

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO CITOGENETICO DE Echeandia leptophylla BENTHAM.

TESIS

PARA OBTENER EL TITULO DE

BIOLOGO

PRESENTA

JAVIER ROMERO ARGUELLO

MEXICO D.F.

1988.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

	PAGINA
RESUMEN.....	I
INTRODUCCION.....	1
OBJETIVOS.....	22
TAXONOMIA.....	23
MATERIAL Y METODOS.....	26
RESULTADOS.....	27
DISCUSION.....	29
CONCLUSIONES.....	34
BIBLIOGRAFIA.....	35

I

RESUMEN

Se presenta el estudio Citogenético realizado en 5 poblaciones de la especie Echeandia leptophylla de la familia de las Liliaceae. Se encontró que el número básico para Echeandia leptophylla fue $X=8$ y un número diploide $2n=16$; con un cariotipo de $3m+5sm$.

En una población de el Estado de Hidalgo, se encontró una serie poliploide, en el que se observaron plantas diploides ($2n=16$), tetraploides ($2n=32$) y hexaploides ($2n=48$), notándose una baja proporción de plantas diploides y tetraploides con 5.5 y 27.7 % respectivamente. En las cuatro poblaciones restantes se encontró que el nivel hexaploide era el único presente.

Todas las plantas tetraploides y hexaploides presentaron rearrreglos cromosómicos estructurales en mitosis tales como: inversiones pericéntricas, y en meiosis inversiones paracéntricas deleciones y translocaciones desiguales. En E. leptophylla se encontró un comportamiento de alopoliploide o diploide en meiosis en Metafase I.

En E. leptophylla, se detectó la presencia de reproducción asexual lo que probablemente ha favorecido la colonización de la especie en nuevos hábitats ya que ésta planta se ha desarrollado en zonas de pastoreo, zonas de cultivo, y zonas perturbadas por el hombre. Por último en éste estudio se detectó también una planta aneuploide.

Como E. leptophylla crece en zonas perturbadas por el hombre es probable que tanto la poliploidía como los rearrreglos cromosómicos estructurales fueron seleccionados ante estas condiciones ambientales adversas. Estos mecanismos Citogenéticos le han conferido a la especie una mayor plasticidad permitiéndole colonizar nuevos hábitats, ésto es hábitats perturbados por el hombre.

INTRODUCCION

La Citogenética y su Aplicación

Sutton (1903) la definió como un campo de investigación que se desarrolló a partir de dos ciencias separadas originalmente, la Genética y la Citología. Estudia problemas basados en la relación de las características genéticas y citológicas, especialmente las cromosómicas y que de alguna manera definen al organismo en particular que se investigue. Esencialmente, su campo de estudio comprende el comportamiento cromosómico durante la meiosis y la mitosis, así como su origen y relación con la transmisión y recombinación de los genes. Los datos Citogenéticos suministran instrumentos más para el Botánico sistemático, así también apoyan estudios filogenéticos, evolutivos y ecológicos. Además de proporcionar la información útil para la evaluación sistemática, también está muy relacionada con los problemas de la diferenciación de las poblaciones vegetales.

Los estudios Citogenéticos, como acertadamente ha señalado Stebbins (1971), contribuyen en gran medida al entendimiento de las bases de clasificación de las plantas, considerándose incluso que la taxonomía actual debe estar basada en las relaciones genéticas de estos organismos; estos estudios colaboran al esclarecimiento y conocimiento de las relaciones e interacción genética entre las plantas, tomando en consideración eventos tales como la dispersión, la migración, el aislamiento reproductivo, detectando y estableciendo los cambios ocurridos en los genomas vegetales que conducen, finalmente al origen y diversificación de las especies (Porter, 1967).

El número de cromosomas y su morfología se estudian comúnmente en la etapa de metafase durante la mitosis en preparaciones microscópicas de las puntas de las raíces o de otros tejidos meristemáticos de la planta con células que estén en división celular activa. La longitud relativa de muchos cromosomas es constante y fácilmente se puede determinar la posición de el centrómero y de otras constricciones así como también con técnicas específicas que permiten diferenciar regiones específicas de tinción diferente de los cromosomas (Raven, 1974).

El número cromosómico es por lo general constante en cada especie, pero puede variar de una especie a otra. Esto difiere grandemente de un grupo vegetal a otro. Algunos grupos poseen un solo número cromosómico ejemplos: PIPERACEAE, GROSSULARIACEAE, y XANTHORRHOACEAE, otros varían considerablemente como en LILIACEAE, SOLANACEAE, COMMELINACEAE, RANUNCULACEAE, COMPOSITAE y CURCUBITACEAE (Raven, 1974).

El extraordinario desarrollo de la Citogenética en los últimos 20 años ha sido resultado del descubrimiento de nuevas y mejores técnicas, así como de la readaptación de técnicas antiguas de gran utilidad.

La introducción de la colchicina y sus derivados (Ford y Hamerton 1956; Tjio y Levan, 1956) usados durante bastante tiempo por los especialistas en Citogenética en plantas, son sustancias que inhiben la formación del huso acromático y detienen la división celular en metafase, al mismo tiempo que producen un acortamiento de los cromosomas por contracción de sus cromátidas y una separación de las mismas. La adaptación del método de aplastamiento de Heitz (1936), Koller (1942) y Sachs (1953) y el perfeccionamiento de los métodos de secado a partir de fijadores alcohólicos (Rothfels y Siminovitch, 1958a; Tjio y Puck, 1958) han ido perfeccionando las técnicas Citogenéticas con el fin de conseguir cromosomas en metafase, relativamente contraídos, de cromátidas separadas, sin superposiciones, y extendidos en un solo plano lo que facilita su observación.

Nuestro conocimiento de la base molecular de la herencia tiene una historia larga y compleja. Como sabemos, el ácido desoxirribonucleico (ADN) es el material genético primario de todas las células; es un polímero formado por subunidades llamadas nucleótidos. Un nucleótido es la unión de una base nitrogenada heterocíclica (Adenina, Guanina, Timina y Citocina) con un azúcar pentosa (desoxirribosa) y una molécula de ácido fosfórico.

El ADN se encuentra principalmente en el núcleo de los eucariontes (Delbruck y Stent; 1957). En los eucariontes se puede distinguir entre el ADN nuclear contenido en los cromosomas y el ADN de los organelos como el presente en mitocondrias y cloroplastos. El ADN nuclear está constituido por tres clases principales: no repetitivo, moderada y altamente repetitivo (Delbruck y Stent, 1957). En los organismos eucariontes y procariontes se encuentra normalmente en estado de doble hélice Watson y Crick (Lacadena, 1981), aunque algunos procesos biológicos como la replicación, la transcripción genética, y la recombinación genética, implican transitoriamente regiones de hebra única (Delbruck y Stent, 1957).

El ácido ribonucleico (ARN) es un polinucleótido compuesto esencialmente por cadenas con un esqueleto repetitivo de unidades de azúcar y fosfato, a las que están unidas bases nitrogenadas. El ARN gobierna todo el proceso de síntesis de las proteínas, existiendo varios tipos diferentes. La mayoría de los ARN de los que se conoce su secuencia, tienen potencial para formar estructuras secundarias, por medio del apareamiento de bases locales y la formación de lazos en moléculas que, de otro modo, serían de una sola hebra. Estas estructuras corresponden al ARN mensajero, ARN transferente y son evolutivamente, el resultado de los requerimientos para la realización de funciones únicas. El metabolismo del ARN de los eucariontes es más complejo que los procariontes y se han

encontrado muchas especies de ARN, que tienen otras funciones diferentes de las que se han asignado clásicamente. Los tres tipos principales de ARN que se distinguen son: ARN ribosomal con el 80% de ARN de el total de la célula, ARN de transferencia, de 10 a 15% de el total, y ARN mensajero, con 5 a 10% de el total (Ritossa et al., 1973).

CONCEPTO DE GEN SU COMPOSICION Y FUNCION

El gen no es más que un segmento de ADN, o ARN en su caso, que contiene una determinada información genética en forma de secuencia de bases o nucleótidos. El gen se considera como una unidad funcional que codifica para la síntesis de un polipéptido. Este material hereditario es transmisible de padres a hijos (Lacadena, 1981). Cada uno de los genes tiene dos funciones por lo menos, sirve ante todo como una plantilla para producir copias exactas, pero además, transmite la información genética para dirigir los procesos metabólicos en la célula y probablemente también en el organismo a que ésta pertenece. Muchos de los genes, la mayor parte quizá, son elementos estructurales, es decir, que su función es la de ser portadores de el mensaje codificador de la secuencia de aminoácidos de una proteína específica (Dobzhansky, 1975).

