

20 58



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES CUAUTITLAN

"LA POLIEMBRIONIA EN ANGIOSPERMAS" (REVISION BIBLIOGRAFICA)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

INGENIERO AGRICOLA

P R E S E N T A :

FRANCISCO DE JESUS TOLEDO CHONGO

DIRECTOR DE TESIS: DR. HECTOR GONZALEZ ROSAS

CUAUTITLAN IZCALLI, EDO. DE MEX.

1987



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.

CONTENIDO

	PÁGINA
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS	<i>iii</i>
I. INTRODUCCION	1
1. ANTECEDENTES	1
2. JUSTIFICACIÓN	3
II. OBJETIVOS	5
1. OBJETIVO GENERAL	5
2. OBJETIVO PARTICULAR	5
III. REVISION DE LITERATURA	6
1. APOMIXIS	6
1.1 Definición	6
1.2 Tipos de apomixis	16
1.3 Plantas apomícticas	26
1.4 Algunas características generales de plantas apo- mícticas	27
1.5 Genética de la apomixis	41
2. POLIEMBRIÓNIA	43
2.1 Definición	43
2.2 Tipos de poliembriónia	43
2.2.1 Embriónia nucelar o embriónia adventicia.	44
2.2.2 Poliembriónia apospórica diplospórica	45
2.2.3 Poliembriónia apogámica	46

	PÁGINA
2.2.4 Poliembrionía por fisión embrionaria . . .	46
2.3 Plantas poliembriónicas	47
2.4 Características de las plantas poliembriónicas .	47
2.5 Factores fisiológicos	55
2.5.1 Polinización, fecundación y desarrollo del saco embrionario	55
2.5.2 Epoca de iniciación de embriones múltiples	60
2.5.3 Localización de los embriones adventicios	62
2.5.4 Características ultraestructurales	63
2.6 Factores ambientales	66
2.7 Factores genéticos	70
2.8 Poliembrionía " <i>in vitro</i> "	72
2.9 Importancia agronómica de la poliembrionía . . .	80
IV. DISCUSION.	87
V. CONCLUSIONES	94
VI. BIBLIOGRAFIA	96

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

NÚMERO		PÁGINA
I	Angiospermas apomícticas	28
II	Plantas poliembriónicas	48
III	Características cuantitativas de algunas especies poliembriónicas	56

FIGURAS

I	Modelo del ciclo sexual en una planta.	8
II	Modelo del ciclo apomíctico en una planta . .	9
III	Modelo del ciclo clonal en una planta, mostrando el crecimiento y desarrollo en un miembro de un clon propagado vegetativamente	10
IV	Formación del saco embrionario	15
V	Esquema del proceso apomíctico en angiospermas	89

I. INTRODUCCION

1. ANTECEDENTES

La poliembrionía es un fenómeno natural, el cual consiste en la presencia de más de un embrión dentro de una semilla (Lima, 1975; Singh y Thimmappaiah, 1982 y Valda, 1979). Esta condición de las semillas fue primeramente descubierta por Leewenhock en el año de 1719, quien la descubrió en semillas de naranja (Singh y Thimmappaiah, 1982); se le ha encontrado en muchas otras especies de plantas, en la actualidad se le conoce en 134 especies de 34 familias en las angiospermas, en tanto que en las gimnospermas se le considera un fenómeno común (Naumova, 1981). Dentro de estas especies contabilizadas se encuentra un buen número de plantas importantes en la agricultura nacional, entre ellas se puede mencionar a los cítricos, el mango, el nopal, la uva, la grosella, el sorgo, la manzana, etc.

La poliembrionía es un fenómeno apomictico, la mayoría de los tipos de poliembrionía son la manifestación visible del fenómeno de apomixis, de ahí se desprende la necesidad de realizar como primer paso un estudio de los procesos apomicticos como base para entender la poliembrionía.

Durante el desarrollo del trabajo se encontraron planteamientos que incluyen dentro del concepto apomixis a la propagación vegetativa, otros autores plantean separar este tipo de propagación del término apomixis, en esta revisión se profundiza en el estudio de la apomixis como tal: Un

método de propagación por semillas en el cual no se lleva a cabo la fertilización.

Las plantas poliembriónicas en especial las nucelares, conservan en la descendencia las características genéticas de la planta madre que les dio origen, sin que se presente ningún tipo de variación, por ello a una planta nucelar se le considera un clon. Cuando se utilizan en la propagación plantas de origen nucelar se tiene la certeza de estar utilizando auténticos clones mediante la propagación por semilla, esta característica permite a la especie auto-perpetuarse en la naturaleza conservando su integridad genética sin variación alguna, salvo cuando se presentan variaciones somáticas.

Desde el punto de vista agronómico las plantas poliembriónicas son importantes por varias características que presentan, entre éstas destacan las características de plantas nucelares de mango y cítricos siguientes:

1. Se les reconoce efectividad al utilizarse como patrones, teniendo por ventaja ser de pie franco, con amplio desarrollo radicular, alta adaptabilidad ecológica local y de fácil propagación, existen además evidencias que indican su resistencia a condiciones adversas del suelo y ventajas en la productividad.
2. A las plantas nucelares se les considera clones rejuvenecidos por lo tanto vigorosos y de rápido crecimiento, presentando las características del estado juvenil propios de cada especie.
- 3) Se pueden obtener clones libres de virosis aunque sean tomados de

una planta madre infectada seleccionando plantas nucelares durante la propagación.

2. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que es poca la frecuencia de plantas poliembriónicas entre las especies de angiospermas y bajo el porcentaje de semillas con embriones múltiples dentro de las especies poliembriónicas, su importancia agronómica no debe pasar desapercibida, aunque en la actualidad existen métodos de propagación de plantas más efectivos, como lo es la propagación in vitro, la cual en cantidad supera ampliamente a la poliembrionía, hay que considerar que esta tecnología no está generalizada en el ambiente rural mexicano y dadas las limitaciones de nuestro sistema económico, es probable que pasen muchos años antes que ésta se generalice. En cambio la poliembrionía es un fenómeno que está presente en los materiales manejados comúnmente (especialmente cítricos y mango) puede aprovecharse con más facilidad, capacitando a los productores para que incluyan en la selección de materiales la característica de alta frecuencia de poliembrionía en las semillas de las plantas madres.

En la literatura científica mexicana los reportes de plantas pliembriónicas son muy escasos, la ausencia de éstos parece indicar que no se han realizado investigaciones al respecto, tanto en especies silvestres como en las plantas cultivadas.

En la literatura internacional los reportes no son muy frecuentes, los que existen no son muy extensos, ni tratan generalidades sobre el

fenómeno, son específicos para un tipo de planta y generalmente analizan una característica, no se encuentran generalizaciones. Sumado a lo anterior que muchas de las publicaciones de las que se tiene razón no se encuentran en el país.

Los señalamientos anteriores evidencian que la poliembriónia es un tema que no ha sido ampliamente desarrollado, por esto considero que se justifica la realización de una revisión bibliográfica para conocer con mayor profundidad esta característica natural de algunas especies.

Se consultaron las diversas publicaciones sobre el tema, conjuntando los resultados de las investigaciones, propuestas y sugerencias de los autores, desarrollando el trabajo en forma descriptiva de tal forma que se puedan desarrollar los objetivos planteados.

II. OBJETIVOS

1. OBJETIVO GENERAL

Reunir la información disponible sobre la poliembrionía para ofrecerla de manera más accesible a estudiantes, docentes, técnicos agrícolas e investigadores, para enriquecer con ella futuros proyectos de investigación y capacitación agrícola.

2. OBJETIVO PARTICULAR

- 2.1 Detectar y definir los tipos de poliembrionía que pueden presentarse en las angiospermas.
- 2.2 Identificar los tejidos o células a partir de los cuales se desarrollan los embriones múltiples, y los procesos celulares que se presentan durante su desarrollo.
- 2.3 Identificar los factores genéticos y mediambientales que influyen en la manifestación de la poliembrionía.
- 2.4 Determinar la importancia agronómica de la poliembrionía.

III. REVISION DE LITERATURA

1. APOMIXIS

1.1 Definición

El fenómeno de apomixis se conoció por primera vez en 1839, en plantas femeninas de la Euforbiacea dioica *Alcornea ilicifolia*, la cual formó semillas abundantemente al ser cultivada en los jardines Kew en Inglaterra, alejada por medio mundo de las plantas masculinas en Australia (Cronquist, 1971).

Son muchas las definiciones que se han dado al término apomixis. Cameron y Soost (1980); Cronquist (1971); Sherman *et al.* (1978); Czapik (1981); Khokhlov y Malysheva (1976); Dujardin y Hanna (1983) y Schetz y Bashaw (1970), consideran que la apomixis es un proceso mediante el cual las plantas forman semillas sin que se lleve a cabo la fecundación.

Desde el punto de vista de otros autores (Moore, 1979; Curtis, 1982 y Hovanitz (1975) se considera que la apomixis incluye a la reproducción vegetativa (estolones, bulbos, cormos, rizomas, tubérculos, etc.) y a la llamada agamosperma, a la cual Moore define como un proceso de producción de semillas en la cual se altera total o parcialmente el proceso sexual normal.

Hovanitz (1975) define a la Agamospermia, como un término que es aplicado a aquellas formas de apomixis en que los procesos asexuales y ameióticos se llevan a cabo dentro de los óvulos y las semillas llevan los embriones producidos apomícticamente.

Solnsteva (1976) menciona la existencia de dos corrientes contrarias respecto a la amplitud del concepto apomixis, una de ellas incluye a la reproducción vegetativa dentro de la apomixis, sostenida por autores como Gustafson (1946); Johansen (1940); Maheswari (1954); Molidevskii (1963). La corriente contraria se inclina por la reducción del concepto apomixis excluyendo a la reproducción vegetativa de ella, la defienden autores que Golnsteva también menciona (Zabinkova y Kirpichnikov, 1957; Levina, 1961; Pudnaya y Arnoldi, 1964; Petrov, 1964 y Khoklov, 1960).

Estas dos concepciones respecto a la amplitud del concepto apomixis genera mucha complejidad y confusión en la terminología que incluso dificulta la comunicación entre especialistas del tema (Solnsteva, 1976 y Hovanitz, 1975).

Un poco más contemporáneo Sharp *et al.* (1980) consideran que apomixis, reproducción asexual y propagación vegetativa son términos generales que se utilizan para definir el desarrollo de plantas a partir de tejidos esporofíticos o gametofíticos en ausencia de la fertilización.

Kester (1983) menciona la existencia de tres tipos de ciclos de vida en las plantas: ciclo asexual, ciclo sexual y ciclo clonal (Figura I, II y III). Hartmann y Kester (1975), los llaman ciclo sexual, ciclo

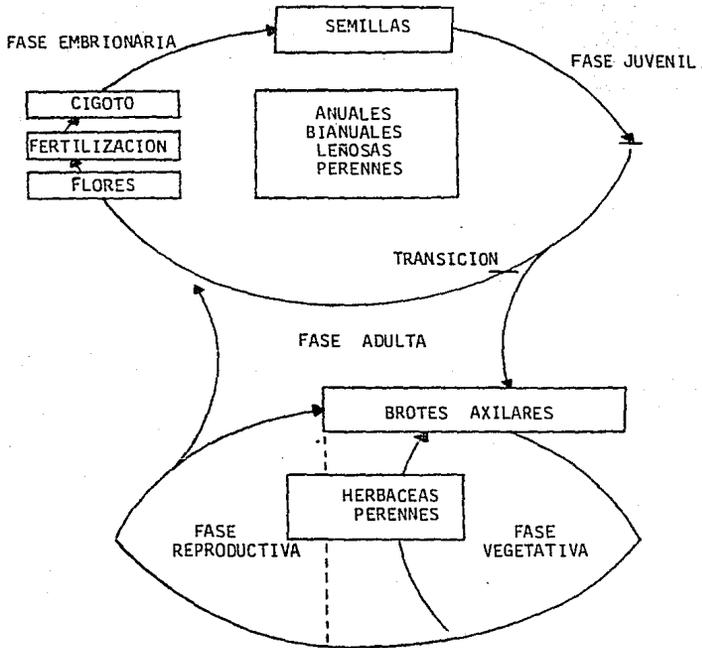


FIGURA I. Modelo del ciclo sexual en una planta. Tomado de Kester, 1983.

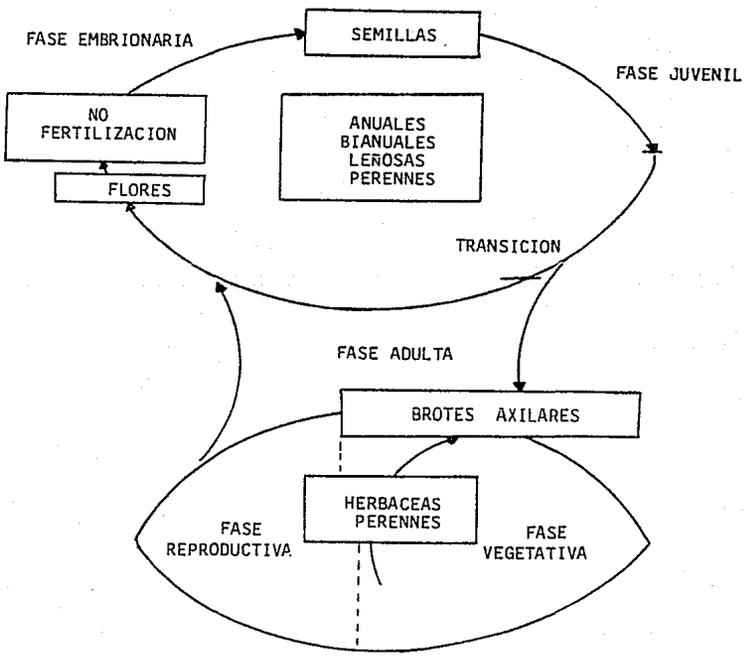


FIGURA II. Modelo del ciclo apomictico en una planta. Tomado de Kester, 1983.

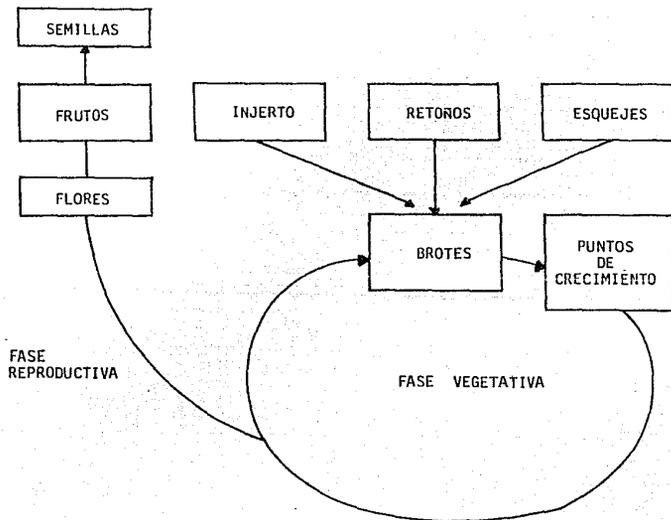


FIGURA III. Modelo del ciclo clonal en una planta, mostrando el crecimiento y desarrollo en un miembro de un clon propagado vegetativamente. Tomado de Kester, 1983.

apomíctico y ciclo clonal. Comparando las Figuras I, II y III, se encuentran diferencias entre ciclo clonal y ciclo apomíctico o asexual, lo más relevante es la falta de una fase embrionaria y de formación de semillas en el ciclo clonal, ello es lo que hace totalmente distintas a la propagación clonal y a la propagación apomíctica.

Solnsteva (1976) señala que existen tres formas de reproducción en las plantas: vegetativa, sexual y asexual, la reproducción vegetativa incluye métodos que involucran diferentes órganos vegetativos o células; la reproducción asexual en angiospermas se define como la reproducción en la que participan esporas y la reproducción sexual es aquella que está basada en los procesos de fusión de gametos.

Swanson (1980) señala otra diferencia entre apomixis y reproducción clonal: en la apomixis se conserva la alternancia de generaciones, es decir la secuencia gametofito-esporofito-gametofito, hecho que en la reproducción clonal no se presenta.

Solnsteva (1976) define formalmente a la apomixis en angiospermas, como un método de producción de semillas en la que el embrión se desarrolla a partir de células del gametofito mediante procesos que presentan varias alteraciones de los procesos sexuales normales, y subraya tres condiciones como necesarias que debe presentar un fenómeno apomíctico:

1. Que es un método de reproducción en el que se producen semillas.
2. Que necesariamente participan en los procesos apomícticos aquellas estructuras morfológicas de la planta relacionadas con la producción

de semillas: flores, óvulos, saco embrionario, embriones y frutos.

3. Que se alteran en alguna de sus fases los procesos sexuales normales de producción de semillas.

El mismo autor y Khoklov y Malysheva (1976) señalan los procesos sexuales que se alteran durante el proceso apomíctico son los siguientes:

1. Megasporogénesis
2. Polinización
3. Germinación de microesporas y crecimiento del tubo polínico en el te
jido del estio.
4. Introducción del núcleo polínico en la célula sexual femenina.
5. Fusión del núcleo sexual femenino con el núcleo sexual masculino.
6. Iniciación del desarrollo del embrión

Los procesos de esporogénesis y gametogénesis en las plantas superiores tienen lugar en las anteras y en el óvulo. La formación de gametos se da en dos fases: la esporogénesis (formación de esporas) y la gametogénesis (formación de gametos).

Los procesos de formación de polen reciben el nombre de microesporogénesis y microgametogénesis, y los de su contraparte femenina, la formación del saco embrionario megasporogénesis y megagametogénesis.

La megagametogénesis inicia con la diferenciación de una de las células nucleares, localizada en el lado hipodermal de la nucela, alejada del micropilo, se le denomina célula arquesporial (Longly y Louvant, 1981), célula madre de la megaspora (Willeseme y Boer, 1981) o célula hipodérmica (Curtis, 1982).

La célula madre de la megaspora se caracteriza por su mayor volumen, un largo nucleolo, citoplasma denso y por poseer todos sus organelos en buen estado: esta célula mantiene contacto con las células nucleares circundantes por medio del plasmodesmo. Cuando la célula madre inicia el proceso meiótico presenta un cambio característico, según Boer y de Jew (1978) es la deposición de callosidades en las paredes celulares de la célula madre.

