963
Sungold	N.J., 1963	N.J., 1963
Surprise	Dakota, 1933	
Sutton	Michigan, 1890	Considerada tri- ploide
Sweet Bough	N.Y., 1910	
Sweet Delicious	Introducida, 1922	Deacon Jones x De- licious
Sweet Mc Intosh	Introducida, 1922	Lawver x Mc Intosh
Sweet Russet	Dakota, 1920	
Sweet Winesap	N.Y., 1897	
Switzerland	Beatrice, Neb., 1921	
Szampanska	Polonia, 1936	
Tack Ben Davis	N.Y., 1935	Sport de Ben Davis
Taunton Cross	Glenn Dale, 1944	Plántula de Weal- thy
Thewgold	N.Y., 1966	
Thorberg	Mandan, 1957	Duchess of Olden- burg
Timiskaming	Canada, 1951	
Tioga	Introducida, 1915	Sutton x Northern Spy
Toko	Japón, 1963	Japón, 1965
Tolman Sweet	N.Y., 1883	
Torstein	Noruega, 1934	
Toshkee	Canada, 1937	Mc Intosh x Mil- waukee
Twistbody Jersey	(desc.)	Inglaterra, 1954
Tydermad's Martin- mars	Inglaterra, 1956	Para sidra
University	Minnesota, 1912	
Utter	Iowa, 1953	
Van Eseltine	Introducida, 1937	<u>M. arnoldiana</u> x <u>M.</u> <u>spectabilis</u>
Veitch Scarlet	China, antes de 1901	<u>M. yunnanensis</u>
Victory	Minnesota, 1947	Plántula de Mc In- tosh
Virginiagold	Blacksburg, 1972	Blacksburg, 1967
Vogelcalville	Países Bajos, 1953	

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Wabiskaw	Glenn Dale, 1946	
Wainwright	Washington, 1918	Plántula de Rome
Warder	Ohio, 1938	
Wedge	Minnesota, 1927	
Wenetka	Polonia, 1934	Ben Davis x Green Newtown
Westchester	Introducida, 1914	(Ben Davis x Jonathan) x Delicious
Whetstone	Mountain Grove, 1936	
White Crofton	Irlanda, 1956	
White Pippin	N.Y., 1883	
White Winter Pear- main	N.J., 1956	
Whitney	Louisiana, 1889	
Williams	Wallinsford, Cnn., 1921	
Winston	Inglaterra, 1951	Pequeña MA, 1963
Winter Gold	Países Bajos, antes de 1950	
Wilson Red June	Louisiana, 1909	
Worcester Pear- main	Wisconsin, 1935	Inglesa
Worcester Cross	Glenn Dale, 1944	Cox's Orange x Wealthy Ben Davis x Jonathan
Wright	Mountain Grove, 1936	
Wynema Crab	Iowa, 1934	
Young America	N.Y., 1907	
Zeleba	Dakota, 1924	
Zorza	Polonia, 1934	
TRIPLOIDES (51 cromosomas).		
Bietigheimer	Washington, 1897	
Bisbee Giant Wine- sap	Hood River Valley, OR, antes de 1963	Blacksburg, 1964 Probablemente Stay- man Winesap Sport rojo de Stay- man Winesap
Blaxtayman	Princess Anne, MD., 1930	
Bogo Belle de Boskoop	Dinamarca, antes de 1954	Sport rojo de Be- lle de Boskoop Para sidra
Bonte Normand	Glenn Dale, Md., 1946	Francia, 1964
Boutielle de Li- seaux	(desc.)	

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Bulmer Norman	Inglaterra, 1934	Para sidra
Burta	Polonia, 1934	
Charlottae	Waukegan, IL, 1902	<u>M. coronaria</u>
Close	Md., 1928	
Colby Baldwin	Enfield NH, 1920	Sport de Baldwin
English Redstreak	California, 1944	Conocida como Golden melon, Red Streak, Sternapple
Fall Pippin	N.Y., 1917	
Flower of Kent	Pennsilvania, 1955	Semejante a Newton
Frantz	Beatrice, Neb., 1921	Importada de Alema- nia a Minnesota, Introducida en 1902
Fukunishiki	Japón, 1954	Ralls x Delicious
Galbraith Baldwin	Amherst, MA, 1948	Sport de Baldwin
Graue Herbst Reinette	Austria, 1934; Alemania, 1931	
Hibernal	Ames, Ia., 1944	Supuesto tetraploi- de
Jerseyred	N.J., 1955, 1962	Gallia Beauty x Whi- te Winter Pearmain
King Acre Pippin	Inglaterra, 1928	
Knuthenborg Gra- venstein	Dinamarca, antes de 1954	Sport de Gravens- tein
Monmouth Beauty	Princess Anne, Md., 1927	
Mutsu	Japón, 1953	Golden Delicious x Indo
Nehou	Inglaterra, 1954	
New York Núm. 1256	N.Y., 1910	Boiken x Wealthy
Payette	Moscú,	Wagener x Ben Davis
Red Codling	N.J., 1928	Probablemente Mon- mouth Beauty
Red Goudreinette	Países Bajos, 1954	
Red Ribston	Nueva Escocia, 1921	Ribston reportada con 51 cromosomas
Regmalard	N.Y., 1897	
Rheinischer Winter		
Rambour	Alemania, 1931	
Rouge Belle de Boskoop	(desc.)	Francia, 1954
Smokehouse	N.Y., 1931	
Star	N.Y., 1888	
Red Stark	Universidad de Cornell, 1925	Sport rojo de Stark
Red Stark	Wyoming, 1925	" " " "