CONCEPTO DE CROMOSOMA COMPOSICION Y FUNCION

La molécula de ADN lleva la información genética en los cromosomas de cada célula del cuerpo de un animal o planta. Whitehouse (1973) y Rees y Jones (1977) postulan que existen controversias acerca de la estructura cromosómica. Desde el punto de vista bioquímico hay evidencia de que cada cromosoma en la línea germinal está conformado por una sola doble hélice en asociación proteica. El cromosoma es una estructura de ligamiento que está constituida por una secuencia lineal específica de información genética. Los cromosomas de los eucariontes están implicados esencialmente en dos actividades fundamentales: 1) las concernientes a la transmisión de la información genética de célula a célula y de generación a generación; 2) las concernientes a la liberación ordenada de esta información para el control de la función celular, que implica la expresión génica y del desarrollo.

Las actividades sintéticas principales relacionadas con estas funciones son la síntesis de ADN y ARN, respectivamente. Los cromosomas son estructuras autorreplicativas de complejidad diferente en los eucariontes y procariontes, cuyo número morfología y organización en cada célula tiene características específicas para cada organismo.

Los cromosomas además de ADN, contienen otros dos componentes principales: 1) ARN e 2) histonas o proteínas básicas de bajo peso molecular que forman complejos con el ADN en el núcleo de los eucariotes (nucleohistonas). (Kossel, 1884).

Los niveles de organización del material genético se puede considerar desde las moléculas que forman ácidos nucleicos como son: el azúcar, el ácido fosfórico y las bases nitrogenadas divididas en púricas (A y G) y pirimídicas (T, C y U). El siguiente nivel de organización es el arreglo de estos tres componentes en nucleótidos y posteriormente la unión de ellos en cadenas de ADN o ARN en sus tres formas (mensajero, de transferencia o ribosomal). Un nivel superior sería el arreglo del material genético en grandes moléculas circulares o lineales de hélice sencilla o doble, sin estar unido a proteínas como sucede en virus y bacterias; en cambio en eucariotes se rodea de una serie de proteínas histónicas y no histónicas, así como pequeñas cantidades de lípidos y iones calcio, magnesio y tal vez hierro. El ADN más las histonas forman ribonucleoproteínas.

Un nivel más avanzado de organización es el núcleo interfásico con la cromatina arreglada en fibrillas de unos 100 Å de diámetro, en ciertas zonas del núcleo la cromatina está dispuesta en forma más densa y compacta llamada cromocentros.

La cromatina está compuesta de ADN (un tercio aproximadamente), histonas (un tercio) y proteínas no histónicas (menos de un tercio) y el resto de ARN. Las histonas son relativamente pequeñas y acompañan al ADN estructurando a la cromatina en un nivel superior de compactación. El nucleosoma está compuesto de un octámero formado por dos moléculas de cada una de las histonas H2A, H2B, H3 y H4, a este octámero lo rodea la doble hélice de ADN dándole cerca de dos vueltas completas, a esto se le denomina razón o coro, entre coro y coro se encuentra una molécula de la H1, la cual estabiliza, orienta y permite sobreponer uno tras otro los coros de cada nucleosoma. El nucleosoma aparenta ser un collar con 10 nm de diámetro. El nucleosoma es un disco aplanado de 11 nm de diámetro y 5.7 nm de espesor con una compactación del ADN de 5 a 7 veces, si esta fibra se pliega en sí misma se genera otra mayor de 20 a 30 nm de diámetro a la que se le denomina estado solenoide. Un tercer nivel es en el cual hay una configuración helicoidal de los nucleosomas en número de seis por cada vuelta.

DEFINICION DE CARIOTIPO GENOTIPO NUMERO BASICO Y NUMERO FUNDAMENTAL.

Los estudios Citogenéticos implican tanto la obtención de los números cromosómicos haploides y diploides, como la obtención y análisis de los cariotipos somáticos y el comportamiento de los cromosomas meióticos.

El cariotipo según John (1976) es la apariencia fenotípica del comportamiento cromosómico, que incluye la forma y el

número de los cromosomas. Según Stebbins (1971), el cariotipo es el aspecto morfológico del complemento cromosómico en metafase mitótica.

Stebbins (1971) propone 5 características diferentes del cariotipo que son comparadas y observadas usualmente:

- 1).- Diferencias en el tamaño absoluto de los cromosomas.
- 2).- Diferencias en la posición del centrómero.
- 3).- Diferencias relativas en el tamaño cromosómico.
- 4).- Diferencias en el número básico.
- 5).- Diferencias en el número y posición de los satélites.

Una sexta característica, es la diferencia en grado y distribución de regiones heterocromáticas, que pueden ser estudiadas obteniendo el patrón de bandas C.

El análisis del cariotipo involucra el estudio de la morfología cromosómica. La clasificación de los cromosomas se han basado en la posición del centrómero en el cromosoma. Una de las clasificaciones más antiguas es la que propone Waldeyer (1888) en la cual propone que si el centrómero es estrictamente no terminal los cromosomas son telocéntricos, si el centrómero divide al cromosoma en dos partes iguales es un cromosoma metacéntrico y si los brazos de los cromosomas son desiguales el cromosoma es un acrocéntrico. Una de las clasificaciones de los cromosomas en base a la posición del centrómero más reciente es la de Naranjo et al. (1983, 1986) que de acuerdo a la proposición hecha por Levan et al. (1964) los clasifica como sigue:

- Metacéntrico.- Cuando el centrómero divide al cromosoma en dos brazos aproximadamente iguales.
- Submetacéntrico.- Cuando hay diferencia de longitud entre los brazos.
- Subtelocéntrico.- Uno de los brazos es mucho más corto que el otro.
- Telocéntrico.- El centrómero está en un extremo del cromosoma de manera que éste solo tiene un brazo (Lacadena, 1981).

Pueden observarse sobre los cromosomas además del centrómero las llamadas constricciones secundarias, entre las que se puede distinguir dos tipos. Las constricciones secundarias propiamente dichas, que son pequeñas estrangulaciones observables sobre las cromátidas y cuya función o significado son desconocidos en algunos casos, en otros parece haberse identificado con los organizadores nucleolares. La otra clase de constricción secundaria es el

organizador nucleolar, región muy especial que aparece sólo en algunos cromosomas del complemento y que en células somáticas aparece ópticamente vacía, fenómeno conocido como heteropicnosis negativa por no presentar avidez por los tintes normales utilizados para teñir el ADN. En cambio en la profase meiótica, especialmente en paquiteno, suele aparecer mucho más teñido que el resto del cromosoma es decir presenta en este estado una heteropicnosis positiva. En ocasiones el organizador nucleolar separa del resto del cromosoma un trozo más o menos corto de brazo cromosómico llamado satélite. A veces es posible observar que el satélite está unido al resto del brazo mediante una fibra cromática muy fina. El nombre de ésta constricción secundaria indica su relación específica con el nucleolo (Lacadena, 1981).

Los números cromosómicos son la única información Citogenética incorporada a estudios taxonómicos Stace (1980).

El número cromosómico somático puede ayudar a establecer sin lugar a dudas, el grado de similitud genética gruesa entre poblaciones o especies. Sin embargo, puede conducir a consideraciones erróneas en lo que se refiere al grado de relación entre genotipos y taxa (Kenton, 1986). La similitud cariotípica incrementa la probabilidad de entrecruzamiento, pues las posiciones relativas de los centrómeros y el arreglo lineal de los genes es importante para que ocurra la sinápsis (Kenton, 1986). Sin embargo, en plantas que dependen poco de la meiosis y de la reproducción sexual, por ejemplo las que se reproducen por apomixis y aquéllas capaces de propagarse vegetativamente en forma vigorosa, la variación numérica y estructural puede originar cariotipos variables entre individuos diferentes. Los citotipos resultantes pueden eventualmente divergir de tal manera que ya no puedan establecerse su relación con los tipos ancestrales (Richards, 1973).

El número y la morfología cromosómicos son importantes para determinar el nivel de ploidía, aún cuando no siempre es posible distinguir entre autoploiploides, resultantes de una duplicación cromosómica en un solo individuo o en un grupo cercanamente relacionado, y los aloploiploides de origen híbrido. (Kenton, 1986).

Es indudable la importancia que tiene la cariólogía en el conocimiento de los procesos evolutivos de los seres vivos. Las características y comportamiento de los cromosomas pueden dar indicios muy valiosos sobre tales procesos y con ellos, de los cambios genéticos que han dado lugar a la formación de especies. (Kenton, 1986).