Durante el proceso meiótico se observan algunos cambios en la célula madre de la megaspora: la membrana nuclear presenta ondulaciones y muchos poros, el tamaño del núcleo se incrementa, después del diploteno destaca y contiene muchas partículas de proteína ribonuclear, el número de ribosomas decrece y se restablece poco antes del cigoteno.

Del proceso meiótico resultan cuatro megasporas, una de ellas es funcional las restantes degeneran. La megagametogénesis principia con la acumulación de productos de reserva en una larga vacuola: la megaspora funcional aumenta de tamaño y por tres mitosis sucesivas (sin citocinesis) da origen a un saco embrionario con 8 núcleos, cuatro de ellos localizados en el extremo micropilar, tres de estos núcleos forman el complejo ovocelular (la ovocélula al centro franqueada por dos sínérgidas) en la región de la

chalaza, tres de los otros cuatro núcleos se constituyen como las antípodas. Los dos núcleos restantes llamados núcleos polares, emigran hacia el centro y forman la célula central (Willeseme y De Boer, 1981) (Figura IV).

En el proceso de microesporogénesis la célula madre de la microespora sufre división meiótica resultando cuatro microesporas todas funcionales, las cuales por medio de divisiones mitóticas de sus núcleos se transforman en granos de polen. En la mayoría de las angiospermas los gametos masculinos se forman mediante el crecimiento del tubo polínico, en otras el grano de polen no abandona la antera hasta después que los gametos se forman. El grano de polen contiene una célula vegetativa, la cual encierra a los gametos masculinos que flotan libremente en su citoplasma (Curtis, 1982).

La polinización es la transferencia de polen al estigma, este proceso puede llevarse a cabo gracias a la estructura de la flor o bien con la ayuda de agentes externos.

Una vez depositado el polen sobre el estigma, éste germina casi de inmediato produciendo un tubo polínico, el cual penetra el tejido del estigma y crece hacia el saco embrionario a través del estilo por acción de enzimas digestivas. Cuando el tubo polínico alcanza el saco embrionario, se rompe por su extremo descargando los dos gametos, los cuales quedan libres dentro del saco embrionario.

Uno de estos gametos masculinos penetra en la ovocélula y se fusiona con el núcleo de ésta, dando origen a un cigoto a partir del cual se

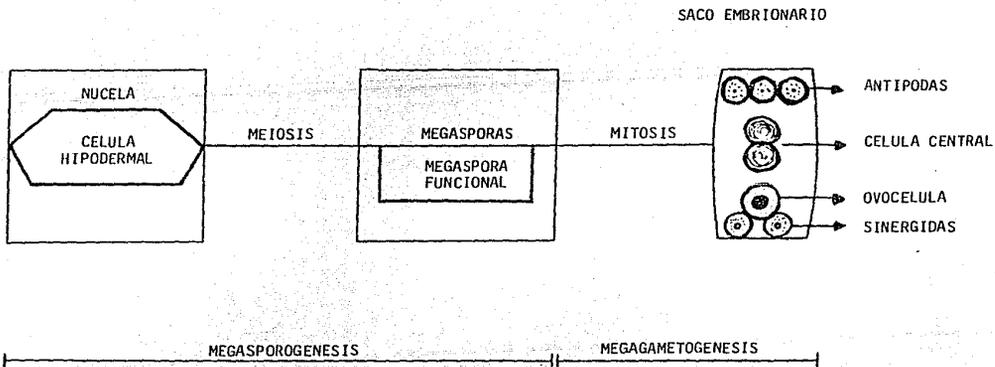


FIGURA IV. Formación del saco embrionario.

desarrolla el embrión; el otro núcleo penetra la célula central del saco embrionario, fusionándose con los núcleos polares para formar el núcleo endospermico primario a partir del cual se desarrollará el tejido endospermico. A estos dos últimos eventos de fusión de núcleos se le conoce como doble fecundación (Willeseme y De Boer, 1981; Longly y Louvant, 1981 y Cronquist, 1971).

1.2 Tipos de Apomixis

Moore (1979) realiza una clasificación bastante general de los tipos de apomixis, este autor incluye dentro del concepto a la propagación vegetativa y a la agamosperma. Considera tres tipos generales de agamosperma (apomixis).

Tipo 1. Aposporia - Diplosporia

En este tipo de apomixis la meiosis en los individuos femeninos es suprimida, el embrión se origina mitóticamente a partir de la célula madre de la megaspora, en este caso se le denomina DIPLOSPORIA; o bien, a partir de una célula somática de la nucela, entonces se le llama APOSPORIA, la célula madre de la megaspora puede permanecer o degenerar. La polinización no está implicada. Este tipo de apomixis se puede encontrar en *Antennaria alpina* y *Arnica* sp. (Diplosporia) y en *Hieracium pilosa*, *Oxyria digyna* y *Panicum maximum* (Aposporia).

Tipo 2. Aneusporia

En esta modalidad durante el proceso megagametogénico, ocurre la

primera división meiótica, pero los cromosomas permanecen en la misma célula para formar un núcleo de restitución (endomitosis), el cual después de la segunda división meiótica origina una diada de células no reducidas una de ellas finalmente origina el embrión. Se le puede encontrar en *Taraxacum* y *Chondrilla*.

En este caso, el saco embrionario es resultado de alteraciones meióticas durante la esporogénesis.

Tipo 3. Pseudogamia

Para este caso la célula huevo (ovocélula) no es fecundada aunque la polinización es aparentemente necesaria para el correcto desarrollo de las semillas. Uno de los núcleos polínicos se fusiona con el núcleo polar del saco embrionario para formar el endospermo. A partir de la célula huevo no fecundada se desarrolla el embrión apomíctico. Se le puede encontrar en: *Parthenium*, *Potentilla* y *Rubus*.

Khokhlov y Malysheva (1976) dependiendo del origen de los embriones apomícticos reconocen dos categorías generales de apomixis:

Apomixis gametofítica. Se le denomina así cuando el embrión apomíctico se desarrolla de los elementos del saco embrionario, ya sea de las antípodas, las sinérgidas, la célula central u ovocélula no fertilizada.

Apomixis apogametofítica. Esta designación se aplica cuando el embrión apomíctico se desarrolla no de las células del saco embrionario,

sino que directamente de las células del óvulo (nuclea o integumento interno).

En base a las alteraciones de los procesos sexuales normales en la formación de semillas, el mismo autor distingue los siguientes tipos de apomixis:

Aposporia. La espóra se suprime del ciclo como resultado de alteraciones del proceso meiótico, o por su reemplazo total por mitosis. El saco embrionario no reducido se desarrolla a partir de las células arquesporales o de células derivadas de ellas.

Apoarquesporia. En esta modalidad se suprime del ciclo el desarrollo de la espóra y también el desarrollo de las células arquesporales, el saco embrionario no reducido desarrolla directamente de las células somáticas de la nuclea o del integumento interno.

Apocigotia. Se le denomina así cuando el embrión se desarrolla directamente de la célula huevo no fertilizada, se suprime del ciclo la fase de cigoto.

Apogamia. El embrión desarrolla a partir de las sinérgidas o de las antípodas, por lo tanto no se forma el cigoto y se suprime la célula huevo del ciclo.

Estos fenómenos se presentan solos o agrupados dentro de un individuo, cuando se presentan agrupados originan tres grados de apomixis.

Grado 1

Aposporia cigótica. En este caso el saco embrionario no reducido se desarrolla por proceso apospórico, se produce la fecundación ya sea por un núcleo polínico reducido o no reducido, en el último caso se incrementa en número cromosómico (POLIPLOIDIA) en relación a la planta madre.

Apoarquesporia cigótica. Sucede lo mismo que en el proceso anterior, sólo que el saco embrionario se forma por procesos apoarquespóricos.

Eusporia apocigótica y Eusporia apogámica. En estos dos casos está implicado un saco embrionario reducido en su número cromosómico desarrollado por procesos esporogénicos y gametogénicos normales, pero no se llega a cabo la fecundación, el embrión desarrolla a partir de la ovocélula no fertilizada (APOCIGOTIA) o a partir de las sinérgidas o antípodas sin fertilización (APOGAMIA). Por lo tanto, el embrión tendrá su número cromosómico reducido, será haploide.

Grado 2

Aposporia apocigótica. El saco embrionario no reducido es desarrollado apospóricamente, el embrión se desarrolla a partir de la ovocélula no fecundada de este saco embrionario.

Aposporia apogámica. El embrión se desarrolla a partir de las antípodas o de las sinérgidas de un saco embrionario no reducido y sin fertilizar.

En estos casos se mantiene inalterado el número cromosómico, mencionan los autores que se les ha descrito en más de 15 especies de 8 géneros.

Grado 3

Apoarquesporia apocigótica. El saco embrionario no reducido se desarrolla a partir de las células somáticas de la nucela, y el embrión se origina de la ovocélula no fertilizada.

Apoarquespórica apogámica. El saco embrionario desarrolla apoarquespóricamente y el embrión se desarrolla a partir de una sinérgida o de una antípoda sin fertilizar.

Estas dos formas no alteran el número cromosómico, se les conoce como formas balanceadas de apomixis.

La forma apoarquespórica apocigótica es la forma de apomixis más conocida, se le conoce en más de 100 especies de 25 géneros de las gramíneas, predominando en géneros de la subfamilia Panicoidea.

Basado en sus observaciones y en la de otros autores Solnsteva (1976), propone una clasificación de apomixis basada en las alteraciones de los procesos sexuales normales que se presentan en las plantas apomícticas. Plantea que los procesos de formación de esporas se realizan en tres formas y que existen siete formas de desarrollo del embrión.

Las formas que se presentan en los procesos de formación del saco embrionario son las siguientes:

Eusporia. Es el proceso de esporogénesis típico, en el cual no se presenta ningún tipo de alteración.

Aneusporia. Las esporas se forman como resultado de alteraciones del proceso meiótico normal, estas alteraciones son denominadas: División Pseudohomotípica, División Apohomotípica, División Semiheterotípica; o bien el reemplazo total de la meiosis por mitosis.

Aposporia. En este proceso se elimina completamente la formación de esporas. El saco embrionario diploide se desarrolla directamente a partir de una célula madre arqueosporial, en este caso se le denomina aposporia generativa, o directamente de una célula somática, entonces se le llama aposporia somática. No suceden los procesos esporogénicos.

Las siete formas de desarrollo del embrión son las siguientes:

Semigamia. Este proceso es bastante cercano al proceso sexual normal; la polinización se lleva a cabo normalmente, el tubo polínico penetra normalmente el saco embrionario, pero el núcleo polínico no se fusiona con el núcleo de la ovocélula, posteriormente desarrolla un cigoto binucleado, ambos núcleos se dividen independientemente entre ellos, resultando como embrión un grupo de células que tienen núcleos masculinos y femeninos. Se le encuentra en plantas del género *Rudbeckia*.

Androgénesis. El primer estado de la fertilización se lleva a cabo normalmente, el núcleo del polen penetra la ovocélula, pero sucede una subsecuente degeneración del núcleo de la ovocélula, posteriormente

se divide para formar un embrión, el cual es enteramente de origen masculino. Evidencias de este fenómeno se encuentran en híbridos de *Nicotiana tabacum* x *Nicotiana langis* y *N. tabacum* x *N. digluta*.

Pseudogamia: La primera fase del proceso de fertilización se realiza normalmente, el tubo polínico crece y alcanza a el saco embrionario, los núcleos polínicos lo penetran y uno de ellos se fusiona con un núcleo polar, el otro que debería fecundar a el núcleo generativo de la ovocélula degenera y no se realiza la fusión de núcleos, el núcleo generatriz de la ovocélula sin ser fecundada generalmente desarrolla en un embrión, el cual es formado exclusivamente con material femenino. Es requisito indispensable para que suceda este último proceso, la fusión de uno de los núcleos polínicos con el núcleo central del saco embrionario para que posteriormente se desarrolle el endospermo y como consecuencia el embrión, se le puede encontrar en el género *Potentilla*.

Partenogénesis inducida. En este fenómeno la ovocélula puede iniciar sus divisiones y formar un embrión, únicamente con el estímulo de la penetración del tubo polínico en el tejido del pistilo, e incluso basta con que el polen se pose sobre el estigma. Se le encuentra en plantas de los géneros *Potentilla*, *Rubus*, *Rudbeckia*, *Ranunculus*, *Poa* y otros.

Partenogénesis autónoma. Se caracteriza por el desarrollo apomictico independiente de la ovocélula, sin necesidad de algún estímulo por parte del gametofito masculino. Se presenta en plantas que generalmente no abren lo suficientemente sus flores como para permitir la entrada de polen, o en aquellas donde no se sincroniza la época de maduración del

polen con la época de receptividad del estigma. Se le encuentra en plantas del género *Taraxacum*.

Apogamia. Se le denomina así a el proceso en que el embrión se desarrolla a partir de células del saco embrionario distintas a la ovocélula como son las antípodas, las sinérgidas e incluso la célula central. Ejemplos de sinérgidas apogámicas se encuentran en las liliáceas, en las orquídeas, las compuestas y muchas otras. Los ejemplos de antípodas apogámicas son más escasos, se le puede encontrar en *Allium*, *Eragrostis*, *Alangrum* y otras.

Embrionía adventicia. En este caso los embriones se desarrollan directamente de las células de la nucela o del integumento interno.

En esta clasificación se evidencia claramente que al apomixis es de doble naturaleza, determinada por las alteraciones del proceso de formación de esporas y por el método de desarrollo del embrión. Según el autor, existen 13 tipos posibles de apomixis, para designarlas propone utilizar como nombre la forma de desarrollo del saco embrionario y como adjetivo el método de desarrollo del embrión, así tendremos las formas Eusporicas, las formas Aneusporicas y las formas Apoarquesporicas coronadas por su adjetivo (Eusporia apogámica, Eusporia pseudogámica, Aneusporia semigámica, Apoarquesporia semigámica, etc.). Las formas eusporicas reducen el número cromosómico en tanto que las formas aneusporicas y apoarquesporicas mantienen el número cromosómico de la planta.

Basado en sus observaciones y en revisiones sobre apomixis hechas

por Stebbins (1950), Gustafson (1947), Nygren (1954), Fryxel (1957), Bataglia (1963) y Grant (1971), Hovanitz (1975) clasifican la apomixis dividiéndolas en reproducción vegetativa y agamospérmia.

Su clasificación es la siguiente:

1. REPRODUCCION VEGETATIVA
2. AGAMOSPERMIA
 - 2.1 EMBRIONIA ADVENTICIA
 - 2.2 AOSPORIA SOMATICA
 - 2.3 DIPLOSPORIA
 - 2.4 AOSPORIA GENERATIVA

Define los conceptos de la siguiente forma:

Agamospermia. Un término que se aplica a aquellas formas de apomixis en que los procesos asexuales y ameióticos se llevan a cabo dentro de los óvulos y las semillas llevan los embriones producidos apomícticamente.

Embrionía adventicia. Es la condición más simple de apomixis en los óvulos. El término denota al proceso en que una o más células somáticas típicas del interior del óvulo, comiencen a dividirse y eventualmente forman embriones, los cuales están bastante separados del saco embrionario, recalcando que para llegar a ser embriones no pasan por el estado de saco embrionario.

Aposporia somática. En esta forma de apomixis se forma el saco embrionario. Ordinariamente las células somáticas diploides (distintas de las células esporogéneas) dentro del óvulo inician su crecimiento transformándose en sacos embrionarios no reducidos, cada uno de los cuales contiene una célula huevo no reducida. Los sacos embrionarios pueden ser varios en el mismo óvulo y usualmente desarrollan junto con un saco embrionario haploide normal, el cual puede degenerar.

Diplosporia. En esta modalidad también se forma el saco embrionario, pero a condición de que éste se forme a partir de una espóra, tal espóra es producto de una división apomeiótica o de un proceso mitótico. Usualmente se desarrolla un solo saco embrionario por óvulo.

Aposporia generativa. Proceso en que el saco embrionario desarrolla a partir de una célula megasporogénica por procesos mitóticos directos en un saco embrionario el cual ocupa el lugar que normalmente ocupa el saco embrionario sexual.

El mismo autor define las formas por las que un embrión apomictico puede desarrollar:

Partenogénesis. Cuando la célula huevo desarrolla en un embrión sin ser fertilizada.

Pseudogamia. Cuando la polinización es requerida para el desarrollo de un embrión apomictico, pero no es necesaria la fusión de gametos, en muchas especies que son pseudogámicas es porque se requiere que un

gameto masculino fertilice la célula central para que desarrolle el endospermo.

Apogameta. Es la condición en que el embrión se desarrolla a partir de una célula no gamética, tales como las antípodas y sinérgidas del saco embrionario.

Semigamia. Es la condición en que el núcleo masculino penetra el saco embrionario y a la ovocélula, pero no se realiza la fertilización.

1.3 Plantas Apomícticas

Se consideran dos tipos de plantas apomícticas: Apomícticas facultativas y apomícticas obligadas.

Las plantas apomícticas facultativas son aquellas que pueden producir tanto semillas con embriones apomícticos como semillas con embriones sexuales (Hartmann y Kester, 1975; Hovanitz, 1975; Khokhlov y Malysheva, 1976); como ejemplos tenemos a los cítricos poliembrionicos, *Agropyron es cabrum*, varias especies de *Panicum* y de *Botriochloa* (Khokhlov y Malysheva, 1976), *Sorghum bicolor* (Khokhlov, 1976), especies del género *Rubus* (Czapik, 1981), *Heliantum annuum* (Ustinova, 1976) y la mayoría de las plantas apomícticas.

Las plantas apomícticas obligadas son aquellas que sólo producen embriones apomícticos (Hartmann y Kester, 1975; Hovanitz, 1975); Khokhlov y Malysheva, 1976). Como ejemplo se puede citar a: especies de los

géneros *Calamagrostis*, *Paspalum*, *Penisetum*, *Botriochloa*, *Capellum* y *Dichiantum* (Khokhlov y Malysheva, 1976); *Opuntia elata* (Naumova, 1978), el tetraploide de *Penisetum orientale* (Chaterji y Timothy, 1969, citado por Dujardin y Hanna, 1983), el pentaploide de *Hierochloa odorata* (Dujardin y Hanna, 1983), los poliploides del género *Crespis*: *Crespis occidentalis*, *Crespis intermedia* y *Crespis acuminata* y los poliploides del género *Cooperia* (Hovanitz, 1975).