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
Miami	Ohio, 1935	Spor rojo de Stark
Núm. 179	Michigan, 1945	" " " "
Núm. 382	" "	" " " "
Núm. 372	" "	" " " "
Núm. 287 Revert	" "	Revierte al original Stark
Staymared	Louisiana, 1930	Sport rojo de Stayman Winesap
Strawberry Norman	Inglaterra, 1933	Para sidra
Trascendent	Iowa, 1956	
Turley	Indiana, 1917	
Tyler	Wisconsin, 1935	Puede ser Tyler's Kernel
Washington Strawberry	N.Y., 1888	Semejante a Washington (triploide)
Zimneye Prevoskhodnoye	Rusia, (desc.)	Polonia, 1962

TETRAPLOIDES (68 cromosomas)

Anderson Jonathan Michigan, 1957

QUIMERAS DIPLO-TETRAPLOIDES

Bates Lobo	Stevensville, 1952, 1953	Tipo III
Corey Wealthy	N.Y., 1955	Tipo I
Doud Golden Delicious	Wabash, Ill., 1952	Tipo I
Doud Winesap	Indiana, 1959	Tipo II y Tipo III
"Giant" Jonathan	Louisiana, 1949	Tipo II, de Adams
"Giant" Jonathan	Louisiana, 1949	Tipo II, de Edwards
"Giant" Jonathan	W. Va., 1950	Tipo I
"Giant" Rome	North East, Pa., 1931	De Rome
"Giant" Spy	North East, Pa., 1931	De Spy
"Giant" Wealthy	North East, Pa., 1947	Tipo I
Grimes Sport	Universidad Purdue, 1948	Tipo II, improductiva
Johnson Mc Intosh	N.Y., 1957	Tipo I
Jonathan Sport	Ohio, 1932	De Jonathan
Kimball Mc Intosh	Massachusetts	Tipo I, reportada

2-4-4 y 2-4-2

Cultivar	Origen y referencia	Observaciones
"Large" Mc Intosh	N.Y., 1948	Tipo III
"Large" Wealthy	Henniker, N.H., 1942	Tipo II
"Large" Wealthy	N.Y., 1938	De Wealthy
"Large" Yellow Transparent	Centralia, Ill., 1948	Tipo I y Tipo II
Levering Limber- twig	Blacksburg, Va., 1957	Tipo I
Lovejoy Cortland	Springvale, Me., 1957	Tipo I
Mc Intosh Sport	N.Y., 1950	Tipo II
Ontario Sport	N.Y., 1910	Tipo I
Perrine York	Centralia, Ill., 1955	Tipo I
Smith Jonathan	Urbana, Ill., 1953	Tipo II
Wrixparent	Princess Anne, Md., 1939	Tipo I

Otros cultivares.

Diploides.

Antonovka Obynovennaya, Dessetnaya y Sestisotgrammovaya
 Aread Zioly
 Babuskin
 Borovinka
 Grušovka Ranniaya
 Dessertnoye Isayeva
 Ivanovka
 Kiparisovoye
 Koreyanka
 Krasavica Sada
 Krasnaya Sapočka
 Lomonosovskoye
 Mediniča
 Mirnoye
 Narodnoye
 Octiabryonok
 Osenniaya Radostj
 Pamatj Michirina
 Papirovska
 Partisanka
 Pepin Safranniy
 Pionerskoye
 Pobeditelj
 Renet Bergamotniy

Rossiyanka
Severniy Sinap
Severianka
Studenčeskoye
Vitaminnoe
Yuniy Naturalist

Triploides

Zimneye Prevoskhodnoye (Slavianka x White Winter Calville)

Quimeras.

Kulon - Kitayka (Tipo III)

Mixoploides.

Kola Crab apple (diploide, triploide, tetraploide y pentaploide)

Fuentes: (57), (72), (73), (74), (86), (90).