El número básico es el número de cromosomas en un juego básico de cromosomas, representa el número cromosómico más pequeño en una serie poliploide (Sinoto y Sato, 1940).

Utilizando el cariotipo como una unidad, se realizan estudios con dos fines fundamentales:

- 1).- Como un carácter morfológico más.
- 2).- En relación con modificaciones estructurales y de número.

Los estudios cromosómicos generalmente son concentrados con mayor énfasis en tres características primordiales del cariotipo:

- a).- número cromosómico $2n$ y número básico (x). b).- morfología cromosómica y
- c).- comportamiento cromosómico durante la mitosis y especialmente en la meiosis.

Las diferencias en el número básico, que indica monoploidía de los cromosomas (Sinha y Roy, 1979); el índice de simetría y asimetría del cariotipo, la posición del centrómero, el número y posición de los satélites y organizadores nucleolares activos son todos aspectos importantes del análisis cariológico (Kenton, 1986).

En el análisis del cariotipo y en los cromosomas meióticos pueden detectarse la disminución o aumento cromosómico, así como el intercambio entre cromosomas y cambios en la porción de los segmentos cromosómicos, como lo muestran Ainsworth et al. (1983) en Scilla autumnalis (Liliaceae) donde encuentran ocho razas cromosómicas con variación en los números diploides desde $2n = 10$ hasta $2n = 42$, para la misma especie.

En grandes grupos taxonómicos existe una variación del número de cromosomas de una especie a otra, pero mantienen constante el número de brazos cromosómicos, es decir conservan el número fundamental o nombre fundamental que Matthey (1945) definió como el número mayor de brazos de un complemento cromosómico o cariotipo.

Como ya se ha mencionado existe una gran variación del número de cromosomas de una especie a otra y es probable que cada individuo tenga una dotación genética, o genotipo propio, que Johannsen (1909), definió como genotipo e implica la suma total de la información genética contenida en los cromosomas. Cada individuo posee un genotipo que puede ser diferente a los genotipos de todos los demás individuos que ahora viven, que vivieron en el pasado y que vivirán en el futuro (Dobzhansky, 1975).

MUTACION

La constancia del cromosoma como entidad estructural se basa en su propiedad de reproducirse a sí mismo con precisión extraordinaria en cada división celular. Sin embargo, los cromosomas pueden cambiar espontáneamente, así como los genes que contiene el cromosoma recién formado, lo mismo que su predecesor, de este modo, se duplica exactamente en cada división celular posterior permitiendo que está información pase a la siguiente generación, estos cambios suceden en los cromosomas y se les llama mutación. La mutación es la fuente primaria de la diversidad orgánica. De Vries (1901) definió a la mutación como un cambio en uno o más genes. En sí se puede decir que la mutación es todo cambio en el genotipo que no se deba a recombinación de genes por lo tanto mutación es todo

cambio cualitativo y cuantitativo en el material hereditario. El modelo de Watson-Crick (Lacadena, 1981) planteado para la estructura molecular del ADN, ha dado un sustrato formal a la teoría de las mutaciones explicando satisfactoriamente los fenómenos moleculares involucrados así como sus implicaciones biológicas. Los cromosomas, en igual forma que los organismos citoplasmáticos capaces de autoreproducción experimentan cambios mutacionales. Las mutaciones de los genes se deben a alteraciones de los materiales genéticos. Las unidades mutacionales en un genotipo son: mutación genómica, cuando el cambio genotípico afecta a cromosomas completos, mutación cromosómica cuando el cambio del genotipo afecta a algún segmento cromosómico que incluye a más de un gen, y mutación génica cuando la variación genotípica afecta a simples genes.

Existen diversos tipos de mutaciones y a continuación se mencionan:

I.- Mutaciones de los genes, o mutaciones puntuales. Son los cambios causados por sustitución, adición o eliminación de nucleótidos en la estructura del ADN por lo tanto mutación es todo cambio cualitativo y cuantitativo en el material hereditario.

II.- Cambios cromosómicos o estructurales que afectan el modo de agruparse de los genes en los cromosomas. Estos cambios involucran a las aberraciones que pueden implicar pérdida, multiplicación o reagrupamiento de los genes en los cromosomas.

A) Cambios debidos a la pérdida o multiplicación

- Delección .- Es un cambio estructural que consiste en la pérdida de un segmento cromosómico y por consiguiente, de la información genética contenida en él (Painter and Muller, 1929). Cuando el segmento cromosómico perdido es terminal, se le llama deficiencia (Bridges, 1917), y cuando es intersticial, se trata de una delección propiamente dicha.

- Duplicación.- Es un cambio estructural que produce la repetición de un segmento cromosómico de mayor o menor extensión (Bridges, 1919).

B).- Cambios debidos a una alteración en el agrupamiento de los genes.

- Inversión.- La inversión es un cambio estructural por el cual un segmento cromosómico cambia de sentido dentro del propio cromosoma y por tanto, la ordenación de los loci en él contenidos. Estos últimos se encuentran, pues, en sentido opuesto al normal en relación a la secuencia considerada como típica para dicho cromosoma (Sturtevant, 1926). La inversión que parece ser siempre intersticial, implica la ruptura del cromosoma en dos puntos y una rotación de este segmento de 180 grados Lacadena (1981).

Las inversiones pueden ser simples cuando en un cromosoma determinado sólo hay un segmento invertido y complejas cuando se invierten simultáneamente varios segmentos de un cromosoma.

Las inversiones con respecto a su relación con el centrómero pueden ser:

- A.- Paracéntricas.- Cuando el segmento invertido no involucra o incluye al centrómero.
- B.- Pericéntricas.- Cuando el centrómero está incluido en el segmento invertido.

- Translocaciones.- La translocación es un cambio estructural en la que algún segmento cromosómico cambia de posición relativa dentro del complemento cromosómico, modificando por tanto los grupos de ligamiento.

Dentro de las translocaciones se encuentran la fusión y fisión centrómericas también conocidas como fusiones y fisiones Robertsonianas (Robertson, 1916).

La fusión es la unión de dos cromosomas acrocéntricos para formar un cromosoma metacéntrico, mientras que la fisión es la ruptura de un cromosoma metacéntrico en su centrómero para dar como resultado dos cromosomas acrocéntricos (Jones, 1977).

III.- Mutaciones o cambios numéricos que afectan al número de cromosomas. Esta condición puede presentarse en individuos, órganos, tejidos o células.

- Aneuploidía.- Pueden faltar uno o más cromosomas del complemento normal como se presenta en los nulisómicos y monosómicos, o bien estar en exceso como en los trisómicos o tetrasómicos.

- Poliploidía.- Es cuando la dotación autosómica normal de un individuo está compuesta por más de dos genomios o juegos completos de cromosomas (Winkler, 1916).

POLIPLOIDIA

Cuando la dotación autosómica normal de un individuo está compuesta por más de dos genomios o juegos completos de cromosomas se dice que es un poliploide (de Wet, 1971). La poliploidía es un fenómeno ampliamente extendido en el reino vegetal (Grant, 1971a, Stebbins, 1963; 1971), mientras que en el reino animal está restringido a unos pocos grupos taxonómicos (Astaurov, 1969, Becak *et al.*, 1970; Bungenberg de John, 1957; Matthey, 1954; Suomalainen, 1950).

En las diferencias morfológicas que hay entre las especies intervienen muchos genes y hay a menudo cambios cromosómicos,

la transformación de una especie a otra en el transcurso del tiempo, o la disociación de una especie ancestral en dos o varias derivadas, es por lo tanto un proceso lento. No obstante al lado de esta manera gradual de formación de especies pueden surgir también especies nuevas en una sola generación mediante la poliploidía (Dobzhansky, 1975), ejemplos de esto son: Sorghum halapense, Solanum tuberosum y Bromus inermis.

Esto puede ocurrir mediante la duplicación del complemento cromosómico en los híbridos de dos especies previamente existentes es decir se trata de una vía en un solo sentido en que se avanza hacia números cromosómicos cada vez mayores (Stalker, 1986).

La poliploidización es reversible. Fischer y Randolph (1939) obtuvieron diploides de descendientes autotetraploides de maíz. Varios haploides fértiles también fueron obtenidos exitosamente de especies tetraploides y octaploides (Harlan y de Wet, 1970; Kimber y Riley, 1963). Raven y Thompson (1964) señalaron que no hay bases experimentales o razones teóricas para afirmar esto ya que la haploidía no puede jugar un papel en la evolución de algunos poliploides complejos. La haploidía también ocurre en la naturaleza. Sin embargo Stebbins (1971) no considera la reversibilidad de la poliploidización como un factor en la evolución y considera tales eventos como un simple rumor oscilatorio en la dirección general de la filogenia evolutiva. En cambio Ornduff (1970) propuso que los diploides parentales de algunos complejos poliploides pueden haberse derivado de poliploides.