El Cuadro 1 muestra ejemplos de plantas apomícticas, en él se contabilizan 325 especies comprendidas en 134 géneros de 54 familias, destacando la familia *Gramineae* con 10 géneros, la familia *Liliaceae* con 7 géneros y 22 especies, la familia *Rutaceae* con 9 géneros 6 38 especies.

Según Khokhlov (1976) la apomixis se presenta en 300 géneros de 80 familias de las angiospermas.

1.4 Algunas Características Generales de Plantas Apomícticas

Las plantas apomícticas presentan algunas características sobresalientes entre ellas tenemos:

Distribución generalizada del fenómeno apomixis en las angiospermas.

Las plantas apomícticas ocupan extensas áreas geográficas y presentan tendencia a la expansión, principalmente las formas apogámicas, por ejemplo *Poa*, *Taraxacum*, *Hieracum*, *Potentilla* y *Alchemilla*, y a menudo las plantas apomícticas ocupan mayores áreas que sus relacionados sexuales.

Cuadro I. Angiospermas apomíticas

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Acanthaceae	
<i>Dichanthum annulatum</i>	Nucela
Alismataceae	
<i>Sagittaria graminea</i>	Sinérgidas
Amarilidaceae	
<i>Calostoma cuninghamii</i>	Nucela
<i>C. purpureum</i>	Nucela
Anacardiaceae	
<i>Anacardium occidentale</i>	Nucela
<i>Lannea coromandelica</i>	Sinérgida
<i>Mangifera indica</i>	Nucela
<i>Mangifera odorata</i>	Nucela
Apocynaceae	
<i>Amsonia tabernaemontanae</i>	- - -
<i>Rauwolfia tetraphylla</i>	Sinérgida
Araceae	
<i>Spathiphyllum patini</i>	Nucela
Asclepiadaceae	
<i>Vincetoxicum cretaceum</i>	- - -
<i>Vincetoxicum medium</i>	Sinérgida
<i>Vincetoxicum nigrum</i>	Sinérgida
<i>Vincetoxicum officinale</i>	Integumento
<i>Vincetoxicum scandens</i>	- - -
<i>Vincetoxicum slepposum</i>	- - -

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Balanophoroceae	
<i>Balanophora elongata</i>	Endospermo
Betulaceae	
<i>Alnus rugosa</i>	Nucela
<i>Alnus rugosa</i>	Endospermo
Bombacaceae	
<i>Bombacopsis glabara</i>	Nucela
<i>Pachira oleaginea</i>	Nucela
Burceraceae	
<i>Garuga pinnata</i>	Nucela
Buxaceae	
<i>Sarcococca hookeriana</i>	Nucela
<i>Sarcococca humilis</i>	Nucela
<i>Sarcococca pruniformis</i>	Nucela
<i>Sarcococca ruscifolia</i>	Nucela
<i>Sarcococca zeylanica</i>	Nucela
Cactaceae	
<i>Opuntia aurantiaca</i>	Nucela
<i>Opuntia dillenii</i>	Nucela
<i>Opuntia ficus-indica</i>	Nucela
<i>Opuntia glaucophylla</i>	Nucela
<i>Opuntia leucantha</i>	Nucela
<i>Opuntia rafinesquii</i>	Nucela
<i>Opuntia tortispina</i>	Nucela
<i>Opuntia vulgaris</i>	Nucela

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
<i>Mammillaria tenuis</i>	Nucela
Calycanthaceae	
<i>Calycanthus floridus</i>	Nucela
<i>Calycanthus occidentalis</i>	Nucela
<i>Chimonanthus praecox</i>	- - -
Campanulaceae	
<i>Isomeris arborea</i>	Endospermo
Capparidaceae	
<i>Capparis frondosa</i>	Nucela
Celastraceae	
<i>Celastrus scandens</i>	Integumento
<i>Euonymus alatus</i>	Nucela e integumento
<i>Euonymus americanus</i>	Nucela, integumento y endospermo
<i>Euonymus dielsianus</i>	- - -
<i>Euonymus europaeus</i>	Integumento
<i>Euonymus japonica</i>	Integumento
<i>Euonymus latifolius</i>	Integumento, nucela y endospermo
<i>Euonymus macroptera</i>	Nucela
<i>Euonymus maximowicziana</i>	Nucela
<i>Euonymus planipes</i>	Nucela
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	- - -
<i>Euonymus sachalinensis</i>	- - -
<i>Euonymus vagans</i>	- - -
<i>Euonymus verrucosoides</i>	- - -

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Clusiaceae	
<i>Garcinia mengostana</i>	Nucela
Combretaceae	
<i>Combretum paniculatum</i>	- - -
<i>Combretum pincianum</i>	- - -
Compositae	
<i>Crepis capillaris</i>	Sinérgida
<i>Hieracium aurantiacum</i>	Endospermo
<i>Hieracium flagellare</i>	Antípodas y endospermo
<i>Hieracium ramosum</i>	Sinérgida
<i>Hieracium vulgantum</i>	Sinérgida
<i>Hieracium sullivantii</i>	Antípodas
<i>Hieracium officinale</i>	Sinérgidas
Cruciferae	
<i>Arabis halleri</i>	Sinérgida
<i>Arabis hirsuta</i>	Sinérgida
<i>Arabis lyalli</i>	Sinérgida
Cucurbitaceae	
<i>Momordica charantia</i>	Nucela
Cynastraceae	
<i>Cyanella capensis</i>	Nucela
Euforbiaceae	
<i>Alchornea ilicifolia</i>	Nucela

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
<i>Euphorbia dulcis</i>	Nuclea
Fagaceae	
<i>Quercus macrolephas</i>	Endospermo
Gentianaceae	
<i>Erythraea centaurium</i>	Sinérgida
<i>Gentiana carpatice</i>	Nuclea
<i>Gentiana livonica</i>	Nuclea
<i>Gentiana lutea</i>	Nuclea
<i>Gentiana punctata</i>	Nuclea
Gramineae	
<i>Agropyron</i> sp.	Embrión
<i>Argemone mexicana</i>	Sinérgidas
<i>Avena fatua</i>	Sinérgidas
<i>Hierochloe odorata</i>	Antípodas
<i>Paspalum scrobiculatum</i>	Sinérgidas
<i>Poa alpina</i>	Sinérgidas
<i>Poa pratensis</i>	Nuclea
<i>Sorghum bicolor</i>	Nuclea
<i>Tripsacum dactyloides</i>	Nuclea
Iridaceae	
<i>Iris sibirica</i>	Sinérgidas
Labiatae	
<i>Loranthus europaeus</i>	- - -

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia	Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Leguminosae		
	<i>Cassia artemisioides</i>	- - -
	<i>Cassia australis</i>	- - -
	<i>Cassia desolata</i>	- - -
	<i>Cassia eremophila</i>	- - -
	<i>Mimosa denhartii</i>	Sinérgidas
	<i>Trifolium ataphaxis</i>	Nucelas
	<i>Trifolium pratense</i>	Nucela
Liliaceae		
	<i>Allium giganteum</i>	Sinérgida
	<i>Allium nutans</i>	Nucela
	<i>Allium odorum</i>	Antípodas y sinérgidas integumento y nucela
	<i>Allium roseum</i>	Integumento
	<i>Allium schoenoprasum</i>	Sinérgidas
	<i>Allium senescens</i>	Antípodas
	<i>Colchicum autumnale</i>	Nucela
	<i>Erythronium americanum</i>	Nucela
	<i>Funkia ovata</i>	Nucela o integumento
	<i>Hosta coerulea</i>	Nucela
	<i>Lilium regale</i>	Embrión
	<i>Lilium usitassimum</i>	Sinérgidas
	<i>Nothoscordum fragrans</i>	Nucela
	<i>Smilacina racemosa</i>	Nucela
	<i>Trillium sp.</i>	Endospermo
	<i>Trillium undulatum</i>	Nucela
	<i>Tulipa gesneriana</i>	Nucela
Malpighiaceae		
	<i>Hiptage madabloti</i>	Nucela

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Meliaceae	
<i>Aphanamixis polistachya</i>	Nucela
Moraceae	
<i>Streblus taxoides</i>	Embrión
Myrsinaceae	
<i>Ardisia crispa</i>	Integumento
Myrtaceae	
<i>Callistemon lanceolatus</i>	- - -
<i>Eugenia cumingii</i>	- - -
<i>Eugenia grandis</i>	Nucela
<i>Eugenia hokeri</i>	Nucela
<i>Eugenia jambolana</i>	Nucela
<i>Eugenia jambos</i>	Nucela e integumento
<i>Eugenia malaccensis</i>	Integumento
<i>Eugenia myrtifolia</i>	- - -
<i>Eugenia ungi</i>	- - -
Najadaceae	
<i>Najas mejor</i>	Sinérgidas
Nyctaginaceae	
<i>Boerhaavia rapanda</i>	Sinérgidas
Ochnaceae	
<i>Ochna cerrulata</i>	Nucela

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia	Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Onagraceae		
	<i>Clarkia elegans</i>	Nucela
	<i>Epilobium angustifolium</i> <i>x montanum</i>	Nucela
	<i>Epilobium hirsutum x dodanace</i>	Nucela
Orchidaceae		
	<i>Coelogyne ilicifolia</i>	Nucela
	<i>Dactylorhiza</i> sp.	- - -
	<i>Gymnaderia conopsea</i>	Nucela
	<i>Leuzine</i> sp.	Integumento nucela y suspensor
	<i>Listera ovata</i>	Sinérgidas
	<i>Nigritella nigra</i>	Nucela
	<i>Spiranthes australis</i>	- - -
	<i>Spiranthes cernua</i>	Nucela
	<i>Spiranthes cernua</i>	Integumento y nucela
	<i>Zeuxine sulcata</i>	Nucela
	<i>Zygopetalum mackaii</i>	Integumento y nucela
Plantaginaceae		
	<i>Plantago lanceolata</i>	Sinérgidas
	<i>Orchis maculata</i>	Sinérgidas
Polygonaceae		
	<i>Atraphaxis frutescens</i>	Sinérgidas
Portulacaceae		
	<i>Portulaca oleracea</i>	Endospermo

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
<i>Nigella arvensis</i>	Antípodas
Rosaceae	
<i>Alchemilla acutangula</i>	- - -
<i>Alchemilla alpina</i>	- - -
<i>Alchemilla pastoralis</i>	Nucela
<i>Fragaria vesca</i>	Sinérgidas
<i>Geum rivale</i>	Sinérgidas
<i>Potentilla aurea</i>	- - -
<i>Potentilla geoides</i>	- - -
<i>Potentilla nepalensis</i>	- - -
<i>Potentilla splendens</i>	- - -
<i>Potentilla nepalensis</i>	- - -
<i>argyrophylla</i>	- - -
<i>Potentilla reptans</i>	Integumento y nucelas
Rutaceae	
<i>Aegle marmelos</i>	Nucela
<i>Citrus aurantiifolia</i>	Nucela
<i>Citrus aurantium</i>	Nucela
<i>Citrus bigaradia</i>	Nucela
<i>Citrus grandis</i>	Nucela
<i>Citrus jambari</i>	Nucela
<i>Citrus karna</i>	Nucela
<i>Citrus limon</i>	Nucela
<i>Citrus limonum</i>	Nucela
<i>Citrus limettoides</i>	Nucela
<i>Citrus maderaspatana</i>	Nucela
<i>Citrus mitis</i>	Nucela
<i>Citrus natsudaoides</i>	Nucela

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia	Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
	<i>Citrus nobilis</i>	Nucela
	<i>Citrus paradisi</i>	Nucela
	<i>Citrus pennivesiculata</i>	Nucela
	<i>Citrus pseudoparadisi</i>	Nucela
	<i>Citrus reticulata</i>	Nucela
	<i>Citrus sinensis</i>	Nucela
	<i>Citrus sulcata</i>	Nucela
	<i>Citrus tamarana</i>	Nucela
	<i>Citrus unshiu</i>	Nucela
	-Varias especies e híbridos no identificados-	Nucela
	<i>Eremocitrus glauca</i>	Nucela
	<i>Fortunela crausifolia</i>	Nucela
	<i>Fortunela</i> sp.	Nucela
	<i>Murraya exotica</i>	Nucela
	<i>Murraya koenigii</i>	Nucela
	<i>Poncirus trifoliata</i>	Nucela
	<i>Ptelea trifoliata</i>	Nucela
	<i>Triphasia aurantifolia</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum alata</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum alatum</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum americanum</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum bungei</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum planispinum</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum simulans</i>	Nucela
	<i>Xanthoxylum</i> sp.	Nucela

Saxifragaceae

Mitella ovalisfolia

- - -

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
<i>Tellina grandifolia</i>	Sinérgidas
Solanaceae	
<i>Nicotiana glutinosa x tabacum</i>	Sinérgidas
<i>Nicotiana rustica</i>	- - -
<i>Petunia violaceae</i>	Nucela
<i>Scopolila carniolica</i>	Integumento
<i>Withania somnifera</i>	- - -
Symplocaceae	
<i>Symplocos klotzschii</i>	- - -
Theaceae	
<i>Thea sinensis</i>	- - -
Trymelaeeaeae	
<i>Wikstroemia indica</i>	- - -
Ulmaceae	
<i>Ulmus americana</i>	Antípodas
<i>Ulmus glabra</i>	Antípodas
Umbelíferae	
<i>Ammi majus</i>	Nucela e integumentos
<i>Foeniculum vulgare</i>	- - -
<i>Oenothera lamarckiana</i>	Nucela e integumentos

... Continúa

... Continúa Cuadro I.

Familia	Especie	Tejido o célula fuente de embriones asexuales
Urticaceae		
	<i>Elatostema acuminatum</i>	Nucela
	<i>Elatostema eurhynchum</i>	Nucela

FUENTE: Tisserat *et al.* (1979). Somatic embryogenesis in angiosperms. En: Janick, J. (ed.). Horticultural Reviews, Vol. 1: 1-78. AVI Publishing, Co.

Tienen distribución cosmopolita y ausencia de localización ecológica, por ejemplo los apomicticos del género *Poa*, se encuentran en todos los climas de los dos hemisferios.

En las especies apomicticas existe polimorfismo intraespecifico amplio. Se ha demostrado experimentalmente que las plantas apomicticas presentan mayor viabilidad y capacidad de competencia que sus relacionados sexuales, presentan además una mayor productividad de semillas (Khokhlov, 1976).

Los datos anteriores nos dan una clara idea de la extensión del fenómeno apomixis, no es un fenómeno accidental, ni mucho menos esporádico, tiene gran importancia en el sistema reproductivo de las plantas. Puede inferirse sobre las potencialidades que puede tener la apomixis en la agricultura si consideramos que la apomixis proporciona alta adaptabilidad ecológica a los organismos que la presentan.

Las malezas tienen muchas especies apomicticas, por ejemplo, *Taraxacum*, *Cassia*, *Mimosa*, *Argemone*, *Hierochloa*, *Poa*, etc. Si consideramos en ellas su cosmopolitismo, su mayor viabilidad, su alta capacidad de competencia y adaptabilidad, podremos deducir la importancia del conocimiento de la apomixis en el control de malezas.

Otro ejemplo práctico lo encontramos en la variedad de manzana 'Anna', introducida de Israel a U. S. A., ella produjo dos frutas apomicticamente, de cuyas semillas se obtuvieron tres plantas que conservan todas las características de 'Anna', en contraste con la extrema variabilidad

encontrada en plantas obtenidas de semilla producto de polinización cruzada (Sherman *et al.*, 1978).

1.5 Genética de la Apomixis

Los trabajos para determinar el mecanismo genético de la apomixis usualmente se realiza cruzando plantas de reproducción sexual con plantas apomícticas relacionadas, seguidas por estudios del modo de reproducción de la F1 y generaciones siguientes. Muchos estudios se han realizado con esta metodología, pero por varias razones los resultados son difíciles de interpretar; los investigadores que trabajan en el campo de la apomixis creen que ésta es de alguna forma genéticamente controlada, pero las bases genéticas son complejas, a pesar de ello, se cree que puede existir un control poligénico (Sven, 1981).

Powers (1954) citado por Sven (1981) estudiando el mecanismo genético de la apomixis en *Parthenium*, concluye que la regulación genética se da por unos pocos genes recesivos, los cuales muestran fuertes efectos sobre el modo de reproducción.

Savidan (1982) estudiando los resultados de 10 cruza entre sexuales poliploides y apomícticos, demuestran claramente que la producción de semilla apomíctica es dominante sobre la condición de sexualidad, y que además es determinada por un solo gen. Esta misma condición también se ha observado en *Botriochloa* (Harlan *et al.*, 1964), *Panicum* (Savidan, 1978) y *Ranunculus* (Nogler, 1978) citados por Sven (1981).

En cruza de *Pennisetum americanum* x *Pennisetum orientale*, se concluyó que los genes que controlan la apomixis se expresan en condición simple o doble y que pueden ser transferidos hacia la condición sexual utilizando métodos adecuados de recombinación (Dujardin y Hanna, 1983).

En fresa se ha determinado que en las plantas con reproducción apomictica estable, es posible aislar elementos que son independientemente heredados y controlados por factores alélicos particularmente la multiplicidad de los sacos embrionarios, la formación de gametos no reducidos y la habilidad de las ovocélulas para iniciar el desarrollo del embrión sin ser fertilizada previamente (Sukhareva, 1979).

Bauer (1960) citado por Sukhareva (1979) señala que la tendencia a la no reducción es heredable y que ésta es una característica recesiva.

Los señalamientos anteriores indican que la apomixis es controlada genéticamente, aunque no se haya determinado cuál es el sistema de herencia que interviene, se señala a el control poligénico, poligénico recesivo y herencia simple o doble.

2. POLIEMBRIONÍA

2.1 Definición

Se ha definido que un embrión es una planta en su estado inicial de desarrollo, caracterizado por ser una estructura de conducta bipolar, es decir que presenta dos polos bien definidos, el polo apical que origina el brote apical y el polo basal en donde se ubican los inicios de las estructuras radicales (Wardlaw, 1968; Halperin y Wetherel, 1964) citados por Tisserat *et al.* (1979), Sharp *et al.* (1980) y Foster y Gifford (1974).

El fenómeno de poliembrionía consiste en la presencia de más de un embrión en una semilla (Singh y Thimmappaiah, 1982), Valda (1979) y Lima (1975). En las angiospermas puede presentarse como consecuencia de la formación de embriones a partir de las células de la nucela, de los integumentos, o de otras células del saco embrionario distintas a la ovocélula (sinérgidas y antípodas). También puede suceder que se desarrollan varios sacos embrionarios en un solo óvulo, o bien puede presentarse como consecuencia de divisiones anormales del cigoto, o por fusión del proembrión (Valda, 1979).

2.2 Tipos de Poliembrionía

En la definición anterior se evidencian los tipos de poliembrionía. Ningún autor clasifica los tipos de poliembrionía y son pocos los que en sus reportes sobre plantas poliembriónicas especifican claramente el origen de los embriones múltiples en las semillas. Tomando como guía los tipos sugeridos en la definición, en base al origen de los embriones múltiples especificados en la literatura y relacionándolos con los conceptos de apomixis vertidos en el capítulo anterior, propongo que se identifican

con certeza los siguientes tipos:

Embrionía adventicia o Embrionía nucelar
 Poliembrionía Apospórica - Diplospórica
 Poliembrionía Apogámica
 Poliembrionía por fisión embrionaria

2.2.1 Embrionía nucelar o embrionía adventicia

Este término se aplica cuando los embriones múltiples desarrollan a partir de las células de la nucela, o de células, o de células del integumento interno, es decir células somáticas del gametofito femenino. Cuando los embriones se originan de células de la nucela se le denomina propiamente embrionía nucelar y cuando se originan de células del integumento interno se le llama embrionía integumental. Este tipo de poliembrionía produce exclusivamente embriones asexuales.

Se le encuentra en muchas especies de cítricos y sus géneros afines *Fortunella* y *Poncirus*. En las especies de cítricos es donde más intensamente se le ha estudiado (Parlevliet y Cameron, 1959; Choudhari *et al.*, 1976; Esen y Soost, 1977; Maisuradze, 1976; Cameron y Soost, 1979; Lima, 1975 y Sharp *et al.*, 1980).

También se le conoce en: *Toddalia asiatica* (Narmatha y Laksmanan, 1982), *Sarcococca humilis* (Naumova y Villeseme, 1983), *Opuntia elata* (Naumova, 1978), *Poa pratensis* (Batygina y Frieberg, 1979), *Carica papaya* (Litz y Conover, 1981), *Mangifera indica* L. (Bettai *et al.*, 1973 y Singh *et al.*, 1983), *Penisetum mezianum* Lecke (Hovin *et al.*, 1976), *Cenchrus ciliaris* (Hovin *et al.*, 1976 y Shanthama y Hausner, 1977), etc.

2.2.2 Poliembrionía apospórica diplospórica

Para clasificar este tipo de poliembrionía, sólo se encuentran sugerencias que indican el desarrollo por procesos apomícticos de varios sacos embrionarios en un óvulo, y su siguiente desarrollo en embriones, no se sabe con certeza si la fecundación se realiza de manera regular.

De hecho, en este caso se forman embriones derivados de la nucela pero se diferencian de los llamados nucelares por su proceso de formación, porque en este tipo sí se forman los sacos embrionarios, ya sea con formación preliminar de esporas diploides - en este caso se llama diplosporía - o bien sin la formación de ellas (aposporía), indicios que aparecen en la literatura son como los siguientes:

En *Betula pubensis*, la poliembrionía es causada por la fertilización de varios óvulos localizados en un ovario (Sulkinoja y Valande, 1981).

En *Pyrus malus* "por el desarrollo de varios sacos embrionarios derivados de un complejo celular arquesporial apomíctico" (Maisuradze, 1976).

En *Poa pratensis*, se reporta que la poliembrionía es causa del desarrollo de varios sacos embrionarios apomícticos (Hovín, 1976); o bien pueden formarse por dos vías: directamente de una célula semejante a un embrión sexual, o por el complejo celular embriogénico (Bayygina y Preibert, 1979).

En *Cymbopogon parkeri*, la poliembrionía se presenta por la presencia de más de un saco embrionario apomíctico (Faroqui *et al.*, 1975).

2.2.3 Poliembrionfa apogámica

Cuando los embriones múltiples son producto del desarrollo simultáneo del embrión sexual y de un embrión a partir de las sinérgidas o de las antípodas. Generalmente, se producen gemelos y ocasionalmente trillizos asimétricos, uno de los miembros del par es haploide, y el otro es diploide.

Se le encuentra en *Linum usitatissimum* (Green y Salisbury, 1983), *Lilium regale* (Poole et al., 1978), *Poa pratensis* (Baiyygina y Freibert, 1979; Hovin et al., 1976), *Setachiorum chinensis* (Matthew y Chaphekar, 1977), *Pyrus malus* (Savidan, 1982).

En los ejemplos anteriormente mencionados, el embrión extra se desarrolla a partir de una de las sinérgidas, en tanto que en *Hieracium odorata* (Norstog, 1963) citado por Tisserat et al. (1979), *Ulmus glabra* (Tisserat et al., 1979) y también en *Pyrus malus* (Modilevskii, 1953) citado por Savidan (1982) el embrión desarrolla a partir de una de las antípodas.

2.2.4 Poliembrionfa por fisión embrionaria

En realidad, la división se da en etapas tempranas de la embriogénesis. Este tipo de poliembrionía se da como consecuencia de la división normal del cigoto por fisión del proembrión.

En este tipo de poliembrionía se producen embriones múltiples de origen sexual, e idénticos entre sí (gemelos o trillizos simétricos) y diploides.

Se le puede encontrar en *Cocus nucifera* (Whitehead y Chapman, 1962), *Erythromon americanum* (Ernst, 1901) citados en Tisserat et al., (1979), *Agropyron cristatum* y *Agropyron desertorum* (Devey, 1974) en éstos la poliembrionía es producto de la división caótica del cigoto.

Cuando los embriones múltiples son consecuencia de la división del proembrión se le puede encontrar en: *Spathoglottis aurea*, (Chua y Rao, 1978), *Lilium regale* (Poole et al., 1978), *Sophora flavensis* (Kostrikova, 1980), *Bulbophyllum mysonense*, *Geodorum densiflorum* (Swamy, 1949), *Lobelia sphyllitica*, *Garrya veatchii* (Creti, 1938) citados por Tisserat et al. (1979).

Especies en las que sólo se menciona que la poliembrionía es producto de la fisión embrionaria son algunas orquídeas: *Cymbidium ensiflorum*, *Cymbidium pendulum* (Singh y Thimmappaiah, 1982) y varios cítricos: *Citrus reticulata* Blanco, *Citrus grandis* (las variedades monoembrionicas) y el híbrido de *Citrus reticulata* x *Citrus nobilis* (Cameron y Soost, 1979).

2.3 Plantas Poliembriónicas

En el Cuadro II, se presenta un listado en orden alfabético de plantas que en la literatura se reportan como poliembriónicas, el origen del embrión y la referencia donde se mencionan.

2.4 Características de las Plantas Poliembriónicas

La embriónía nucelar es el tipo de poliembriónía más común y el más

Cuadro II. Plantas poliembriónicas

Especie	Tipo de poliembrionía	Autor
<i>Aegle marmelos</i>	Nucelar	Esen, 1977
<i>Agropyron cristatum</i>	Fisión cigótica	Dewey, 1964
<i>Agropyron desertorum</i>	Fisión cigótica	Dewey, 1964
<i>Agropyron imbricatum</i>	Fisión cigótica	Dewey, 1964
<i>Agropyron michnoi</i>	Fisión cigótica	Dewey, 1964
<i>Agropyron sibericum</i>	Fisión cigótica	Dewey, 1964
<i>Allium roseum</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Allium odorum</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Ammi majus</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Aplectrum humale</i>	Fisión embrionaria apospórica	Poole et al., 1978
<i>Ardisia crispa</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Aspergus</i> sp.	- - -	Bouquet, 1980
<i>Avena</i> sp.	- - -	Dewey, 1964
<i>Betula pubensis</i>	Fisión embrionaria apospórica	Sulkinoja, 1981
<i>Capparis frondosa</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Capsicum annuum</i>	- - -	Bouquet, 1980
<i>Calicanthus occidentalis</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Calicanthus chimonanthus</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Calicanthus florida</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Carica papaya</i>	Nucelar	Litz, 1981
<i>Celastrus scandens</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Cenchrus ciliaries</i>	Nucelar	
<i>Citrus aurantiifolia</i>	Nucelar	Tisserat, 1979
<i>Citrus aurantium</i>	Nucelar	Tisserat, 1979
<i>Citrus grandis</i>	Fisión embrionaria	Tisserat, 1979
<i>Citrus hibrida</i>	Nucelar	Willeseme y Boer, 1981
<i>Citrus jambari</i>	Nucelar	Tisserat, 1979
<i>Citrus webberi</i>	Nucelar	Herbert, 1984
<i>Citrus karna</i>	Nucelar	Tisserat, 1979

... Continúa

Continúa Cuadro II.

Especie	Tipo de poliembrionía	Autor
<i>Citrus lanisum</i>	Nucelar	Tisserat, 1979
<i>Citrus latifoliata</i>	Nucelar	Cambels, 1975
<i>Citrus limonia</i>	Nucelar	Maisuradze, 1976
<i>Citrus limon</i>	Nucelar	Kolileshvili, 1976
<i>Citrus leiocarpa</i>	Nucelar	Maisuradze, 1976
<i>Citrus mitis</i>	Nucelar	Herbert, 1984
<i>Citrus nobilis</i>	Nucelar	Herbert, 1984
<i>Citrus paradisi</i>	Nucelar	Herbert, 1984
<i>Citrus reticulata</i>	Nucelar y fisión embrionaria	Herbert, 1984
<i>Citrus sinensis</i>	Nucelar	Shinde, 1976
<i>Citrus taiwanica</i>	Nucelar	Cameron y Soost, 1980
<i>Citrus micropila</i>	Nucelar	Mandge, 1981
<i>Citrus volkameriana</i>	Nucelar	Cameron, 1980
<i>Citrumelo swingle</i>	Nucelar	Ostazeski, 1975
<i>Clarcchia elegans</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Cocus nucifera</i>	Fisión embrionaria	Tisserat, 1979
<i>Crotalaria sagittalis</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Cymbopogon parkeri</i>	Apospórica	Faroqui, 1975
<i>Cymbidium ensiflorum</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Cymbidium pensulum</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Epilo hirsutum</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Epilo montanum</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Erythronium americanum</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Erythronium hartwegi</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Euphorbia dulcis</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Eugenia hokeri</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Eugenia jambosa</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Eugenia mlaccensis</i>	Integumento	Johansen, 1950
<i>Fortunella crassifolia</i>	Nucelar	Tisserat, 1979

... Continúa

... Continúa Cuadro II.

Especie	Tipo de poliembrionía	Autor
<i>Geodyera tiselata</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Geodyera pubensis</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Glycine maxima</i>	- - -	Vea: Bouquet, 1980
<i>Glabrous amorphia</i>	- - -	Kostrikova, 1973
<i>Habenaria tridentata</i>	Fisión embrionaria apospórica	Shing y T. 1982
<i>Helianthum annuum</i>	Apogamia	Ustinova, 1976
<i>Hieracium odorata</i>	- - -	Norstog, 1963
<i>Isotoma longiflora</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Lilium regale</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Limnorchis emarginata</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Linum usitatissimum</i>	Apogamia	Green, 1983
<i>Mangifera indica</i>	Nuclear	Singh, 1983
<i>Mamillaria tenuis</i>	Nuclear	Vea: Shanthamma, 1977
<i>Mimosa denhartii</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Nigritella nigra</i>	Nuclear	Johansen, 1950
<i>Nothoscordum fragans</i>	Nuclear	Johansen, 1950
<i>Nymphaea advena</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Ochna serrulata</i>	Nuclear	Johansen, 1950
<i>Oenothera lamarkiana</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Oenothera muricata</i>	Nuclear	Johansen, 1950
<i>Opuntia vulgaris</i>	Nuclear	Johansen, 1950
<i>Opuntia elata</i>	Nuclear	Naumova, 1978
<i>Opuntia dillenii</i>	Nuclear	Vea: Shanthamma, 1977
<i>Orchis latifolia</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Orchis morio</i>	Fisión embrionaria	Poole, 1978
<i>Oryza</i> sp.	- - -	Vea: Dewey, 1964
<i>Pyrus malus</i>	- - -	Krylova, 1976
<i>Penisetum mezianum</i>	Nuclear	Shanthamma, 1977
<i>Penisetum americanum</i>	Nuclear	Vea: Ostazeski, 1975

... Continúa

... Continúa Cuadro II.

Especie	Tipo de poliembrionía	Autor
<i>Poncirus trifoliata</i>	Nucelar	Maisuradze, 1976
<i>Petunia violacea</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Poa pratensis</i>	Nucelar y apogámica	Ostazeski, 1975
<i>Potentilla reptans</i>	Integumentoso	Johansen, 1950
<i>Sarcococca humilis</i>	Nucelar	Naumova, 1983
<i>Sarcococca prunifolia</i>	Nucelar	Vea: Tisserat, 1979
<i>Satchyorus chinensis</i>	Apogámica	Matthew, 1977
<i>Scopilia carriolica</i>	Integumental	Johansen, 1950
<i>Sophora flavensis</i>	Fisión embrionaria	Kostrikova, 1980
<i>Spathoglottis aurea</i>	Fisión embrionaria	Chua y Rao, 1978
<i>Smilacina racemosa</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Spathiphyllum patini</i>	Nucelar	Johansen, 1950
<i>Theneda anathera</i>	Apospórica	Faroqui, 1975
<i>Toddalia asiatica</i>	Nucelar	Narmatha, 1982
<i>Tehobroma cacao</i>	- - -	Vea: Tisserat, 1979
<i>Triticum</i> sp.	- - -	Vea: Dewey, 1964
<i>Tulipa gesneriana</i>	Fisión embrionaria	Johansen, 1950
<i>Vitis vinifera</i>	Fisión embrionaria apospórica	Bouquet, 1980
<i>Xanthoxulum</i> sp.	Nucelar	Vea: Shanthamma, 1977
<i>Zea mais</i>	Fisión embrionaria apospórica	Vea: Bouquet, 1980
<i>Zeuxine sulcata</i>	Nucelar	Johansen, 1950

importante, especialmente en cítricos. En este tipo se producen embriones asexuales, las plantas que se desarrollan de estos embriones son altamente uniformes, su constitución genética es idéntica a la de la planta madre, excepto cuando ocurren mutaciones somáticas. Las plantas nucleares generalmente están libres de virus, hasta que se los transmite algún agente vector (Lima, 1975).

El desarrollo de embiones nucleares es más vigoroso que el desarrollo del embrión cigótico, la diferencia de vigor es notoria en estado de plántula, siendo generalmente la planta de origen cigótico la menos desarrollada. Las plantas nucleares se caracterizan por su gran vigor, un rápido crecimiento, presencia de grandes y abundantes espinas, hojas de mayor tamaño, puesto que ellas son plantas biológicamente rejuvenecidas, presentan las características propias del estado juvenil señaladas, y es por eso mismo que tardan más en iniciar la producción y reducen la calidad en los frutos (Morin, 1980; Lima, 1975; Kolelishvili, 1976), estas características desaparecen con el avance de la edad (Choudhari *et al.*, 1976).

Del tipo de poliembriónia apospórica-diplospórica, es poco lo que se puede mencionar sobre las características de las plantas poliembriónicas de este tipo, como los sacos embrionarios son no reducidos, los embriones que desarrollan de ellos son diploides, y si se produce la fecundación, el embrión y la planta desarrollada serán triploides.

En el tipo de poliembriónia apogámica, generalmente se producen gemelos asimétricos, uno de ellos es de origen cigótico y de forma común a

la especie, su número cromosómico es diploide, el otro miembro del par es débil, de crecimiento lento, generalmente estéril, su número cromosómico es haploide dado que él no es producto de la fusión gamética, sino que de el desarrollo de una sinérgida o una antípoda en un embrión y éste en una planta.

En *Linum usitatissimum*, especialmente en la variedad Rocket 4, donde las plantas gemelas producidas son totalmente haploide-diploide (Green y Salisbury, 1983), el mismo caso se encuentra en *Cephalanthera damasonium* (Mil) Druce (Singh y Thimmappaiah, 1982).

Cooper (1943) citado por Singh y Thimmappaiah (1983) encontró gemelos haploides-diploides en plantas del género *Lilium*; señala que una sinérgida fue estimulada para dividirse, resultando un embrión haploide, el cual generalmente perece en estados tempranos de su desarrollo.

En *Vitis vinifera*, también se encuentran gemelos con miembros haploides-diploides, específicamente en la variedad Merlot, siendo las plantas haploides muy débiles (Bouquet, 1978, citado en Bouquet, 1983).

Las semillas que presentan poliembrionía por fisión embrionaria o cigótica, producen embriones de carácter sexual, idénticos entre ellos y pueden ser gemelos o trillizos, pero con la variación genética natural con respecto a la planta madre causada por la fusión de dos genotipos durante la fusión gamética.

En *Agropyron* (Dewey, 1964) cuando las semillas tienen embriones

gemelos, germinan más lentamente que las semillas monoembrionicas, el crecimiento de las plantas gemelas es más lento con respecto a las plantas solitarias, e incluso se pueden presentar variaciones en el tamaño de los miembros de un par gemelo, pero esa diferencia usualmente desaparece al correr del tiempo. Esta diferencia es producto de la competencia entre gemelos, uno puede aventajar al otro por su germinación temprana, o por tener mejor acceso a las reservas alimenticias del endospermo. Esta situación también se presenta en *Cymbidium bicolor* (Ansari, 1977).

Las características cuantitativas de las plantas poliembriónicas es tán dadas por el número de embriones por semilla, la frecuencia de poliembriónia (el porcentaje de semillas poliembriónicas que regularmente se presenta en una especie o de una variedad de ella) y el número de plantas que se originan de una semilla (Cameron y Soost, 1980).

Tomando como base la frecuencia de poliembriónia, en cítricos se pro pone la siguiente clasificación (Cameron y Soost, 1980):

Monoembriónicos: Cuando los árboles presentan de 0 a 7% de semillas poliembriónicas.

Casi monoembriónicas: Cuando los árboles presentan de 8 a 9% de se millas poliembriónicas.

Poliembriónicas: Cuando las plantas presentan más de 10% de semi llas poliembriónicas.