TIPOS DE POLIPLÓIDES

La poliploidía puede surgir ya sea por multiplicación de un juego básico de cromosomas de un genoma originando los autopoliploides, o bien como un resultado de la combinación e integración de dos o más genomas parcial o completamente no relacionados fenómeno conocido como alopoliploidía (Gupta, 1985). Los autopoliploides se originan mediante la duplicación directa del complemento cromosómico perteneciente a un solo individuo o por medio de técnicas artificiales sobre un grupo de individuos genéticamente similares tales como los miembros de una línea pura o de una población consanguínea que sean totalmente interfértiles. En cualquiera de los dos casos, el resultado, conseguido en el grado de poliploidía es el mismo, puesto que el número de cromosomas homólogos se ha incrementado por encima de los que presentan los diploides, los autopoliploides tienen como característica normal el exhibir un grado medio de esterilidad, debido a que no hay un perfecto y adecuado apareamiento durante el paquiteno, ya que se hayan

presentes en la misma célula más de dos pares de cromosomas homólogos por lo que algunos casos puede causar errores en su apareamiento.

Los aloploiploides o anfidiplóides (Clausen, Keck y Hiesey, 1945, Rieger *et al.*, 1976) como son frecuentemente denominados, son formas que proceden de más de una especie ancestral, genéticamente diferenciada. En el aloploiploide, el complemento cromosómico haploide de una o ambas especies ancestrales, se halla representado por lo menos dos veces (Watkin, 1965). En los aloploiploides se reúnen varios genomios por duplicado y su comportamiento meiótico vendrá grandemente influenciado por la afinidad u homología existente entre los genomios, si dichos genomios son totalmente extraños unos a otros, la meiosis del aloploiploide sólo mostrará bivalentes y algún univalente producido por la interferencia de los cromosomas extraños sobre el apareamiento entre cromosomas homólogos, además de la posible acción del citoplasma de la planta utilizada como madre en el cruzamiento original. Si los genomios que componen el aloploiploide son más o menos homólogos habrá una cierta posibilidad de que aparezcan asociaciones multivalentes meióticas, pero también dependerá de los avanzados que estén los procesos de diploidización de estos aloploiploides (Riley, 1960b). Se ha comprobado que las especies aloploiploides sintetizadas artificialmente forman asociaciones multivalentes que no forman las especies aloploiploides naturales y que en los alopolihaploides naturales la formación de bivalentes es menor que en los híbridos de las especies diploides ancestrales de la especie aloploiploide. Existe, pues, un proceso de diferenciación progresiva de los cromosomas homeólogos (cromosomas genéticamente equivalentes que pertenecen a genomios distintos) (Lacadena, 1981), que conducen a la diploidización del aloploiploide. Una característica de la meiosis de los aloploiploides es la ocurrencia de la asociación secundaria de bivalentes, fenómeno por el cual los bivalentes metafásicos en los poliploides no se distribuyen al azar, sino que ocurren en grupos (Darlington y Moffet, 1930; Lawrence, 1931), habiendo sido demostrado que tal asociación secundaria se da entre los bivalentes que forman cromosomas con alguna relación genética o evolutiva (Riley, 1960b; Kempf y Riley, 1964; Lacadena y Puertas, 1969).

Otro comportamiento citológico que se observa en ocasiones en los híbridos interespecíficos o en los aloploiploides es el fraccionamiento del complemento cromosómico (Thompson, 1962) o partición genómica (Ladizinsky y Fainstein, 1978), en la que los cromosomas pertenecientes a un genomio presentan como un conjunto un comportamiento citológico diferente a los restantes genomios del complemento cromosómico (Lacadena, 1981). Existe un tipo de poliploide en el cual los cromosomas individuales correspondientes a un complemento básico se presentan en números desiguales y es a lo que se le llama poliploide secundario (Darlington, 1937). Un aloploiploide producido artificial o naturalmente, puede reproducirse sexualmente y formar semillas si presenta una meiosis estable similar a la observada en las especies diploides; esto es si forma

bivalentes.

El aloploiploide reúne en su complemento cromosómico los genomios de dos o más especies diploides. A veces puede ocurrir que no se hayan encontrado o estén extintas las especies diploides ancestrales que intervinieron en la formación de otras especies aloploiploides naturales. Intermedios entre los auto- y aloploiploides son los aloploiploides segmentales (Stebbins, 1947), en los que los genomios presentes tienen segmentos cromosómicos, o incluso cromosomas completos, homólogos. También existen los autoaloploiploides en los que la homología se extiende a genomios completos. En los autoploiploides todos los juegos de cromosomas son idénticos o al menos muy parecidos unos a otros y provienen de la multiplicación de los cromosomas de una sola especie. En uno u otro caso el poliploide posee, al menos inicialmente, todos los genes que estaban presentes en sus antepasados sin tener ninguno nuevo. Sin embargo la especie ancestral, puede seguir viviendo al lado de la poliploide y por lo tanto aumenta la diversidad de ésta. La formación de especies mediante la poliploidía ha ocurrido en todos los grupos importantes de plantas, con la posible excepción de los hongos. En plantas superiores se aprecia que la evolución cromosómica ha sido debida básicamente a cambios en el nivel de ploidía (Swanson et al., 1968).

ORIGEN DE LOS POLIPLÓIDES

En la mayoría de los casos, el incremento en el número cromosómico es debido a la formación de gametos no reducidos (Harlan y De Wet, 1975). El evento más común es el de la fecundación de un gameto $2n$ (no reducido) con un n (reducido), dando lugar así a triploides que por retrocruza producen individuos $4X$ y por autofecundación individuos $6X$ (Harlan y de Wet, 1975).

Es evidente que las condiciones medio ambientales pueden influir en la frecuencia de gametos no reducidos. Grant (1963) estableció que la frecuencia se ve incrementada significativamente en Gilia por condiciones adversas de crecimiento y Skiebe (1965) mostró que los regímenes de temperatura tienen efectos notables. Más importante es la evidencia que se tiene de que en la producción de gametos no reducidos existe un control génico y que es un proceso general en Saccharum, Bothriochloa, Dichanthium, Cynodon, Citrus, Zea y Tripsacum. Este fenómeno, también sucede en otros géneros, clones o linajes genéticos que también producen gametos no reducidos muchos más frecuentemente.

La meiosis es un proceso complejo y probablemente nunca es perfectamente ejecutada el 100% de las veces, en cualquier especie que se reproduce sexualmente. La meiosis puede fracasar en la primera o segunda división si el apareamiento es pobre y las divisiones retrasadas de los cromosomas evita que se muevan de la placa ecuatorial ocasionando que regresen, y sean restituidos en el núcleo (Walters, 1958; Wagennar, 1968b). La gran mayoría de gametos no reducidos surgen de fracasos en la Metafase I o en la metafase II de divisiones meióticas.

La poliploidía también tiene su origen en fallas en el movimiento de los cromosomas durante las anafases I o II del ciclo meiótico o mitótico.

La euploidía surge corrientemente por accidentes en la meiosis que conducen a la formación de gametos sin reducir ($2n$). También se producen poliploides con repeticiones completas de juegos cromosómicos básicos en células somáticas en los que un error en la mitosis ha producido la duplicación del complemento cromosómico. Si la duplicación ocurre al principio del desarrollo de la planta puede producir una quimera sectorial la que llega a florecer y los gametos producidos por dichas flores tienen el mismo número de cromosomas ($2n$) que la planta original no duplicada. La fecundación de gametos sin reducir por gametos normales de la misma especie produce organismos triploides con $3n$ cromosomas. Debe hacerse notar que los triploides son citológicamente inestables y que a su vez producen con frecuencia una cantidad de descendencia aneuploide. Si la planta original era una especie diploide, como resultado de la autofecundación en el sector poliploide se produce un autotetraploide. La formación de gametos sin reducir parece ser una causa más frecuente en los cruzamientos, aparentemente como consecuencia de trastornos en la meiosis asociados con la falta de apareamiento de los cromosomas.

FRECUENCIA DE PLANTAS SUPERIORES POLIPLÓIDES

Grant (1963) propone que la frecuencia de poliploidía es mucho mayor entre las monocotiledóneas (57%) que entre las dicotiledóneas (43%). Las especies poliploides son raras entre las gimnospermas. Manton (1950) y Klekowski y Baker (1966); han encontrado que la poliploidía es muy frecuente en los helechos.

En algunos géneros de ciertas familias como Polygonáceas, Crassuláceas, Rosáceas, Malváceas, Araliáceas, Gramineas e Iridáceas, la poliploidía se presenta con un elevado porcentaje, en cambio en otras como: Fagáceas, Moráceas, Berberidáceas y Curcubitáceas etc; la poliploidía no se conoce o está presente en una pequeña proporción. En otros géneros de Salicáceas, Cariofiláceas, Ranunculáceas, Compuestas y Liliáceas, la poliploidía ha sido causa de el origen de su variación.

Existen diferencias en porcentaje de poliploidía entre las monocotiledóneas y dicotiledóneas. En las dicotiledóneas su porcentaje es 20 a 30% superior a la de las monocotiledóneas.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE POLIPLÓIDES

La distribución geográfica de los poliploides indica un aumento gradual del porcentaje de los mismos conforme aumenta la latitud, pudiendo ser atribuida esta característica tanto a la mayor adaptabilidad de los poliploides a condiciones climáticas adversas como el fotoperiodismo. A continuación se dan ejemplos

de especies poliploides que poseen una gran adaptabilidad tanto a condiciones climáticas más frías como a el fotoperiodismo y son las siguientes: Andromeda polifolia (Andromedaceae), Pedicularis pennellii (Scrophulariaceae), Carex aquatilis (Cyperaceae). Sorsa (1962) sin embargo, encontró que en las Pteridofitas no parece haber relación entre la poliploidía con la latitud.

Otras características adaptativas en cuanto a la distribución geográfica de los poliploides son:

1).- Existe una tendencia a una más amplia distribución de los poliploides en comparación con sus diploides originarios.

2).- Los poliploides normalmente tienen diferentes áreas de distribución que los diploides que los derivan (Lacadena, 1981), como sucede en los siguientes géneros: Cyclamen (Primulaceae), Primula (Primulaceae), Hyacinthus (Liliaceae), Petunia (Solanaceae) y Crocus (Iridaceae). La formación de especies por la poliploidía es un proceso considerablemente más rápido y más difundido que el debido a la divergencia entre razas. Los poliploides suelen colonizar con mayor frecuencia los territorios recién abiertos como son, los que recientemente han sido liberados de las capas glaciales continentales (Babcock y Stebbins, 1938, y Stebbins, 1950). Al mismo tiempo se sabe que la flora de grandes altitudes incluye a muchas hierbas que son perennes y a muy pocas especies leñosas. Se conoce que la frecuencia de poliploidía es mayor entre las hierbas perennes que entre las especies leñosas. La hipótesis de Babcock y Stebbins es objetada por Love (1951, 1964) quien propone que los poliploides poseen una superioridad de carácter selectivo debido a su mayor variabilidad genética. Hutchinson et al., (1947), apoyan esta idea en el sentido de que los poliploides pueden revelar una mayor variedad de genotipos que los diploides, debido a los genes dominantes y semidominantes. Un diploide puede ser portador de uno o dos alelos dominantes, en tanto que pueden formarse genotipos con uno dos, tres, cuatro genes dominantes en un tetraploide.

EFFECTOS DE LA POLIPLOIDIA EN EL FENOTIPO

Los efectos morfológicos y fisiológicos de la poliploidía varían mucho en los distintos materiales. Sin embargo, en general la deficiencia o repetición de ciertos cromosomas produce desequilibrios en el genotipo.

Un efecto común de la poliploidía es el aumentar el tamaño de las porciones vegetativas de la planta lo que hace que los autopoliploides sean más vigorosos y más frondosos que sus correspondientes diploides. Sin embargo, este efecto no es general y muchos autopoliploides son débiles y poco vigorosos.

Kuspira et al., (1986) proponen que los tipos gigas solo son verdaderos en casos especiales, particularmente si el diploide original es altamente heterocigótico. Algunos investigadores suponen que en cada grupo de plantas existe un nivel óptimo de poliploidía. En la mayoría de los grupos este óptimo parece alcanzarse a niveles bajos de autopoloidía, pero

algunos casos los octoploides o poliploides aún más altos son todavía tipos vigorosos (Allard, 1975).

Los efectos fisiológicos y fenotípicos de la alopoliploidía son, tan difíciles de predecir como los de la autopoliploidía. Sin embargo, en general los alopoliploides presentan en su fenotipo las características mezcladas de las especies de las que se derivan.

FERTILIDAD Y ESTERILIDAD EN LOS POLIPLÓIDES

Armstrong (1985b) y Kuspira *et al.*, (1986) proponen que la esterilidad es causada por diferencias cromosómicas, pero también puede ser de efecto génico. En estos casos, la esterilidad puede ser atribuida a productos meióticos no balanceados. La disyunción cromosómica de univalentes, trivalentes, y cuadrivalentes de los tipos indiferente y lineal, son irregulares dando origen a productos meióticos no balanceados y causando por lo tanto aborto de gametofitos. Si las frecuencias de tales configuraciones son reducidas la meiosis puede ser regular y la fertilidad de la planta es incrementada. Esto puede ser llevado a cabo por varios caminos i) por el incremento de la frecuencia de bivalentes siendo menor la aparición de univalentes, trivalentes y cuadrivalentes. La fertilidad en este caso puede ser mejorada y ha sido evidente en resultados positivos obtenidos en centeno por Bremer y Bremer-Reinders (1954); Hilpert (1957) y Aastveit (1968); en maíz por Gilles y Randolph (1951); en cebada por Bender y Gaul (1966) y amaranto por Pal y Pandey (1982). En especies en las que se da una diploidización; es decir, en donde ocurre una disyunción regular, se ha obtenido como resultado un mejoramiento en la fertilidad. ii).- Por el incremento de la frecuencia de cuadrivalentes con coorientaciones convergentes y paralelas obteniendo una menor frecuencia de otras configuraciones. Esto trae como consecuencia una mayor fertilidad como fue observada en centeno por Muntzing (1951) y Hazarika y Rees (1967); en *Dactylis* por McCollum (1958) y en centeno por Crowley y Rees (1968).

Es posible que los factores génicos que afectan el desarrollo de los gametos del endospermo y de los embriones sean también responsables en parte de la esterilidad. En este caso se puede concluir que la fertilidad y la esterilidad son de origen cromosómico.

La mayoría de los poliploides son mucho menos fértiles que sus padres diploides. Por ejemplo, en un triploide que posee tres juegos completos de cromosomas, estos no tienen la capacidad de asociarse en pares correctos durante la meiosis, por lo que no se segregan normalmente y los gametos que se producen poseen un conjunto desigual de cromosomas. Esta es una de las causas por las que la poliploidía está principalmente confinada a especies que no necesitan reproducirse sexualmente. La apomixis facilita el establecimiento de los poliploides, particularmente los que tienen números impares de complementos cromosómicos como en el caso de los triploides, los pentaploides, etc. La reproducción asexual es mucho más

frecuente entre las formas simples de vida que entre las más complejas. Otros tipos de reproducción asexual, como en algunas variedades de partenogénesis o apogamia, dan origen a descendencias que consisten de individuos genéticamente similares a la madre y entre sí.

Stebbins (1950), da ejemplos de clones de diversas especies de plantas fanerógamas que se han perpetuado aparentemente sin experimentar cambio alguno durante miles de años y que están representadas por numerosos individuos que viven en territorios muy extensos. En muchas especies normalmente asexuales, la reproducción se interrumpe de tiempo en tiempo para que se produzca una generación por reproducción sexual o tenga lugar alguna otra forma de intercambio de genes.

A la inversa, en muchas formas sexuadas se presentan de tiempo en tiempo gemelos monocigóticos o pueden darse también nacimientos múltiples. Los gemelos monocigóticos son genéticamente idénticos, excepto si se efectúa en ellos alguna mutación.