El Cuadro III, muestra la frecuencia de poliembrionía, el número de embriones por semilla, el número de plantas por semilla y el autor que las menciona.

En el cuadro mencionado se puede observar que es poca la información disponible sobre las características cuantitativas de las plantas poliembriónicas. Las frecuencias en general son relativamente bajas, la superior es *Citrus aurantium* (L.), el cual alcanza el 15%.

En lo que respecta al número de embriones por semilla, se observa que es variable. Por ejemplo, en *Citrus sinensis* Obs. se reporta que se encuentran de 3 a 20 embriones por semilla (Maisuradze, 1976), en la mandarina *Citrus reticulata* Blanco, existen variedades estrictamente monoembriónicas y variedades poliembriónicas con número variable de embriones por semilla. *Citrus aurantiifolia* también es una especie que puede variar desde monoembriónica hasta fuertemente poliembriónica, el pomelo *Citrus paradisi*, presenta variaciones desde escasa hasta alta poliembrionía (Morin, 1980). En limón rugoso se ha contado hasta 30 embriones por semilla, pero lo más común es que sólo 4 ó 5 alcancen su completo desarrollo (Lima, 1975).

2.5 Factores Fisiológicos

2.5.1 Polinización, fecundación y desarrollo del saco embrionario

Esen y Soost (1971) mencionan que no ha sido claramente resuelto si la polinización, la fertilización, ambas o ninguna son necesarias para el desarrollo de los embriones nucelares en los cítricos.

Cuadro III. Características cuantitativas de algunas especies poliembriónicas

Espece	Frecuencia (%)	No. \bar{x} de embriones/semilla	No. \bar{x} de plantas/semilla	Autor
<i>Agropyron</i> sp.	1.4	- - -	- - -	Dewey, 1964
<i>Asparagus</i> sp.	0.22	- - -	- - -	Vea: Bouquet, 1980
<i>Betula pubensis</i>	28.0	2	2	Sulkinoja, 1981
<i>Capsicum</i> sp.	0.24	- - -	- - -	Vea: Bouquet, 1980
<i>Citrus aurantifolia</i>	3 - 14	2.07	- - -	Graviña, 1982
<i>Citrus aurantium</i>	15	3.2	1.21	Herbert, 1948
<i>Citrus hybrida</i>	-	1.64	1.20	Herbert, 1948
<i>Citrus limon</i>	-	2.1	- - -	Maisuradze, 1976
<i>Citrus limonia</i>	-	1.1	- - -	Maisuradze, 1976
<i>Citrus leiocarpa</i>	-	13.6	- - -	Maisuradze, 1976
<i>Citrus mitis</i>	-	8.96	1.62	Herbert, 1948
<i>Citrus medica</i>	-	4.0	- - -	Graviña, 1982
<i>Citrus nobilis</i>	-	6.1	1.45	Herbert, 1948
<i>Citrus paradisi</i>	-	6.0	- - -	Morin, 1980
<i>Citrus onshii</i>	-	8.9	- - -	Maisuradze, 1976
<i>Citrus sinensis</i>	-	4 - 20	- - -	Maisuradze, 1976
<i>Citrus reticulata</i>	-	3 - 18	- - -	Graviña, 1982
<i>Citrumelo swingle</i>	80 - 95	3 - 10	2 - 5	Hutchinson, 1973
<i>Cymbidium ensiflorum</i>	2.7	2.0	2.0	Singh, 1982
<i>Cymbidium pendulum</i>	3.9	2.0	2.0	Singh, 1982
<i>Eulophia sulcata</i>	-	10	- - -	Ansari, 1977

... Continúa

... Continúa Cuadro III.

Especie	Frecuencia (%)	No. \bar{x} de embriones/semilla	No. \bar{x} de plantas/semilla	Autor
<i>Geodorum densiflorum</i>	5.6	2.0	2.0	Ansari, 1977
<i>Glycine maxima</i>	4.0	- - -	- - -	Vea: Bouquet, 1980
<i>Lilium regales</i>	6.3	2.0	2.0	Poole, 1978
<i>Linum usitasimum</i>	6.6	- - -	2.5	Green, 1983
<i>Mangifera indica</i>	-	3 - 9	1 - 6	Singh, 1983
<i>Poa pratensis</i>	4.2	- - -	2 - 3	Ostazeski, 1975
<i>Poncirus trifoliata</i>	-	2.4	- - -	Morin, 1980
<i>Spathoglottis plicata</i>	5.7	2.0	2.0	Ansari, 1977
<i>Vitis vinifera</i>	0.35	2 - 3	2 - 3	Bouquet, 1980
<i>Zea mais</i>	0.10	- - -	- - -	Vea: Bouquet, 1980
<i>Zeuxine sulcata</i>	5.0	4 - 6	2 - 3	Ansari, 1977

Herbert (1948) señala que la polinización es necesaria, pero que qui zás no invariablemente necesaria para el desarrollo de los embriones nucleares. Menciona además, que el papel de la fecundación es un asunto cuestionable en los cítricos.

Maisuradze (1976) señala que el desarrollo de embriones nucleares en las especies de cítricos requiere de la polinización de la flor por polen fértil de la misma especie, o de una especie relacionada. El polinizador tiene un gran efecto en el número de embriones por semilla y el número de embriones nucleares viables es inversamente proporcional a el desarrollo del cigoto en un embrión viable.

Tisserat *et al.* (1979) señalan que la fertilización puede ser necesaria para estimular el desarrollo de embriones adventicios en las Rutáceas y en las Anacardiáceas. En especies donde la polinización es requerida, pero no la fecundación, para el desarrollo de embriones asexuales, mencionan a: *Coelobogyne ilicifolia*, *Sarcococca pruniformis* y *Xanthoxylum* spp. Especies donde se requiere la fertilización son: *Nigritella nigra*, *Opuntia aurantiaca*, *Spiranthes cernua* y *Ligopetalum mackaii*. A menudo en casos donde la fertilización es necesaria, no se requiere el desarrollo normal del embrión cigótico para el desarrollo de embriones asexuales, como en *Eugenia jambosa*, donde no se producen embriones asexuales en presencia de embriones cigóticos.

Al estudiar frutos en estado de desarrollo inicial, originados por polinización cruzada en naranja y mandarina, Esen y Soost (1977) encontraron que se requiere la polinización y la fertilización para el

desarrollo de embriones adventicios. Sin embargo, parece ser que la iniciación en vivo de embriones adventicios es independiente de la polinización y de la fertilización, dado que se encontraron embriones nucleares en óvulos que no contenían saco embrionario, ni evidencia de la penetra-ción del tubo polínico. Se encontró que el desarrollo *in vivo* de embrio-nes adventicios es dependiente de la triple fusión (fecundación de dos nú-cleos polares para formar el endospermo), las evidencias que reforan esta suposición, según los mismos autores son: los embriones adventicios no desarrollan más allá del estado de célula inicial, en óvulos que no presentan saco embrionario. En semillas, en que el endospermo degenera o no se forma, el desarrollo de embriones nucleares es retardado, muy irregu-lar y por lo general degeneran. Al determinar el número cromosómico del endospermo en semillas con embriones adventicios, todos resultaron tri-ploides.

Johris y Ahuja (1956) citados por Esen y Soost (1977) mencionan que el género de las Rutáceas *Aegle marmelos*, el complejo ovocelular y las antípodas degeneran antes de la penetración del tubo polínico quedando los dos núcleos polares a partir de los cuales se desarrolla en endospermo triploide, después que son fecundados y se promueve el desarrollo de em-briones nucleares.

En el género *Sarcococca* el cual presenta embrionía nuclear, la maduración del saco embrionario es rara, la ovocélula en un principio presenta estructura normal, posteriormente degenera, las antípodas no se for-man pero permanecen los núcleos polares en la célula central, la cual es viable, pero la fecundación de esta célula central no se lleva a cabo

debido a que el polen de las plantas de este género es estéril (Naumova, 1981).

Perisetum mezerianum Lecke, forma embriones nucleares en ausencia total de saco embrionario, los embriones adventicios que desarrollan a partir de la nucela, extraen sustancias nutritivas de las células circundantes, lo cual es indicado por la condición reducida de estas células. Esta situación se encuentra también en el apomíctico facultativo *Cenchrus ciliaris* L. (Shanthamma y Hausner, 1977).

En *Opuntia elata* (Linke ex Otto), las células del aparato cigótico degeneran poco después de la polinización de las siete células del saco embrionario, únicamente la célula central permanece como residuo vital, a partir de ella desarrolla el endospermo normalmente, el cual es consumido por los múltiples embriones nucleares de la semilla (Naumova, 1978).

Maheswari y Chopra (1955) citados por Tisserat *et al.* (1979) reportan que en *Opuntia aurantiaca* y *Opuntia dillenii*, los embriones adventicios se forman a partir de la nucela, sin polinización y con degeneración del saco embrionario.

2.5.2 Epoca de iniciación de embriones múltiples

El género *Citrus*, especialmente *Citrus sinensis* (variedad Valencia), *Citrus reticulata* (variedad Dancy), *Citrus paradisi* (toronja Duncan), *Citrus aurantium* (naranja agria) y *Citrus limon* (limón rugoso) la fertilización ocurre de 3 a 5 días después de la polinización, el

desarrollo del endospermo tarda unas dos a tres semanas dependiendo de las condiciones ambientales y de la especie. El cigoto permanece en estado de reposo durante unos 50 a 55 días. Alrededor de los 65 y los 70 días la mayoría de los embriones han alcanzado el estado globular y después de los 70 días el estado cotiledonar. A los embriones nucleares se les encuentra cuando el embrión primario está completamente desarrollado, aparecen entre los 60 a 75 días después de la polinización, cuando el embrión cigótico se encuentra en estado globular, esto es en condiciones de clima tropical, en condiciones de clima templado se les encuentra hasta los 100 días después de la polinización (Lima, 1975).

Rangan *et al.* (1969) citado por Esen y Soost (1977) informan que la iniciación de embriones nucleares en *Citrus aurantium* (L.) se da entre los 100 y 120 días después de la polinización, cuando el embrión cigótico se encuentra en estado globular o de corazón temprano, y en mandarina 'Ponkan' se ha encontrado que los embriones adventicios en estado de célula inicial, están presentes desde los 47 días después de la polinización aunque manifiesta el autor que la época precisa de iniciación de embriones nucleares no es certeramente verificable.

En la variedad de naranja japonesa 'Trovia' se encontró que la iniciación de la célula primordio del embrión nuclear se da en estados considerablemente tempranos de la floración (estado de brotación floral) (Kobayashi *et al.*, 1978). En otros cítricos se menciona que inicia alrededor del principio de la floración (Wilms *et al.*, 1983).

Los géneros *Euonimus*, *Opuntia*, *Sarcococca*, *Citrus* y *Poncirus*,

presentan la diferenciación de embriones nucelares entre los 21 y 70 días después de la floración (Naumova, 1981).

Toddalia asiatica, una especie con embrionfa nucelar poco frecuente, el embrión somático inicia su desarrollo cuando el embrión cigótico ha producido entré 32 y 64 células (Narmatha y Lakshmanan, 1982).

Opuntia elata, presenta desarrollo de embriones nucelares alrededor de los 30 a 35 días después de la polinización, este desarrollo se inicia a partir de tejido nucelar joven (Naumova, 1978).

2.5.3 Localización de los embriones adventicios

Los embriones nucelares se encuentran comúnmente en el extremo micropilar de la nucela, en la base del embrión primario. También se les puede encontrar en el extremo chalazal de la nucela opuestos a la base del embrión primario, estas situaciones se les puede localizar en los cítricos (Wilms *et al.*, 1983; Lima, 1975 y Esen y Soost, 1977) y en *Poa prae* *tensis* (Bayygina y Freibert, 1979).

En *Toddalia asiatica*, el embrión nucelar surge en el centro del saco embrionario (Narmatha y Lakshmanan, 1982). En naranja 'Paperrind' y 'Rufert', y en mandarina 'Ponkan' de California se ha observado la iniciación de embriones adventicios en la capa periférica de la nucela cercana a la epidermis externa (Esen y Soost, 1977).

En caso de embrionfa integumentaria las células epidérmicas y

subepidérmicas del integumento interno son las que participan en la formación de embriones somáticos. Los embriones integumentarios pueden presentarse tanto en la región micropilar, así como en el extremo más cercano a la chalaza del integumento interno, y en la vecindad del saco embrionario (Naumova, 1981).

2.5.4 Características ultraestructurales

Las células iniciadoras de embriones adventicios, es decir aquellas estructuras que se diferencian específicamente en un embrión, se caracterizan por presentar alta actividad metabólica, el incremento de esta actividad se nota claramente en células de la región micropilar de la nucela, las cuales se vuelven iniciadoras y producen proembriones nucelares. Poco antes de que se inicie la división, las células iniciadoras se distinguen fácilmente de otras células de la nucela por su citoplasma denso, su forma casi esférica, su mayor tamaño, núcleo prominente y mayor afinidad al tejido con hematoxilina, en los cítricos generalmente su morfología es similar a la de un cigoto no dividido (Esen y Soost, 1977 y Kobayashi *et al.*, 1978).

En *Sarcococca*, las células iniciadoras presentan formas y tamaños variados, se distinguen por su citoplasma denso y su carencia de polaridad (Naumova y Villesseme, 1983).

De manera general, en angiospermas que presentan embrionía nucelar, se observan cambios notables en la morfología y estructura intracelular de las células iniciadoras, durante la mitosis de las células iniciadoras

se observan cambios particulares y sorprendentes en el número de ribosomas y polisomas, así como en la morfología de los plastidos y mitocondrias. El número de plasmodesmos decrece repentinamente y desaparecen al final de la primera división (Naumova, 1981). Los proembriones nucleares resultan de una división más o menos igual al de las células iniciadoras, lo que indica la carencia de polaridad, esto es la causa principal que determina la irregularidad en la dirección y secuencia de la división celular. Este fenómeno se ha observado en *Opuntia* (Naumova y Villesseme, 1983).

Las células nucleares vecinas a la célula iniciadora principian su proceso de degeneración, por medio de procesos autolíticos, los cuales generan productos útiles para la nutrición de los embriones nucleares. Algunas de las características que presentan estas células son: un débil desarrollo del retículo endoplásmico, citoplasma poco denso, los ribosomas no aparecen muy claros al igual que los polisomas, el nucleolo alcanza gran tamaño, predominan en ellas los complejos fibrosos, presentan largas vacuolas y numerosas vesículas localizadas en la zona de la membrana nuclear, se presume que son sustancias lipídicas producto e indicación de grados avanzados de descomposición celular (Moskova, 1975 y Phillipson, 1978).

En *Opuntia elata* se reporta un fenómeno que no ocurre en angiospermas que se inclinan a presentar poliembriónia nuclear, el cual consiste en la formación de tejido nuclear de diferentes edades: El tejido viejo es formado y desarrollado simultáneamente con el desarrollo del óvulo, el tejido joven se forma después de la polinización a partir de las

células de este último inician su desarrollo los embriones nucleares (Naumova, 1978).

La diferenciación de las células iniciadoras en la nucela y en los integumentos se realiza de la misma manera. Se ha encontrado que el tipo de óvulo determina la forma de embrionía adventicia, la embrionía nuclear es posible si el óvulo tiene una nucela gruesa, tal es el caso de *Opuntia*, *Poncirus* y *Citrus*. La embrionía integumental ocurre cuando el óvulo tiene una nucela delgada (Naumova, 1981).

Previamente a la proliferación de los embriones nucleares dentro del saco embrionario, el cigoto se puede distinguir por su posición central en el ápice del saco embrionario, sin embargo después de la proliferación de los embriones nucleares, se atesta el extremo micropilar y el embrión cigótico no puede ser distinguido de los embriones nucleares (Esen y Soost, 1977).

En el caso de poliembrionía por fisión embrionaria, los procesos de formación de embriones múltiples comienzan después de la fecundación, los embriones pueden ser producto de divisiones desordenadas del cigoto, de las células hijas resultantes se desarrolla una masa de embriones; este proceso se observa en *Cocus nucifera* (L.), también puede suceder que el cigoto solo sufra una división anormal generando dos células hijas más o menos separadas y cada una de ellas desarrolla independientemente en un embrión, tal es el caso de *Cymbidium bicolor*. Otro tipo ocurre cuando la célula terminal del proembrión filamentosos se divide para formar dos embriones en lugar de uno (Johansen, 1950 y Tisserat et al., 1979). Este

caso se encuentra en *Spathoglottis aurea* (Chua y Rao, 1978).

2.6 Factores Ambientales

Parlevliet y Cameron (1959) mencionan que son varios los autores que han demostrado que las condiciones medioambientales pueden influenciar el grado de poliembrionía en los cítricos Maisuradze (1976), menciona que el número de embriones por semilla en los cítricos depende de las condiciones medioambientales y del polinizador.

En la variedad de mandarina 'Satsuma' se ha encontrado que el número de embriones por semilla fue más bajo en plantas que crecieron en un invernadero con temperaturas elevadas constantes, comparándolas con plantas que crecieron en el medio natural, se atribuye el decremento en el número de embriones por semilla a las bajas temperaturas, las cuales inhiben la división en las células nucelares, y que además detiene el crecimiento de embriones en estados tempranos de su desarrollo (Nakatani *et al.*, 1978).

Nasharty (1945) citado por Parlevliet y Cameron (1959), observó que la localización geográfica afecta el grado de poliembrionía en los cítricos, por efecto de los cambios climáticos. Veno y Nishura (1959) citado por Tisserat *et al.* (1979) observaron que las frutas de cítricos desarrollados durante la estación cálida presentan mayor índice de embrionía nuclear que aquellas que se desarrollan durante la estación fría.

También se ha encontrado que los árboles de cítricos cultivados bajo condiciones de altas temperaturas (más de 30°C) no presentan incrementos

en el porciento de semillas poliembriónicas (Furasato y Otha, 1969, citados por Parlevliet y Cameron, 1959).

En el Japón, Furasato (1954) citado por Parlevliet y Cameron (1959) y Tisserat *et al.* (1979). Encontraron que las semillas obtenidas de frutas de naranjas que crecieron en el lado norte del árbol, presentan un mayor porcentaje de poliembrionía con respecto a aquéllas que se obtienen de frutos que crecen en el lado sur del mismo árbol. En California, se observó la misma situación.