IMPORTANCIA ECONOMICA DE LOS POLIPLOIDES

La mayor parte de las plantas útiles al hombre son poliploides. El mejoramiento de los recursos genéticos vegetales por introducción de germoplasma adicional se realiza comúnmente mediante la hibridación (Stalker, 1980). Aceptando el postulado de que las formas poliploides derivan de formas diploides y que son formadas vía gametos no reducidos o gametos $2n$. Las formas silvestres pueden presentar características de resistencia a factores adversos, por ejemplo a plagas y enfermedades, que se pueden transferir a las formas cultivadas. Los procedimientos que pueden utilizar los mejoradores para lograr esta transferencia son de sobra conocidos. Cuando especies de diferentes niveles de ploidía son hibridadas y ocurre el intercambio de genes, entonces repetidos retrocruzamientos con la especie cultivada usualmente restauran la estabilidad en las progenies híbridas y eliminarán la mayoría o el total de los cromosomas de la especie silvestre. Los poliploides generalmente toleran con mejores resultados cromosomas extras que los diploides, pero el complejo del genomio delicadamente balanceado, el cual crea los genotipos agrónomicamente productivos, frecuentemente es desorganizado aún por un solo cromosoma extra (Stalker, 1986).

Grant (1963) plantea que existe una gran cantidad de plantas importantes en el cultivo como el trigo Triticum aestivum, la papa Solanum tuberosum, el haba Vicia faba, el centeno Secale cereale, y muchas plantas más que son poliploides. Stebbins (1956), señala que la poliploidía ha sido aplicada con éxito en el mejoramiento de plantas de tres maneras. Primera, mediante el desarrollo de autopoliploides de algunas plantas cultivadas como por ejemplo la sandía y la remolacha azucarera las cuales tienen cualidades superiores. Segunda por la formación de híbridos fértiles anfidiplóides, originados por cruzamientos entre especies afines, pero de hibridación anfidiplóide estéril. Tercera, en plantas que se caracterizan

por diferentes niveles de ploidía, la formación artificial de poliploides entre formas cultivadas y silvestres es una ayuda en el proceso de transferencia de características valiosas, como resistencia a enfermedades, de una especie a otra. La duplicación del número cromosómico de una especie cultivada poliploide antes de cruzarse con una especie diploide representa un método para utilizar el germoplasma de especies en diferentes niveles de ploidía, aunque los híbridos de la primera generación son semiestériles. Este método tiene la ventaja de evitar el tratamiento de partes vegetativas de los híbridos F1 estériles con colchicina. Los híbridos interespecíficos así producidos, pueden ser entonces autopolinizados o retrocruzados, a las especies cultivadas. Puesto que los alopoliploides aparecen a partir de la hibridación entre especies genéticamente diferenciadas, el híbrido inicial diploide que se forma a partir de estos cruzamientos muestra invariablemente un elevado grado de esterilidad. Los típicos alopoliploides deben su origen a la existencia de dos formas paternas que no se encuentran con un parentesco excesivamente distanciado que impida la hibridación y que no son lo suficientemente diferentes en lo que concierne a la homología cromosómica para impedir el apareamiento de los cromosomas en su híbrido F1. En un alopoliploide formado mediante la duplicación de los cromosomas correspondientes a los híbridos estériles de la F1, quedará restaurado el apareamiento normal y se recuperará la fertilidad (Watkin, 1965). como se ha obtenido en el trigo Triticum vulgare.

POLIPLOIDIA Y EVOLUCION

La determinación de las variaciones estructurales y las diferencias en niveles de ploidía, al ser correlacionadas con características taxonómicas como los complejos estomáticos y el tamaño de los granos de polen (Brandham, 1977; Brewbaker, 1984), nos permiten entender las relaciones filogenéticas y evolutivas dentro y entre diferentes grupos taxonómicos, así como el establecer los procesos y tendencias evolutivas presentadas por los mismos. Sin embargo, en algunos grupos de plantas con cromosomas de tamaño muy reducido, no es posible establecer la estructura de los cromosomas ni mucho menos detectar cambios en la misma.

La poliploidía ha sido importante en la evolución de las plantas, pues no solamente es muy grande el número de poliploides y más vigorosos que los correspondientes diploides, sino que la reducida fertilidad de los nuevos poliploides formados queda ampliamente compensada por la capacidad que presentan gran número de plantas en reproducirse vegetativamente, por este motivo los fitomejoradores han trabajado intensamente para desarrollar nuevas variedades poliploides de especies comercialmente importantes. Alrededor de la mitad de las 300 000 especies de angiospermas que se conocen probablemente tuvieron un origen poliploide. Juzgando por la alta proporción de angiospermas que son poliploides este proceso

debe haberse repetido muchísimas veces en el pasado. El interés por la poliploidía es notable por el gran número de cultivos de interés comercial que han tenido un origen poliploide. Las importancias biológicas que tiene la poliploidía es que en algunos casos las flores son más grandes, más resistentes y perduran más tiempo, especialmente si la forma, una vez estimulada, se perpetua y aumenta por medios vegetativos (Swanson et al., 1968). La poliploidía tiene una gran incidencia en las plantas lo que indica que es un paso importante o un mecanismo importante que tiene gran valor para la supervivencia. El vigor relativo de los poliploides le confiere a los organismos una capacidad para hacer que la especie se adapte a un hábitat ecológico nuevo y diferente.

Lo que hace que los poliploides sean de interés excepcional para los evolucionistas es la posibilidad no sólo de crear nuevas especies experimentalmente, sino, también de determinar la filogenia de las especies poliploides existentes.

Algunos autores consideran que la participación de la autopoliploidía en la evolución de las especies vegetales ha sido sobreestimada (Stebbins, 1950), en cambio otros autores proponen que ésta ha sido subestimada (Muntzing, 1956). Pero lo que si resulta un hecho es que la aloploidía ha jugado un papel más relevante que la autopoliploidía en la evolución vegetal. Winge (1917) fue uno de los primeros en resaltar la importancia que la hibridación interespecífica seguida de la duplicación cromosómica podía tener una gran importancia en la formación de nuevas especies.

TEORIAS DE EVOLUCION DEL CARIOTIPO

Levistky (cit. por Stebbins, 1971) propone que un cariotipo simétrico es uno en el cual los cromosomas son todos de aproximadamente el mismo tamaño y tienen cromosomas metacéntricos y submetacéntricos. El incremento de la asimetría de un cariotipo puede ocurrir directamente a partir de cambios de la posición del centrómero por medio de inversiones paracéntricas, pericéntricas, translocaciones desiguales y deleciones, estos cambios ocurren en cromosomas metacéntricos y dan como resultado cromosomas subteloicéntricos o telocéntricos modificando entonces el cariotipo, pasando de un cariotipo simétrico a uno asimétrico reduciéndose el número fundamental de éste y permaneciendo constante el número de centrómeros y cromosomas independientes. Si, por el contrario, la asimetría es alcanzada por fisiones de tipo Robertsoniano, el número fundamental no se modifica si bien el número de centrómeros varía. (Jones, 1978). Un incremento en la asimetría también puede lograrse por una acumulación de diferencias en el tamaño relativo entre los cromosomas de el complemento cromosómico, dando como resultado un cariotipo más heterogéneo.

Levistky (cit. por Stebbins, 1971) propone que en los grupos taxonómicos de plantas con flores existe una tendencia predominante, hacia el incremento en la asimetría de los cariotipos. Este autor propone que la tendencia hacia la

asimetría del cariotipo no es irreversible; esto significa que de un cariotipo simétrico puede surgir uno asimétrico y viceversa. La simetría a partir de la asimetría puede ser alcanzada a través de fusiones de tipo Robertsoniano (Jones, 1978); nuevamente en este caso no hay variación en el número fundamental si bien si varía el número de centrómeros y cromosomas independientes.

Levitsky (cit. por Stebbins, 1971) sostiene que los individuos que son morfológicamente menos avanzados o más primitivos presentan principalmente cromosomas metacéntricos, en cambio en los tipos más avanzados llegan a prevalecer brazos cromosómicos desiguales o cromosomas acrocéntricos o telocéntricos. El propone que como tendencia hacia una evolución progresiva los cromosomas tienden a ser más asimétricos, moviéndose de los estados en donde hay predominancia de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos hacia algunos casos en los cuales existe una cantidad extrema de cromosomas acrocéntricos. Levitsky es apoyado por Stebbins quien establece una dirección similar de evolución del cariotipo (Stebbins; 1950,1971). En los estudios de Levitsky los fenotipos son los que dan el sentido de dirección de la evolución del cariotipo. Ahora muchos investigadores muestran claros ejemplos en donde el concepto de cariotipo simétrico y asimétrico a nivel de fenotipo es debatido (Khoshoo 1962, 1968).