En la variedad de uva 'Merlot', poliembriónica por fisión embrionaria o por apospórea, se encontró que reduciendo la temperatura de germinación de 27°C (la cual es la óptima de germinación) hasta 22°C, se incrementa en 74.1 por ciento la frecuencia de aparición de plántulas gemelas. Los períodos largos de tratamientos pregerminativos de la semilla con refrigeración, incrementan ligeramente la frecuencia de poliembrionía (Bouquet, 1980).

En *Opuntia aurantiaca*, Archival (1939) citado por Tisserat *et al.* (1979), sugiere que la embrionía nucelar es provocada por fracasos en la fertilización, ello a su vez es consecuencia de las bajas temperaturas que se presentan en las montañas Carthian, lugar donde esta planta crece.

En un estudio comparativo realizado en Cuba por Lima (1975), en el cual se comparó el desarrollo de embriones nucleares en cítricos, aparte de otras características, se encontró que en condiciones tropicales los embriones nucleares inician su desarrollo 55 días antes que bajo

condiciones de clima templado (California) y que un mayor número de éstos alcanzan el estado cotiledonar más rápidamente.

Otro de los factores estudiados en relación a la manifestación de la poliembrionía es el vigor de las plantas.

En *Vitis vinifera* se encuentran diferencias significativas en la frecuencia de poliembrionía entre plantas de distinto vigor (en este caso de terminado por las condiciones de suelo), concluyendo que las plantas vigorosas presentan mayor poliembrionía que aquellas plantas menos vigorosas (Bouquet, 1980).

En California, los árboles de cítricos con menor vigor presentan porcentajes relativamente bajos de semillas poliembriónicas con respecto a los árboles de mayor vigor (Parlevliet y Cameron, 1959).

Furasato y Ontha (1969), Minesey y Higazy (1957), Veno y Nishiura (1969), citados por Tisserat *et al.* (1979) informan que el estado nutricional de los árboles no afecta la manifestación de la poliembrionía.

Thustraub (1955) citado por Parlevliet y Cameron (1959) menciona que reduciendo el suministro de nutrientes al suelo, la manifestación de poliembrionía decrece en un 51%. La exposición de semillas y flores a diferentes fuentes radioactivas, se han estudiado para determinar su efecto sobre la poliembrionía:

En el Japón se irradiaron semillas de naranja a dosis de 1,500,

2,500 y 10,000 Rx, y se encontró que el grado de poliembrionía no varía con respecto a los testigos (Quintela, 1978).

En arroz, se irradiaron semillas a 15 Kr, con ellos se logró inducir poliembrionía en la línea denominada IR-B (Chakraborty, 1975).

Cobayashy *et al.* (1978) informan que la formación de embriones nucleares fue restringida por la irradiación con rayos Gamma sobre brotes florales de cítricos.

Irradiando polen de *Lilium regale* a dosis de 100 Rx se estimulan los incrementos en la frecuencia de poliembrionía, lo cual es consecuencia del estímulo para el desarrollo de embriones apospóricos (Singh y Thimma ppaiah, 1982).

En plantas del género *Eranthis*, cuando se irradian los ovarios con rayos X se estimula diferenciación de muchos centros meristemáticos en el embrión, y eventualmente cada centro desarrolla un embrión (Hacius y Rutchert, 1964) citados por Tisserat *et al.* (1979).

La edad de los clones es otro de los factores que influyen en la poliembrionía. En vid se encontró que existe diferencia poco significativa en la frecuencia de poliembrionía entre clones de diferentes edades, siendo los clones viejos los más poliembriónicos (Bouquet, 1980).

En cítricos se ha observado que los árboles viejos producen más embriones nucleares por semilla que los árboles jóvenes (Furasato *et al.*,

1957, Minessy, 1953) citados por Tisserat *et al.* (1979), encontraron que el injerto de un cítrico poliembriónico sobre un patrón monoembriónico reduce la tasa de embrionía nucelar.

Algunos autores han aplicado sustancias químicas en las plantas con el objetivo de modificar las frecuencias de poliembriónia: Furasato y Ontha (1969) citado por Lima (1975) encontraron que inyectando frutas jóvenes de cítricos con hidrácido málico, se reprime la embriogénesis nucelar. Hu (1963) citado por Lima (1975) encontró que aplicando auxinas sobre flores emasculadas de *Hosta coerulea*, se estimula la formación de embriones nucleares en ausencia de la polinización. Haccius (1963) citado por Lima (1975), observó que administrando una solución de ácido cítrico fosfatado (pH 3.5 a 4.5) en semillas de *Eranthis humalis* Salisb, se logra incrementar la proliferación de embriones múltiples a partir de embriones cigóticos. Y los tratamientos con diversas auxinas incluyendo 2,4-D, 2,4-5-T y ANA, propicia la aparición de plantas gemelas originadas del embrión cigótico.

2.7 Factores Genéticos

Sobre el sistema de control genético de la poliembriónia, las investigaciones no han sido muy concluyentes (Cameron y Soost, 1980; Maisuradze, 1976 y Parlevliet y Cameron, 1959).

En cítricos se ha propuesto que el control genético de la poliembriónia es gobernado por un sistema de herencia simple en el que intervienen no más de dos genes (Cameron y Soost, 1979, 1980; Parlevliet y Cameron,

1959 y Tisserat *et al.*, 1979) y que además la característica de embrión nuclear es heterocigótica y en las cruzas interespecíficas es dominante (Maisuradze, 1976).

Analizando las F1 de cruzas de dos variedades de lino, una de alto gemelismo con otra de bajo gemelismo (poliembrionía), se encontró que la presencia de semillas poliembriónicas es controlada por genes que poseen predominantemente efectos aditivos; y que esa característica responde a la selección y que aplicándola se pueden obtener líneas con altas frecuencias de poliembrionía (Green y Salisbury, 1983).

En el género *Agropyron*, se cree que la poliembrionía es controlada genéticamente y que el control está dado por acción génica múltiple con dominancia incompleta (Dewey, 1964).

En *Mangifera indica*, se supone que el control genético de la poliembrionía está dada por la acción de más de un gene, los cuales tienen carácter recesivo (Lerox, 1947; Sturrock, 1968) citados por Tisserat *et al.* (1979).

El polinizador tiene un gran efecto en el origen y número de embriones por semilla (Maisuradze, 1976), es conocido que el polen de ciertas especies de naranjas influyen la reducción o el incremento del número de plantas nucleares por semilla. El polen de especies silvestres es más activo y viable que el polen de variedades cultivadas de naranja. Cruzando variedades silvestres de naranja con limón, se incrementa la frecuencia de poliembrionía sin destrucción del genotipo ordinario de limón.

Cuando se poliniza limón con polen de *Citrus ichangensis*, decrece la frecuencia de poliembrionía, por el contrario cuando se poliniza el limón con polen de *Citrus wilsonii*, se incrementa la manifestación poliembriónica (Kolelishvili, 1976).

Las cruzas interhíbridos originan más a menudo descendencia con producción de semillas monoembriónicas sexuales. En cruzas remotas el número de plantas de origen sexual se incrementa pudiendo estar ausentes las plantas nucelares (Maisuradze, 1976 y Parlevliet y Cameron, 1959).

Entre más alto sea el número de embriones por semilla en el progenitor masculino, en la F1 de cruzas simples, la descendencia poliembriónica tiende a presentar mayor número de embriones por semilla (Maisuradze, 1976).

2.8 Poliembrionía "In Vitro"

La inducción de poliembrionía *in vitro* se ha realizado en varias especies de plantas.

Bitters *et al.* (1970), Button *et al.* (1974), citados por Litz y Co-nover (1981), informan que la poliembrionía ovular ocurre en cultivo de óvulos jóvenes de un buen número de plantas de diferentes especies.

Los casos de poliembrionía *in vitro*, son casos netos de embriogénesis *in vitro*, es decir producción de embriones asexuales por métodos artificiales.

Se define a la embriogénesis *in vitro*: Como los procesos de desarrollo productores de un embrión perfecto a partir de una célula, en donde de todas las células derivadas de ellas se vuelven partes de una estructura que alcanza bipolaridad en estados tempranos de su desarrollo, tal y como ocurre en la embriogénesis cogónica (Street y Withers, 1974) citados por Sharp *et al.* (1980).

La embriogénesis *in vitro* puede ser completa o incompleta. La embriogénesis incompleta implica una detención del desarrollo en estados tempranos, formando una estructura denominada PSEUDOBLIBIS.

En la embriogénesis completa, el desarrollo del embrión se logra de manera continua, y pasa por estados progresivos normales llamados globular, acorazonado y torpedo, durante su desarrollo, similar a como ocurre la embriogénesis *in vivo* (Sharp *et al.*, 1980).

La embriogénesis *in vitro* se clasifica dependiendo del tipo de células a partir de las cuales se originan los embriones:

Se le llama embriogénesis directa cuando los embriones se originan directamente de las células del inóculo sin formación de callos; por ejemplo, el cultivo de células nucleares de variedades poliembriónicas de los cítricos y también de algunas variedades monoembriónicas (Deida, 1973), células epidérmicas de hipocótilos de zanahoria silvestre, de algunas especies de los géneros *Ranunculus* y *Escleratum*.

La embriogénesis indirecta sucede cuando la formación de callos es

un prerequisite para el desarrollo del embrión (los embriones se forman a partir de las células del callo y no del inóculo como tal), como ejemplos se citan: polen de zanahoria doméstica, tejido de hipocótilo interno de zanahoria silvestre, tejido de explante de hoja de café, polen de arroz y de algunas otras gramíneas (Sharp *et al.*, 1980).

Existen varias teorías que intentan explicar el desarrollo embrionario *in vitro*. Sharp y colaboradores, en 1980, realizaron una extensa revisión bibliográfica titulada "The Physiology of *In Vitro* Asexual Embryo genesis". En un capítulo de ella, discuten el tema de las teorías del desarrollo embrionario, basados en estudios realizados *in vitro*. Presentan, además, fundamentos de una serie de teorías que a continuación se resumen:

Teoría de la predeterminación

Postula que el medio nutritivo y otras condiciones del cultivo *in vi*
tu, son las que primeramente inducen o reprimen la embriogénesis. Esta teoría fue propuesta por Tisserat y colaboradores en 1979; sostienen que las células que sufren iniciación embriogénica son embriogénicas por naturaleza y que al ponerlas en el medio de cultivo y bajo condiciones adecuadas, simplemente se les provee de medios para que sufran diferenciaa
ción embriogénica.

Teoría de la diferenciación

Esta teoría es defendida por Newman (1969) y Halperin (1970); proponen

que una célula para poder sufrir embriogénesis, debe sufrir primero un proceso de "desdiferenciación" o rediferenciación, y que este último proceso es un prerrequisito fundamental para alcanzar el estado embriogénico.

Sin embargo, existen evidencias en donde las células sufren embriogénesis directa sin sufrir ningún proceso de rediferenciación previo (Caldas, 1971). Por ejemplo, las células epidérmicas del tallo e hipocótilo (Kato y Takeuchi, 1961 y Konar y Nataraja, 1965a).

Teoría de las células aisladas

Son varios los puntos que soportan la idea de que la embriogénesis es el camino seguido por la diferenciación cuando todos los inductores y correpresores medioambientales están ausentes. Uno de ellos es la idea clásica de la célula preembriogénica, la cual se encuentra aislada y es por eso que puede continuar su desarrollo en un embrión. Esta teoría supone que las células vecinas reprimen la expresión de las células potencialmente embriogénicas. Los productos químicos del metabolismo de las células contiguas podrían influenciar a las células potencialmente embriogénicas hacia un tipo particular de diferenciación diferente al embriogénico. Entonces, la pérdida de comunicación entre estas células potencialmente embriogénicas y el resto del genoma, permite la diferenciación embriogénica.

Teoría de la fisiología del explante y el ambiente de cultivo

Esta teoría fue elaborada por Street en 1978, sostiene que la

inducción de la división celular dirigida hacia la embriogénesis, no es en sí manifestación de la totipotencialidad de las células, y que este cambio depende del estado fisiológico de las células en el explante y de las condiciones prevaletientes durante el inicio del cultivo.

La importancia del estado fisiológico de las células en el explante, es apoyada por las muchas instancias en que cultivos embriogénicos son más rápidamente obtenidos tomando el explante de partes específicas del vegetal (brotes florales, embriones inmaduros o embriones somáticos) o bien cuando se toma el explante en estado de plántula, resultando éstos superiores a aquéllos que se toman de la misma planta en estado adulto.

Los hechos que apoyan la importancia del ambiente de cultivo son, diferenciales que se tienen en diferentes medios con respecto a su efectividad; por ejemplo, muchos cultivos embriogénicos de zanahoria pueden ser mantenidos en un medio de cultivo que contenga auxinas sin que inicien su desarrollo, pero al transferirlos a un medio de cultivo libre de auxinas, la diferenciación embriogénica se inicia.

Teoría de las células preembriogénicas determinadas

Propone que las células embriogénicas pueden clasificarse en dos categorías:

Células preembriogénicas determinadas (PEDC) y células determinadas embriogénicas inducidas (IEDC).

Dentro de las células PEDC se contemplan las células madres embriogénicas o cigóticas, las cuales pueden sufrir embriogénesis directa, debido a que ellas fueron determinadas para sufrir embriogénesis durante un proceso mitótico previo.

Las células determinadas embriogénicas inducidas (IEDC), son células que para poder sufrir embriogénesis requieren de un proceso de "retroceso" al ciclo celular mitótico, en el cual son rediferenciadas o dediferenciadas para transformarse en células embriogénicas precursoras (células madres embriogénicas) y posteriormente poder sufrir embriogénesis.

Esta teoría supone que en el inóculo existen poblaciones celulares con diferente estado de desarrollo, es decir, poblaciones fenotípicas múltiples. Esta variedad fenotípica puede ser caracterizada por la morfología celular, las características bioquímicas, la duración y la velocidad del ciclo celular mitótico.

En este caso los reguladores del crecimiento, son considerados como el agente primario de determinación en las células IEDC, en tanto que en las células PEDC son considerados como activadores del desarrollo.

Dentro de las células preembriogénicas determinadas se pueden mencionar a las núcleas de los cítricos poliembriónicos, las células superficiales de explante de *Atropa belladonna* (Rashid y Stree, 1973); zanahoria (McWilliams *et al.*, 1974); *Datura innoxia* (Grier y Kohlembach, 1973); *Ranunculus escleratus* (Konar *et al.*, 1972) y *Brassica napus* (Thomas *et al.*, 1976).

A las células determinadas preembriogénicas inducidas se les ha reportado en varios taxones, como ejemplo: *Cucurbita pepo* (Jaloska, 1974), *Cichorium endivia* L. (Vasil y Hilderbrant, 1966), *Daucus carota* (Halperin, 1969; Kamada y Harada, 1979), *Atropa belladonna* (Konar y Street, 1972), *Vitis vinifera* L. (Kruš y Worley, 1977), *Apium graveolens* L. (Zee y Wu, 1979), *Theobroma cacao* L. (Pence y Janick, 1979), *Coffea arabica* (Sondhal y Sharp, 1979), todos los autores citados por Sharp *et al.* (1980). También se mencionan las nucelas de mango monoembriónico (Litz, 1984). Como ejemplo adicional de células PEDC.

Algunos reportes de investigación mencionan sucesos de incremento o desarrollo de poliembriónia *in vitro*.

En la variedad de mandarina "Clementine" se ha cultivado tejido nucelar obtenido de frutos inmaduros colectados después de la polinización y cultivados en medio sólido de Murashige y Skoog modificado, 4 semanas después de iniciado el cultivo los embriones adventicios se hicieron evidentes, y se concluyó que es posible obtener plantas nucleares cultivando tejido nucelar de variedades monoembriónicas de los cítricos (Deida, 1973).

Esan (1973) citado por Eicholtz *et al.* (1979), menciona que en varios tipos de cítricos los embriones nucleares pueden ser obtenidos *in vitro* a partir de tejido nucelar aislado de semillas de variedades poliembriónicas y monoembriónicas de los cítricos.

En toronja y limón se han obtenido embriones completos, pseudobuibils

y callos embriogénicos al cultivar óvulos inmaduros en medio sólido de Murashige y Skoog, y al cultivar esos embriones en medio fresco, se obtiene gran cantidad de plantas nucelares (Starrantino y Russo, 1980).

En cultivos de tejido nucelar obtenido de manzana de la variedad 'Golden Delicious', se producen embriones adventicios por embriogénesis directa y concluye el autor que el tejido nucelar de manzana puede producir embriones nucelares cultivándolos *in vitro* (Eicholtz *et al.*, 1979).

Cultivando óvulos de grosella roja obtenidos tres semanas después de la fecundación se obtienen embriones adventicios vía embriogénesis directa (Zatyko, 1980 y Zatyko, 1979).

Tres variedades de grosella negra, produjeron embriones adventicios de manera directa. Ellos fueron transferidos a un medio fresco adicional con ácido giberélico y posteriormente recultivado en el mismo medio libre de auxinas, de esa forma esos embriones desarrollaron en plantas completas, las cuales fueron trasladadas a campo, al evaluar sus características vegetativa, reproductivas y cromosómicas, resultaron idénticas a la planta madre (Zatyko *et al.*, 1981).

Los óvulos de papaya obtenidos de cruza artificial y cultivados en medio de White mejorado, producen embriones somáticos visibles a simple vista, en tanto que en otras muestras cultivadas bajo las mismas condiciones se requiere el uso de microscopio para distinguirlos (Litz y Conover, 1981).

2.9 Importancia Agronómica de la Poliembrionía

La poliembrionía es importante para la agricultura por diversas razones, en la literatura se encuentran varios trabajos experimentales y su gerencias al respecto; sobresale la importancia de la embrionía nucelar en cítricos.

Lima (1975) menciona que en los últimos años se ha incrementado el interés por la embrionía nucelar en los cítricos debido a que en el proceso de embrionía nucelar son eliminadas la mayoría del gran número de en fermedades virales que afectan a los cítricos, a la necesidad de rejuvenecimiento y revigorización de clones de muchos cítricos envejecidos; y a las peculiaridades de las plantas nucleares (su uniformidad genética, rápido crecimiento, etc.).

Las plantas nucleares se encuentran generalmente libres de virosis, puesto que la membrana de la nucela no deja filtrar los virus presentes en las plantas madres (Morin, 1980) y como la mayoría de las virosis son eliminadas en el proceso de embrionía nucelar, es posible producir patro nes a partir de semillas con la certeza que estos patrones no estarán in fectados de alguna virosis (Lima, 1975).

El rejuvenecimiento o incremento de vigor es otra cualidad de los cítricos de origen nucelar, ellos superan ampliamente al clon viejo que les dio origen (Morin, 1980). Los clones envejecen cuando presentan variabilidad extrema con respecto al original (desde el punto de vista agrícola). Tal variación es causada por la presencia de quimeras (variaciones

fenotípicas producto de mutaciones somáticas localizadas), variación epigenética (variaciones de la expresión fenotípica, que es perpetuada por clones, pero no implica cambios permanentes en el genotipo) y la variación con respecto al índice de contaminación viral (Kester, 1983).

Las plantas de origen nucelar conservan la identidad genética de la planta madre, por lo tanto las plantas nucleares presentan alta uniformidad, conservan las características deseables y no deseables de la variedad, presentan alta adaptabilidad ecológica a la zona donde crece la planta madre; todas estas características se conservan en las generaciones nucleares sucesivas, por ello es posible propagar patrones de pie franco sin ninguna alteración de la calidad de la planta madre elegida, utilizando los métodos convencionales de propagación por semilla. Después de la germinación y antes que las plántulas llenen los requisitos para ser injertadas, se eliminan las plantas de origen cigótico, éstas son aquellas que presentan variabilidad extrema con respecto a las demás (las de muy poco desarrollo), se eligen aquellas que presentan desarrollo medio (Morin, 1980 y Graviña, 1982).

En la India se probaron 70 patrones, de todos ellos *Citrus limon*, *Citrus micropila* y *Citrus jambari*, resultaron ser los más poliembriónicos, al mismo tiempo los tres se encuentran dentro del grupo de máxima germinación, el grupo de mayor diámetro de tallo, volumen y desarrollo de plántulas, y además fueron el grupo que presentó mayor desarrollo radical (Mandge et al., 1981).

Las plantas de origen nucelar se pueden utilizar como fuente de material para injertos, al respecto se ha reportado lo siguiente:

Rouse y Maxwell (1979) y Wutscher y Shull (1972) citados por Rouse y Wutscher (1985), reportan que clones nucelares libres de virosis, de toronja y tangelos, injertados sobre patrón Swingle y otros varios, producen más fruta que aquellas líneas viejas injertadas sobre los mismos patrones.

En pruebas de líneas nucelares contra líneas viejas injertadas sobre los mismos patrones (lima Rangpur, Sohmondong y Jamberre), se encontró que las líneas nucelares fueron superiores en el crecimiento, vigor, producción y menor ocurrencia de enfermedades virosas, además se cree que las líneas nucelares presentan un gran potencial para una larga vida productiva de los huertos (Choudari *et al.*, 1976).

Otras consideraciones de la embrionía nucelar en cítricos con respecto a su importancia agrícola:

El citrumelo Swingle, un híbrido tolerante el virus de la tristeza, a *Phytophthora parasitica* (pudrición de raíces) y moderadamente tolerante a sales. Es reconocido por ser un excelente patrón para naranjo y toronja, las plantas obtenidas por semillas son altamente uniformes, vigorosas y con extenso sistema radical, estas características se conservan de generación en generación invariablemente porque ella es una planta fuertemente poliembriónica, produce embriones nucelares en el 85 a 95% de sus semillas (Hutchinson, 1974).

Shinde *et al.* (1976) encontraron que la línea nucelar de naranja 'Mosambi', presenta buen amarre de frutos (91.12%), argumentando que la

Rouse y Maxwell (1979) y Wutscher y Shull (1972) citados por Rouse y Wutscher (1985), reportan que clones nucelares libres de virosis, de toronja y tangelos, injertados sobre patrón Swingle y otros varios, producen más fruta que aquellas líneas viejas injertadas sobre los mismos patrones.

En pruebas de líneas nucelares contra líneas viejas injertadas sobre los mismos patrones (lima Rangpur, Sohmondong y Jamberre), se encontró que las líneas nucelares fueron superiores en el crecimiento, vigor, producción y menor ocurrencia de enfermedades virósicas, además se cree que las líneas nucelares presentan un gran potencial para una larga vida productiva de los huertos (Choudari *et al.*, 1976).

Otras consideraciones de la embrionía nucelar en cítricos con respecto a su importancia agrícola:

El citrumelo Swingle, un híbrido tolerante el virus de la tristeza, a *Phytophthora parasitica* (pudrición de raíces) y moderadamente tolerante a sales. Es reconocido por ser un excelente patrón para naranjo y toronja, las plantas obtenidas por semillas son altamente uniformes, vigorosas y con extenso sistema radical, estas características se conservan de generación en generación invariablemente porque ella es una planta fuertemente poliembriónica, produce embriones nucelares en el 85 a 95% de sus semillas (Hutchinson, 1974).

Shinde *et al.* (1976) encontraron que la línea nucelar de naranja 'Mosambi', presenta buen amarre de frutos (91.12%), argumentando que la

caída de frutos en el período de estudios se debió a causas fisiológicas de los árboles más que a factores ambientales.

La línea nucelar de toronja CES # 3, injertada sobre 20 patrones, en general resultó satisfactoria para todos los patrones, presentando buena producción por árbol (Wutscher y Dube, 1977).

La lima Tahití (*Citrus latifoliata* Tan.) es una variedad muy apreciada, produce frutos casi sin semilla. Bajo condiciones controladas se logró la producción de 700 semillas, de las cuales se obtuvo cierta cantidad de plantas con características variables, muchas de ellas mueren temprano, 114 plantas que sobrevivieron presentan las características de la lima Tahití, y se cree que ellas son de origen nucelar (Canbele, 1975).

Becerra (1984) menciona que en México no existe ningún cultivo o clon seleccionado de limón, la producción de plántulas se hace utilizando cualquier árbol como planta madre, aunque el alto grado de poliembrión del limonero confiere alta uniformidad a las poblaciones.

En el proyecto de mejoramiento genético del limón Mexicano en el CAE 'Tecomán', se contempla como uno de los objetivos aplicar la selección clonal para rescatar materiales con características sobresalientes (Robles, 1984). Considero que con un correcto manejo de la embriónía nucelar del limonero, pueden propagarse los materiales seleccionados eliminando el riesgo de variación genética utilizando un método de propagación sencillo y barato.

En el cultivo del mango el patrón tiene profundos efectos en el vigor, precocidad, productividad y longevidad de las plantas. Este fruto es comúnmente propagado sobre patrones de linaje desconocido y escasamente sobre patrones clasificados, comúnmente las semillas son colectadas de un solo árbol y la descendencia resulta con alto índice de variabilidad en su funcionamiento, debido a que el mango es una planta halógama y altamente heterocigótica, resultando características deseables e indeseables en la descendencia. Los patrones poliembriónicos son reconocidos por impartir uniformidad en el crecimiento, producción y calidad de la fruta (Oppenheimer, 1960 y Rangachariu, 1955) citados por Singh *et al.* (1983). Las plantas poliembriónicas del mango producen más de una planta por semilla, en algunas variedades persiste el embrión cigótico, en otras parece (Singh *et al.*, 1983; Bettai *et al.*, 1973 y Scorza, 1976).

Bettai *et al.* (1973) probaron dos patrones poliembriónicos de mango, comparándolos con un patrón estrictamente monoembriónico, encontraron que los árboles sobre patrones poliembriónicos registraron incrementos en el peso de la fruta de 25%, y 26% en el número de ellas, estos árboles presentaron mayor vigor. Los resultados en cuanto a la calidad de la fruta no varían.

En Israel se han seleccionado patrones poliembriónicos de mango destinados a crecer en suelos calcáreos y/o bajo condiciones de riego con aguas salinas, la selección se realizó de acuerdo a la resistencia de estas plantas nucleares a las condiciones mencionadas y por otras características agronómicas importantes (Gazit y Kadman, 1980).

En la región de Actopan, Ver. se localizan árboles de mango conocidos como "sin semilla" con una edad de 200 años aproximadamente, ellos tienen igual fenotipo que los árboles de edad joven. El nombre de "sin semilla" se deriva del hecho de que los árboles producen numerosos frutos estériles, cuyo endocarpio se reduce a dos capas de integumentos, es los frutos constituyen el 82% del total de los frutos del árbol, en peso representan el doble del peso de los frutos normales. Las características de la fruta son en general buenas para el mercado, la producción de los árboles es buena todos los años. Esta variedad ha permanecido invariable debido a que las semillas de los frutos normales son poliembriónicas, y a que los productores seleccionan las plantas nucelares al propagarlo, por lo tanto se puede concluir que todos los árboles de la variedad "sin semilla" en la región de Actopan, Ver. son una variedad clonal (Ponce, 1977).

En el pasto azul de Kentocky (*Poa pratensis*), buscando variación en cuanto a resistencia a las enfermedades *Derechslera triseptata* y *Erysipe graminis*, se encontró variación con respecto a la resistencia del progenitor en la descendencia formada por gemelos y trillizos de una misma semilla. Por ejemplo, la variedad 'Belfurt' susceptible a *Derechslera tri*septata, produce en la descendencia un gemelo moderadamente susceptible y otro resistente. La variedad 'Fylking' clasificada como moderadamente resistente, produce trillizos en los que uno es moderadamente susceptible, el otro muy resistente y el otro moderadamente resistente. La misma situación se encuentra en las mismas variedades para la resistencia a *Erysipe graminis*. Concluye el autor que la poliembrionia puede ser una excelente fuente de plantas resistentes a enfermedades específicas (Osta zski *et al.*, 1975).

Las plantas gemelas y trillizas son muy conocidas como fuente de plantas haploides y triploides, las cuales son utilizadas en una amplia variedad de investigaciones citogenéticas. Los reproductores de plantas han mostrado mucho interés en las plantas haploides, a las cuales se les puede duplicar el número cromosómico para que se transformen en homocigóticas diploides, con ello se elimina la necesidad de muchas generaciones de endogamia para obtener el mismo resultado (Dewey, 1964).

En lino, donde la poliembrionía se manifiesta por la presencia de plantas gemelas una haploide y otra diploide, las haploides tienen mucha utilidad en la producción de líneas llamadas "dobles haploides"; éstas son plantas que originalmente fueron haploides a las cuales se les restableció el número cromosómico diploide mediante el tratamiento con colchicina, resultando diploides homocigóticos. La producción de líneas dobles haploides toma menos tiempo que la producción convencional de líneas endogámicas por autopolinización continua. El inconveniente en lino es la baja frecuencia de poliembrionía que presenta esa planta (Green y Salisbury, 1983).

Las líneas dobles haploides son potencialmente útiles en los programas de reproducción en lino. Thompson (1977) citado por Green y Salisbury (1983) señala que la selección puede llevarse a cabo en el nivel haploide, donde la segregación genética es poco compleja y la población requerida para aislar cierta combinación de genes es pequeña.

IV. DISCUSION

En la información recopilada no se encontraron puntos de vista dramáticamente opuestos, aunque existen algunas diferencias en los resultados o sugerencias de algunos autores, éstas no impiden desarrollar los objetivos planteados y con ello describir el fenómeno de la poliembriónia en las angiospermas.

En apomixis algunos autores (Hovanitz, 1975 y Solnsteva, 1976) reconocen la existencia de una terminología confusa y conflictiva, que incluso dificulta la comunicación entre los especialistas.

En general, los términos sobre apomixis relacionados con los procesos de formación del saco embrionario y la forma de desarrollo del embrión pueden agruparse de la siguiente forma:

1. El saco embrionario apomictico se forma por las siguientes vías:

A partir de una célula somática por divisiones mitóticas eliminando la formación de esporas, se le denomina de diferentes maneras: Apospó-ria (Moore, 1979), apospória somática (Solnsteva, 1976; Hovanitz y Swanson, 1980) y apoarquespória (Khokhlov, 1976).

A partir de células arqueporiales, o de células derivadas de ellas, se conserva la formación de espóra. Cuando sólomente se dan alteraciones

en el proceso meiótico se le denomina Diplosporia (Hovanitz, 1975 y Swanson, 1980), Aneusporia (Moore, 1979 y Khokhlov, 1976), y cuando el proceso meiótico es totalmente reemplazado por mitosis, se le denomina Aposporia Generativa (Hovanitz, 1975 y Solnsteva, 1976) y Diplosporia (Moore, 1979).

2. El proceso de formación del embrión apomifctico se da en las siguientes formas:

El embrión desarrolla a partir de una ovocélula no fecundada, pero se requiere la polinización y la fusión de un núcleo polínico con un núcleo polar del saco embrionario para formar el endospermo como requisito para que el embrión complete su desarrollo. Se le denomina Pseudogamia (Moore, 1979; Solnsteva, 1976 y Hovanitz, 1975), también se le llama partenogénesis inducida cuando sólo se requiere el estímulo de la polinización para iniciar el desarrollo del embrión (Solnsteva, 1976).

El embrión se desarrolla a partir de las sinérgidas o de las antípodas, se le denomina Apogamia (Solnsteva, 1976; Khokhlov y Malysheva, 1976) y Apogametia (Hovanitz, 1975 y Swanson, 1980)..

El embrión se desarrolla sin fecundación y sin estímulo de la polinización a partir de una ovocélula, se le llama Partenogénesis (Hovanitz, 1975 y Swanson, 1980), Partenogénesis Autónoma (Solnsteva, 1976) y Apociotia (Khokhlov, 1976).

El embrión puede desarrollar a partir de un gameto masculino depositado dentro de la ovocélula femenina sin que suceda la fusión de núcleos,

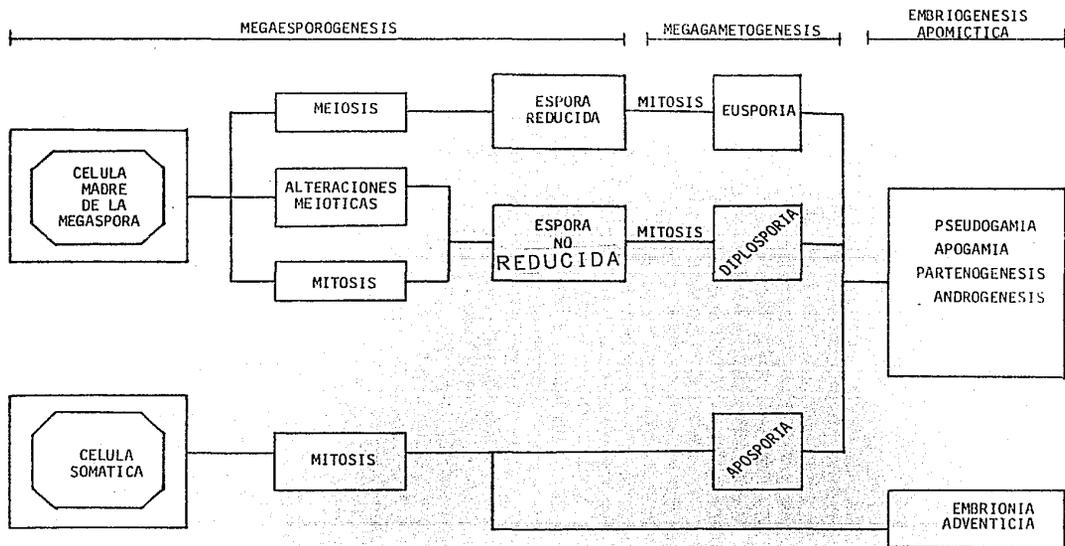


FIGURA V. Esquema del proceso apomictico en angiospermas.

se le denomina Androgénesis (Solnsteva, 1976).

En el caso en que los embriones desarrollan directamente de las células somáticas del óvulo sin formación de espólonos y sin formación de saco embrionario, se le denomina Embrionía Adventicia (Solnsteva, 1976; Hovanitz, 1975 y Swanson, 1980).

Por lo tanto, la apomixis es de doble naturaleza y es producto de las alteraciones del desarrollo del saco embrionario y de las alteraciones en la etapa inicial del desarrollo del embrión.

La Figura V muestra gráficamente la reagrupación de términos y considerando en ella la doble naturaleza de la apomixis propuesta, aunque no directamente por Solnsteva (1976); Moore (1979); Hovanitz (1975), Swanson (1980) y Khokhlov (1976).

En la generalidad de la literatura sobre el tema de poliembrionía se encontró que no existen afirmaciones definitivas y generalizadas, predominan las particularidades. Auxiliado con ellas se trató de describir el fenómeno.

Los tipos de poliembrionía propuestos son los siguientes:

1. Embrionía adventicia o nucelar
2. Poliembrionía apospórica - diplospórica
3. Poliembrionía apogámica
4. Poliembrionía por división embrionaria

Para visualizar la validez de esta clasificación es pertinente relacionar los conceptos sobre apomixis vertidos por Moore (1979); Hovanitz (1975); Swanson (1980); Khokhlov y Malisheva (1976), Solnsteva (1976) y Khokhlov (1976), con los informes sobre poliembriónia de Esen y Soost (1977); Maisuradze (1976); Cameron y Soost (1979); Narmatha y Laksmanan (1982); Bettai *et al.* (1973); Bayygina y Freibert (1979); Singh *et al.* (1983); Paerlevliet y Cameron (1959); Naumova y Villeseme (1983); Naumova (1978) entre otros. En esta relación se encuentran similitudes entre los procesos apomicticos y poliembriónicos sobre la forma y los tejidos o células a partir de los cuales se desarrollan embriones asexuales, ello también demuestra la estrecha relación que existe entre poliembriónia y apomixis; es válido afirmar que la poliembriónia es la manifestación más visible de la apomixis y que los casos de poliembriónia son casos típicos de apomixis, excepto la poliembriónia por fisión embrionaria, puesto que en este caso los embriones desarrollan después del proceso de fecundación.

La diferenciación directa de células del tejido nucelar y del tejido de los integumentos en embriones se puede relacionar para explicar el por qué de ese fenómeno, con las teorías del desarrollo embrionario especialmente con la teoría de las Células Preembriogénicas Determinadas, propuesta por Sharp *et al.* (1980), quienes proponen que en el tejido de las nucelas y del integumento interno de los óvulos de las especies que presentan poliembriónia se encuentran células determinadas para sufrir procesos embriogénicos directos, denominadas células preembriogénicas determinadas, y las células que no tienen capacidad de diferenciación embrionaria, pero que en cultivos *in vitro* sufren embriogénesis directa (nucelas

de mango monoembriónico (Litz, 1984), manzana (Eicholtz, 1970), cítricos monoembriónicos (Deida, 1973) son células del tipo IEDC (células embriogénicas inducidas determinadas), es decir que se les induce a determinarse como células embriogénicas en el próximo ciclo celular mitótico.