En cambio Jones (1978) plantea que si los cromosomas menos avanzados o primitivos desarrollan distintas funciones centrómericas estos modifican el complemento normal cromosómico, el cariotipo puede ser modificado por fusiones y fisiones Robertsonianas. Plantea que un cromosoma acrocéntrico o telocéntrico puede llegar a ser un cromosoma metacéntrico por medio de una inversión pericéntrica o fusión céntrica, y que un cromosoma metacéntrico igualmente puede ser convertido en un cromosoma telocéntrico o acrocéntrico por medio de una fisión; entonces no resulta improbable que los cromosomas sufran muchas veces cambios sucesivos discretos de este tipo cambiando en un tiempo hacia la asimetría y en otro hacia la simetría. El centrómero parece jugar un papel importante en las modificaciones de la estructura de el cromosoma.

En el género Cymbispatha (Commelinaceae) se presenta una evolución cromosómica probablemente siguiendo la vía de fusión e incluyendo la formación de isocromosomas estables, los cuales incrementan el tamaño cromosómico y su simetría.

Las inversiones pericéntricas asimétricas pueden producir cromosomas acrocéntricos capaces de tener una vez más fusión céntrica, ahora ocasionando juntos en el material genético cuatro cromosomas hereditarios, y así el proceso puede continuar en la vía evolutiva con ciclos de simetría y asimetría probablemente asociados con períodos de duplicación cromosómica.

Como un ejemplo de fusiones y fisiones Robertsonianas se puede mencionar el que sucede en Zebrina pendula (Commelinaceae) misma que presenta un gran polimorfismo y variación en el número cromosómico, aparentemente causado tanto por sistemas Robertsonianos como por poliploidía. Uno de los primeros

estudios es de Darlington (1929) quien describe a este taxa como con $2n=24$, con cuatro cromosomas metacéntricos, ocho acrocéntricos y doce telocéntricos, suponiendo que se trata de un tetraploide.

Jones (1978) identificó 23 diferentes cariotipos en los que se presentan cambios en los números somáticos de $2n=21$ a $2n=47$, de los cuales cuatro presentan un número de brazos mayores (n.f.) de 28. Estos tienen un papel relevante en la evolución cromosómica de esta especie.

Se supone que estos cuatro cariotipos, caracterizados por el n.f. de 28 están íntimamente ligados por un sistema de fusiones-fisiones Robertsonianas en la evolución. Como resultado de estos eventos se presentan cambios en los números somáticos de $2n=24$ a $2n=21$ y la formación de cromosomas supernumerarios, pero con el mismo contenido de brazos mayores, n.f. 28 (Garcla, 1984).

IMPLICACIONES EN EL CARIOTIPO Y EN EL FENOTIPO DE LOS REARREGLOS ESTRUCTURALES Y DE LOS CAMBIOS NUMERICOS

Estas mutaciones pueden modificar el cariotipo normal de el individuo, manifestándose de diferente manera en la etapa de meiosis y mitosis. A continuación se describen el comportamiento mitótico y meiótico, así como las implicaciones fenotípicas de los rearreglos estructurales.

La detección de las deleciones puede hacerse en células somáticas cuando es lo suficientemente grande como para poder apreciar el o los cromosomas con la pérdida, sin embargo, el momento más apropiado para identificar la heterocigosis estructural para la deleción es cuando se da el apareamiento entre los cromosomas homólogos ya sea en el paquiteno meiótico, o en cromosomas politénicos. En algunos casos el apareamiento íntimo de los cromosomas homólogos origina configuraciones dobles en uno de los cromosomas. Todo cambio en el genotipo tiene una implicación de mayor o menor importancia, en una deleción como es una pérdida de material génico; cabe esperar que tenga efectos deletéreos en un organismo, según las cantidades de material génico perdido y su función específica. En la mayoría de las plantas, las deleciones son letales para los gametofitos, porque hacen que el polen aborte. Las deleciones como ya se mencionó significan pérdida de genes, entonces no es sorprendente que produzcan consecuencias genéticas apreciables y que muchas de ellas actúen como letales recesivos. Además también producen frecuentemente cambios morfológicos detectables que se heredan como caracteres dominantes (Swanson *et al.*, 1968).

Para la identificación de las duplicaciones se observa en ocasiones que el par de homólogos se aparea consigo mismo en las zonas duplicadas: que es el ecto-apareamiento (Slizynski, 1945). En la meiosis de individuos haploides la

la existencia de segmentos duplicados se manifiesta por el autoapareamiento es decir el cromosoma se dobla sobre sí mismo para satisfacer el apareamiento entre los segmentos homólogos repetidos que lleva (Ivanov, 1938). Como consecuencia de la duplicación de segmentos pueden originarse puentes anafásicos en las divisiones meióticas, con una posterior ruptura y fusión fenómeno conocido como ciclo puente-ruptura-fusión (McClintock, 1941). Las duplicaciones se observan en la naturaleza con más frecuencia y es probable que sean menos letales para el individuo. El comportamiento citológico de las inversiones paracéntricas y pericéntricas es diferente, tanto en las células somáticas como en las meióticas. En la mitosis, las pericéntricas pueden cambiar la morfología del cromosoma (por ejemplo, de metacéntrico a acrocéntrico, y viceversa) y las paracéntricas no. En la meiosis puede haber formación o no de puentes anafásicos, porque las constituciones cromatídicas de los gametos que se originan en los heterocigotos estructurales son esencialmente diferentes. Las inversiones paracéntricas se manifiestan en el comportamiento meiótico como un puente y un fragmento acéntrico, en la anafase I éste último se pierde en el citoplasma y aquél puede romperse por cualquier sitio; en consecuencia, tras la anafase II se originarán constituciones tales como ordenaciones invertidas. Cuando se da un sobrecruzamiento interior y otro exterior a la inversión, ocurriendo este último entre el centrómero y el extremo proximal de la inversión, la consecuencia puede ser la aparición de bucles o lazos cerrados sobre el mismo centrómero en Anafase I y, por tanto, de puentes anafásicos en la segunda división meiótica.

Cuando la inversión incluye al centrómero no se forman puentes anafásicos, pero se originan duplicaciones y deficiencias. En el comportamiento Citogenético comparativo de las inversiones simples paracéntricas y pericéntricas, se observa la ausencia de puentes anafásicos en las últimas en cualquier caso, así como la formación de cromátidas anormales con duplicaciones y deleciones. Las inversiones paracéntricas y pericéntricas pueden ser o no toleradas en las poblaciones naturales probablemente porque cada bloque de cromatina que se conserva relativamente intacto por la escasez de entrecruzamientos tenderá a ser alélicamente distinto de otros bloques semejantes de cromatina a causa de las mutaciones al azar que se acumulan por falta de recombinación (Swanson *et al.*, 1968). Como la selección actúa en el genotipo y no en genes aislados, estas series parciales de genes, que varían de tamaño según la longitud de la inversión, pueden ser seleccionadas o rechazadas más eficazmente que las series de genes que están siendo constantemente mezcladas por el entrecruzamiento. Por eso es importante el tamaño de la inversión; ésta no debe de ser demasiado grande porque el entrecruzamiento en ella alteraría la serie alélica, pero sí lo bastante para acumular una diferencia genética de magnitud suficiente que permita una reacción diferencial a las variaciones del ambiente (Swanson *et al.*, 1968). Es también

probable que las inversiones sirvan de focos de divergencia de las especies si se les da tiempo suficiente para acumular diferencias genéticas y se ponen barreras que impidan la procreación con la población progenitora (Lacadena, 1981).

Tanto las translocaciones como las inversiones existen en estado homocigótico o heterocigótico, las translocaciones homocigóticas se comportan generalmente como los cromosomas normales de que proceden, salvo la formación de nuevos grupos de ligamiento. La translocación de heterocigotos se reconoce fácilmente por los apareamientos característicos que se observan durante la profase y la metafase de la primera división meiótica. La homología determina la sinapsis, de modo que el apareamiento completo requiere que los cromosomas formen la cruz típica en el paquitenio, intercambiándose los compañeros de apareamiento en el punto de ruptura de la translocación. Esta relación permite determinar el lugar de la ruptura de translocación, si la conducta sináptica es exacta. Si se forman quiasmas en cada uno de los brazos emparejados, resultará un anillo de cuatro cromosomas en la metafase I. Si uno de los brazos no forma quiasma, resultará una cadena de cuatro. El grado de terminalización de los quiasmas determina la formación del anillo o la cadena en la diacinesis o en la metafase (Swanson *et al.*, 1968).

En la translocación se reduce fuertemente el comportamiento de variabilidad debido a la distribución independiente de los cromosomas. En algunos grupos vegetales los cromosomas tienen una fuerte tendencia a translocarse y puede ser una alteración estructural de considerable valor para la supervivencia (Swanson *et al.*, 1968).