Las células embriogénicas del tipo de poliembriónia Apospórica-Diplospórica (la ovocélula) son células especializadas para sufrir embriogénesis (del tipo PEDC) y sólo siguen su curso normal de desarrollo. Las células somáticas especializadas del saco embrionario (sinérgidas y antípodas), es posible que por efecto de algún estímulo sufran un proceso de rediferenciación previo y posteriormente desarrollan en un embrión, resultando así el tipo de poliembriónia apogámica. Y las divisiones anormales del cigoto y el proembrión generan células embriogénicas las cuales se diferencian como tal en el transcurso de las primeras divisiones anormales, posiblemente. Los procesos anteriores como todo fenómeno fisiológico de los seres vivos son afectados por las condiciones del medio que los rodea.

Los aspectos que hacen resaltar la importancia agronómica de la poliembriónia, aunque pocos, están perfectamente claros en el capítulo correspondiente de la revisión. Resalta la importancia agrícola de la embriónia nucelar en cítricos y mango.

En el tipo de poliembriónia apospórica-diplospórica no hay señalamientos relevantes sobre su utilidad o indeasibilidad en la producción agrícola, la conservación de la identidad genética puede tomarse en cuenta, o bien la generación de poliploides, a los cuales se les reconocen

bondades en la productividad.

Para los trabajos de investigación y mejoramiento genético son importantes las plantas gemelas o trillizas, es especial el miembro haploide de ellas con el cual se pueden generar líneas dobles haploides (homocigóticas por vía rápida).

El total de la información recopilada no permite realizar generalizaciones concluyentes respecto al tema, pero sí nos indican que la poliembrionía debe tomarse en consideración dentro del conocimiento agrícola, y que es necesario realizar más investigación, especialmente en las variedades de plantas que se tienen bajo cultivo, particularmente en cítricos y mango, especies fuertemente poliembriónicas e importantes en la fruticultura mexicana. El objetivo de esa investigación propuesta debe enfocarse a la localización de utilidades prácticas de la poliembrionía.

V. CONCLUSIONES

Las conclusiones a las que se llegó en esta revisión son las siguientes:

1. Son 4 los tipos de poliembrionía que se detectan:
 - Embrionía nuclear o embrionía adventicia
 - Poliembrionía apospórica - diplospórica
 - Poliembrionía apogámica
 - Poliembrionía por fisión embrionaria
2. Los casos de poliembrionía, son casos típicos de apomixis, excepto la poliembrionía por fisión embrionaria.
3. Las células precursoras de embriones múltiples son las siguientes:
 - Células del tejido nuclear
 - Células del tejido del integumento interno
 - Células del saco embrionario: sinérgidas, antípodas, cigoto y proembrión
 - Embrión
4. Estas células precursoras de embriones múltiples presentan características ultraestructurales y fisiológicas particulares, las cuales las diferencian de otras células.

5. Los factores ambientales influyen la manifestación poliembrioní
ca.
6. La poliembrionía es una característica controlada genéticamente, pe
ro se desconoce cuál es el mecanismo genético exacto que actúa.
7. La poliembrionía es un fenómeno natural importante para la agricul-
tura, por las características agronómicas y genéticas que presentan
las plantas obtenidas de semillas poliembrionías.
8. El conocimiento actual de la poliembrionía no es completo, se re-
quiere realizar más investigación para entender mejor sus aspectos
fisiológicos y su utilidad agronómica.

VI. BIBLIOGRAFIA

- Anseri, R. 1977. Observations on the occurrence of polyembryony in two species of orchids. *Current Science* 46(17): 607.
- Batygina, T., and T. Frieberg. 1979. Polyembryony in *Poa pratensis*. Poaceae. *Botanika Zhurnal (Leningrad)* 64(6): 793-804.
- Bettai, G. R., I. Irulappan, V. Madhava y P. Rajappan. 1973. Performance of mango (*Mangifera indica* L.) on polyembryonic and monoembryonic rootstocks. *Indian J. Agric. Sci.* 43(10): 909-910.
- Bouquet, A. 1980. Effects of some genetics and environmental factors on spontaneous polyembryony in grape (*Vitis vinifera* L.) *Vitis* 19(2): 134-150.
- Cambels, C. 1975. Ten new 'Tahiti' lime selections. *Proc. Fla. State Hortic. Soc.* 88: 455-458.
- Cameron, W. y K. Soost. 1980. Sexual and nucellar embryony among tetraploid citrus hybrids. *HortScience* 15(3): 417-418.
- Cameron, J. y K. Soost. 1979. Sexual and nucellar embryony in F₁ hybrids and advanced crosses of *Citrus* with *Poncirus*. *J. Amer. Soc. HortScience* 104(3): 408-410.
- Cameron, J. y W. Soost. 1980. Mono and polyembryony among tetraploid *Citrus* hybrids. *HortScience* 15(6): 730-731.
- Chua, L. y A. Rao. 1978. Polyembryony and suspensor characteristics in a *Spathoglottis*. *Flora (Jena)* 167(5): 399-402.
- Chakraborty, A. 1975. Effects of X rads on mature dissected embryos of rice. *Geobios (Jodhpur)* 2(4): 124-125.
- Choudhari, K., A. Patil, and V. Mali. 1976. Nucellar embryony a promise for successful citrus orchard. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 1 (2-6): 82-85.
- Cronquist, A. 1971. *Introducción a la botánica*. Ed. CECSA. Sexta reimpresión. México. 1984. pp. 600-603.
- Curtis Patiño, J. 1982. *Citología vegetal. Un curso breve*. Ed. UACH. Chapingo, México. pp. 90-101.
- Czapik, R. 1981. Elementary apomictic processes in *Rubus* L. *Act. Soc. Bot. Pol.* 50(1-2): 201-204.

- Deida, P. 1973. *In vitro* nucellar embryogenesis in monoembryonic clementine seeds. En: I Congreso Mundial de Citricultura. Volumen II, pp 33-35. International Society of Citricultura. Murcia, España.
- Dewey, R. 1964. Polyembryony in *Agropyron*. Crop. Science 4(3): 313-317.
- Dujardin, M. y Hanna, W. 1983. Mitotic and reproductive behavior of facultative apomictic BCi off spring derived from *Pennisetum americanum* x *P. orientale* interspecific hybrids. Crop. Science 23 (1): 156-160.
- Eicholtz, A., A. Robitaille y S. Hasegawa. 1979. Adventive embryony in apple. HortScience 14(6): 699-700.
- Esen, A. y K. Soost. 1977. Adventive embryogenesis in citrus and its relation to pollination and fertilization. Amer. J. Bot. 64(6): 607-614.
- Faroqui, S., A. Sheila y S. Haroon. 1975. Apomixis and polyembryony in some andropogonaceae from Pakistan. Pak. J. Rpt. 7(2): 135-138.
- Foster, S. y Gidfford, M. 1974. Comparative morfology of vascular plants. Ed. W. H. Freeman. Sn. Francisco. pp. 93-102.
- Graviña, T. 1982. Curso de citricultura. Ed. UACH. Depto. Fitotecnia. Cyapingo, México. pp. 69-70.
- Gazit, S. y A. Kadman. 1980. Mango rootstock selection. HortScience 15(5): 669.
- Green, A. y F. Salisbury. 1983. Inheritance of polyembryony in flax (*Linum usitatissimum*). Can. J. Genet. Cytol. 25(2): 117-121.
- Hartmann, T. y D. Kester. 1975. Propagación de plantas: Principios y prácticas. 3 ed. CECOSA. México. pp. 86.
- Herbert, J. 1948. The citrus industry. Ed. Webber. Univ. California Press. U. S. A. p. 792.
- Hovanitz, W. 1975. Textbook of cytogenetics. Elsevier Press, Inc. Houston. pp. 119-125.
- Hovin, A., C. Berg, E. Sashaw, R. Buckner, D. Dewey, G. Dum, C. Hoveland y G. Wood. 1976. Effects of geographic origen and seed production environments on apomixis in kentucky blue grass. Crop. Science 16(5): 635-638.
- Hutchinson, D. 1974. Swingle citrumelo: A promise rootstocks hybrid. Proc. Fla. Hortic. Soc. 87: 89-91.
- Johansen, A. D. 1950. Plant Physiology. Embryogeny of the spermathophyta. Ed. Waltman, Mass. U. S. A. pp. 68-117.

- Kester, E. D. 1983. The clone in horticulture. HortScience 18(6): 831-837.
- Khokhlov, S. y N. Malysheva. 1976. Distribution and forms of apomixis in gramineae. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing, Co. pp. 43-51.
- Khokhlov, S. 1976. Evolutionary genetics problems of apomixis in angiosperms. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing, Co. pp. 3-17.
- Kobayashi, S., I. Ikeda y M. Nakatani. 1978. Studies on the nucellar embryogenesis in citrus. 1. Formation of nucellar embryo and development of ovule. Bull. Fruit Tree Res. STN. (Minis. Agric. For.) Ser. E. (Akitsu) 2: 9-24.
- Koleleshvili, M. 1976. Use of polyembryony in the breeding of lemon crop. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. American Publishing, Co. pp. 71-73.
- Krylova, V. 1976. Apospory and polyembryony in apple. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing, Co. p. 128.
- Kostrikova, L. 1980. Polyembryony in *Shophora flavensis* Palionaceae. Vest. Mosk. Univ. Ser. XVI Biol. 9(1): 37-59.
- Kostrikova, L. 1973. Polyembryony in the pea family. Biol. Nauko 16 (12): 57-60.
- Lima, G. H. 1975. Embriogénesis cigótica y nucelar en *Citrus*. Estudios *in vitro*. Ciencias Serie 4, Ciencias Biológicas. 52: 1-19.
- Litz, E. 1984. *In vitro* somatic embryogenesis from nucellar callus of monoembryonic mango. HortScience 19(5): 715-717.
- Litz, E. y A. Conover. 1981. *In vitro* polyembryony in *Carica papaya*. L. ovules. Z. Pflanzenphysiol. 104(3): 285-288.
- Longly, B. y B. Louvant. 1981. Micro and megagametogenesis in *Chichorium intybus* L. successive stages and some symptoms of apospory. Act. Soc. Bot. Pol. 50(1-2): 205-212.
- Maheshwari, P. 1955. Embryogeny in plants. Ed. McGraw-Hill New York. pp. 222-251.
- Mandge, A., V. Chakrawar y D. Warre. 1981. Some citrus rootstocks at nursery stage. J. Maharashtra Agric. Univ. 6(1): 33-36.
- Matthew, Ch. y M. Chapekar. 1977. Development of female gametophyte an embryogeny in *Satathyorus sinensis*. Phytomorphology 27(1): 68-79.

- Maysuradze, N. 1976. On the inheritance of nucellar embryo in *Citrus*. *Genetika*. 12(3): 15-21.
- Moore, D. 1979. Cytogenética vegetal. Serie Cuadernos Biológicos. Ed. Omega. Barcelona. pp. 68-70.
- Morin, Ch. 1980. Cultivo de los cítricos. 2a. edición. Ed. IICA. pp. 82-90.
- Moskova, R. y M. Wutscher. 1985. Heavy soil and union crease with some grapefruit clones limited use of swingle citrumelo rootstock. *HortScience* 20(2): 259-261.
- Nakatani, M., I. Ikeda y Kobayashi. 1978. Studies on an effective method for getting hybrid seedlings in polyembryonic citrus. 1. Influence of high temperature conditions on the numbers of embryo per seed in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu*). *Bull. Fruit Tree Res. STN (Minist. Agric. for) Ser. E. (Akitsu)* 2: 25-38.
- Narmatha, B. y K. Lakchmanan. 1982. Occurrence of nucellar polyembryony in *Toddalia asiatica* Lamk. *Current Science* 48(10): 456-457.
- Naumova, T. 1981. Nucellar and integumentary embryony in angiosperms. *Act. Soc. Bot. Pol.* 50(1-2): 213-216.
- Naumova, T. y M. Villeseme. 1983. Ultrastructural aspects of nucellar polyembryony in *Sarcococca humilis* Buxaceae, division of the initial cell and nucellar proembryos. *Botanika Zhurnal (Leningrad)*. 68(9): 1184-1196.
- Naumova, T. 1978. Developmental characteristics of nucellar tissue and nucellar polyembryony in *Opuntia alata*. *Cacaceae*. *Botanika Zhurnal (Leningrad)* 63(3): 344-355.
- Norstog, K. 1963. Apomixis and polyembryony in *Hierochloe odorata*. *Amer. Jour. Bot.* 50(8): 815-821.
- Ostazeski, S., T. Poole, A. Wilton y J. Murray. 1975. Polyembryony in Kentucky blue grass as a source of variation in disease reaction. *Crop. Science* 15(6): 820-821.
- Parlevliet, J. y J. Cameron. 1959. Evidence on the inheritance of nucellar embryony in *Citrus*. *Proc. Amer. Soc. HortScience* 74: 252-260.
- Ponce, H. 1977. Nota informativa sobre algunas características del mango "sin semilla" (*Mangifera indica* L.). En: *Memorias del Segundo Congreso Nacional de Fruticultura*. Morelia, Mich. SARH-CO-NAFRUT. pp. 166-168.
- Poole, P., D. Morgan y R. Rappleye. 1978. Embryological and floral effects attributable to deficiencies following crosses with X rayed pollen of *Lilium regale*. *Cytologia* 43: 689-694.

- Quintela, R. 1978. Application of X rad to seed of oranges (*Citrus si-nensis* L. Osbeck) and of shaddock (*Citrus paradisi* Macf). Univ. Repub. Fac. Agron. Biol. (Uruguay) No. 129 pp. 1-20.
- Robles, G. M. 1984. Perspectivas del mejoramiento genético en limón Me-xicano. Memorias II Simposium sobre la Agroindustria del Limón Mexicano. SARH-INIA. Mayo, 1984. pp. 34.
- Rouse, R. y H. Wutscher. 1985. Heavy soil and bud union crease with gra-pefruit clones limited use of Swingle citrumelo rootstock. Hort Science 20(2): 259-261 .
- Savidan, Y. H. 1982. Embryological analysis of facultative apomixis in *Panicum maximum*. Crop. Science 23(3): 467-469.
- Scorza, R. 1976. Le challenge of mango breeding. Fruit. Var. J. 30 (4): 116-118.
- Schertz, K. y E. Bashaw. 1970. Apospory in *Sorghum bicolor* L. Moench. Science 170: 338-339.
- Shanthamma, C. y G. Hausner. 1977. Formation of nucellar embryos with total absence of embryo sac in two species of gramineae. Ann. Bot. (London) 41(172): 469-470.
- Sharp, W., M. Sondhal, L. Caldas y S. Maraffa. 1980. The physiology of of *in vitro* asexual embryogeny. En: J. Janick (ed.). Horti-cultural Reviews Vol. 2: 268-310. AVI Publishing, Co.
- Sherman, W., R. Knight y P. Lirene. 1978. Probable apomixis in 'Anna', a diploid apple cultivar. HortScience 13(2): 162.
- Shinde, G., A. Ballal y N. Shinde. 1976. Studies on nature, extend and causes of flower and fruit drop in nucellar mosambi (*Citrus si-nensis* Osbeck). J. Maharashtra Agric. Univ. 1(1): 28-31.
- Singh, F. y M. Thimmappaiah. 1982. Polyembryony in orchid seeds. Seed Sci. and Technol. 10(1): 29-34.
- Singh, N., K. Chadha y R. Shirivastava. 1983. Nucellar seedlings from polyembryonic mango stones. Current Science 52(16): 782-784.
- Sukhareva, N. B. 1979. Elements of apomixis in strawberry. En: Khokh-lov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing Co. pp. 52-54.
- Solnsteva, M. 1976. Basis of embryological classification of apomixis in angiosperms. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing, Co. pp. 89-101.
- Starrantino, L. y F. Russo. 1980. Seedlings from undeveloped ovules of ripe fruits of polyembryonic citrus cultivars. HortScience 15 (3): 296-297.

- Sulkinoja, M. y T. Valande. 1981. Polyembryony and abnormal germination in *Betula pubensis* sp. tortuosa. Ann. Univ. Turk. Ser. A 0(63): 31-37.
- Sven, A. 1981. Viewpoints on apomictic and sexual reproduction in angiosperms. Acta Soc. Bot. Pol. 50(1-2): 195-200.
- Swanson, Mertz y Young. 1980. Citogenetic. 3 edición. Prints Hall Co. USA. pp. 448-451.
- Tisserat, B., E. Esan y T. Murashige. 1979. Somatic embryogenesis in angiosperms. En: Janick, J. (ed.). Horticultural Reviews Vol. 1: 1-78. AVI Publishing, Co.
- Ustinova, E. 1976. Apomixis in sunflower. En: Khokhlov, S. (ed.). Apomixis and Breeding. Ed. American Publishing, Co. pp. 113-119.
- Valda, J. 1979. Botánica. Morfología de las plantas superiores. Ed. Hemisferio Sur. Argentina. pp. 267-273.
- Wilms, H., J. Vanwent, M. Cresti y F. Ciampolini. 1983. Adventive embryogeny in *Citrus*. Caryologia 36(1): 65-68.
- Willeseme, M. y M. de Boer. 1981. Megasporeogenesis and early megagametogenesis. Acta Soc. Bot. Pol. 50(1-2): 205-212.
- Wutscher, H. y D. Dube. 1977. Performance of young nucellar grapefruit on 20 rootstocks. J. Amer. Soc. HortScience 102(3): 267-270.
- Zatyko, J., I. Simon y C. Szabo. 1975. Induction of polyembryony in cultured ovules of red current. Plant Sci. Lett. 4(5): 281-284.
- Zatyko, J. 1980. Polyembryony induced *in vitro* in fertilized ovules of red current cultivars. Fruit Science Reports 7(1): 5-8.
- Zatyko, J., F. Kiss y F. Szally. 1981. Induction of adventive embryony in cultured ovules of black current (*Ribes nigrum* L.). Hort. Res. 21(1): 99-102.
- Zatyko, J. 1979. Complete red current (*Ribes nigrum* L.) plants from adventive embryos induced *in vitro*. Current Science 48(10): 456-457.