Las fusiones y fisiones Robertsonianas se observan en mitosis, normalmente en los cromosomas metacéntricos puede verse una estructura fribilar cuatripartita del centrómero que, sin embargo, era bipartita en los telocéntricos, lo cual sugiere la posibilidad de una simple yuxtaposición o separación centromérica para pasar de un tipo cromosómico a otro. Las técnicas de bandeado cromosómico han permitido demostrar experimentalmente la existencia real de las fusiones céntricas (Gustavsson *et al.*, 1973, 1976; Schnedl y Czaker, 1974; Bruere *et al.*, 1974; Eldrige, 1974). En las fusiones y fisiones Robertsonianas intervienen cromosomas no homólogos y el desequilibrio genético de las células somáticas no es problema (Swanson *et al.*, 1968). Es claro que la fusión de cromosomas homólogos produciría complementos desequilibrados en los gametos si ocurriera en el tejido gonádico y en la evolución sería una selección adversa. La fusión y fisión Robertsoniana ocasionan un polimorfismo cromosómico que tal vez sea el prelude de un cambio cariológico posterior, y por tanto, de la divergencia evolutiva dentro de las especies (Swanson *et al.*, 1968).

El estado aneuploide consiste en una pérdida de material genético en su constitución hereditaria como sucede en los monosómicos, producen la inviabilidad de los individuos si se trata de organismos diploides, a no ser que el cromosoma afectado sea el portador de una información genética poco importante. Cuando la aneuploidía es por exceso (tri- y

tetrasómicos), no tiene tanta importancia la naturaleza diploide o poliploide de los organismos (Lacadena, 1981). Los individuos monosómicos y trisómicos surgen esporádicamente a partir de gametos con $n-1$ ó $n+1$ cromosomas. Estos gametos se producen como resultado de la no disyunción de algún par de cromosomas. Los monoploides y triploides son otra fuente de aneuploidía. Sin embargo, los aneuploides parecen surgir más comúnmente como consecuencia de dificultades en la meiosis causadas por genes asinápticos. Los aneuploides son generalmente menos vigorosos que sus progenitores diploides. Los individuos monosómicos suelen ser viables solamente en las especies con antecesores poliploides en las que la duplicación previa de cromosomas parece suplir los materiales cromosómicos que faltan, como sucede en: Bromus inermis y Parthenium argentatum. En algunas especies no se encuentran individuos trisómicos probablemente porque el desequilibrio causado por un solo cromosoma es letal. En las especies que toleran los cromosomas extra, la trisomía generalmente ejerce un profundo efecto en la morfología, especialmente en las especies que parecen ser tipos diploides básicos (Allard, 1975), como se observa en Datura stramonium, Zea mays, Pisum sativum y Triticum durum.

LOS ESTUDIOS CITOGENÉTICOS Y SU APLICACION

Por lo regular los conteos cromosómicos son la única información Citogenética incorporada a los estudios taxonómicos de los grupos de plantas y hoy en día se han convertido en estudios rutinarios (Kenton, 1986). El análisis de los cromosomas mitóticos puede ser interpretada y utilizada de diversa manera. En primer lugar el número cromosómico diploide y el número básico junto con la información obtenida de estudios meióticos, contribuyen al esclarecimiento de la unidad genética de las especies, lo que nos permite utilizar ciertos criterios como la variación morfológica y fenotípica (Camp y Gilly, 1943; Fernald, 1940; Mc Vaugh, 1941).

El análisis Citogenético implica además estudios de la morfología cromosómica, comportamiento meiótico, potencial de hibridación y contenido de ADN. Todos los cuales son herramientas útiles, en especial si éstos son aplicados en una forma conjunta (Kenton, 1986). Por lo tanto el objetivo primordial de la Citogenética es el de conocer y estudiar la transmisión y continuidad de los genes y cromosomas entendiendo su papel en la herencia (Swanson et al., 1968).

En el Laboratorio de Citogenética de el Jardín Botánico de el Instituto de Biología de la U.N.A.M. se realizan investigaciones en las familias SOLANACEAE, COMELINACEAE, LILIACEAE y AMARYLLIDACEAE, para entender los mecanismos Citogenéticos que han operado en la evolución de estas plantas. Así también se investigan otras plantas de las familias LEGUMINOSAE, LABIATAE, RUBIACEAE, CACTACEAE y PALMAS, con el fin de apoyar estudios Biosistemáticos; haciendo énfasis en las especies en peligro de extinción o con

semillas recalcitrantes.

Se han estudiado un conjunto de plantas silvestres con interés taxonómico y biosistemático. Se han determinado los números cromosómicos y relaciones filogenéticas y rearrreglos cromosómicos que han intervenido en su evolución, en algunas especies de los siguientes géneros: Oxyrhynchus (Leguminosae) (Palomino y Mercado, 1983), Salvia (Palomino et al 1986), Agastache (Labiatae) (Bye, R. et al. 1987), Datura (Solanaceae) (Palomino et al. 1988), Comelina, Tradescantia y Gibasis (Commelinaceae) (Palomino et al. En prensa), Echeandia (Palomino y Romo, en prensa) Milla (Liliaceae), Nyctocereus (Cactaceae) (Palomino et al. 1987), Zephyranthes (Amaryllidaceae), y Nothoscordum (Alliaceae) (Palomino et al. En prensa).

OBJETIVOS

- 1.- Determinar el número cromosómico los cariotipos y series de poliploides de cinco poblaciones de Echeandia leptophylla Benth.
- 2.- Analizar la aparición de rearrreglos cromosómicos mitóticos y meióticos en las distintas poblaciones.
- 3.- Determinar la relación existente entre los mecanismos Citogenéticos observados y la distribución de la planta en hábitats perturbados con vegetación secundaria.
- 4.- Proporcionar apoyo a estudios Taxonómicos Biosistemáticos y filogenéticos en esta especie.

TAXONOMIA

LILIACEAE

Las Liliáceas son muy cultivadas para fines ornamentales, aunque dos géneros, las cebollas (Allium) y el espárrago (Asparagus), se cultivan extensamente para alimento. De Algunas especies extraen drogas y otras tienen propiedades venenosas, que pueden ocasionar problemas si son consumidas por el ganado. Hay aproximadamente 4,000 especies en unos 240 géneros. La mayoría de las Liliáceas se desarrollan a partir de un bulbo o un órgano semejante y florecen en una sola temporada de crecimiento después de esto el retoño muere. Unos cuantos géneros tales como los tulipanes, Jacintos, Lirios del día, áloes y muchas flores de seis pétalos como las azucenas, etc., son otros ejemplos de la familia de las Liliaceas (Giovanni, 1977).

La denominación de Liliáceas deriva del género Lilium (el lirio), exponente típico de esta familia que es uno de los más vastos grupos sistemáticos junto con las gramíneas las compuestas, las rosáceas y las leguminosas. Las Liliáceas constituyen el reagrupamiento botánico que suministra el mayor número de especies, tanto a la horticultura, como a la floricultura (Robbins, 1954).

Las Liliáceas están ampliamente distribuidas sobre la mayor parte de la tierra y son especialmente abundantes en zonas

de clima cálido y regiones tropicales (Robbins, 1954).

Echeandia leptophylla Benth. pertenece a esta familia que es la especie en donde se hizo el estudio Citogenético.

Las plantas del género Echeandia están provistas de una estructura parecida a un cormo de 1- 9 cm de longitud aprox. y raíces fasciculadas de 1 a 8 cm de longitud, 3 a 14 hojas basales de 4 a 75 cm de largo y de 0.5- 35 mm de ancho, enteras, lineares, estrechamente ovadas a estrechamente obovadas, serruladas, denticuladas, oblanceoladas, ciliadas. El escapo es glabro o escabroso, de 13 a 180 cm de alto, simple o paniculado. Con hojas caulinares de 0- 12, estrechamente ovadas, a veces sobrepuestas, en ocasiones reducidas a brácteas.

Las flores son blancas; crema, amarillo pálido, amarillo o amarillo- anaranjado, pendulosas, nutantes o erectas, los tépalos van de 7.5 a 21 mm de longitud y de 1 a 2 mm de ancho, los interiores van de 1 a 10 mm de ancho, los exteriores de 1 a 7 mm de ancho, con filamentos estrechamente cilíndricos lineares, escamosos, medianamente escamosos o glabros, de 2.5- 10 mm de longitud, anteras libres o conadas, con dehiscencia apical o lateral: cuando son conadas tienen una longitud de 4- 11, y un diámetro de 1.5- 2.3, las anteras de todas las especies son dorsifijas en la parte cercana a la base de la antera. Ovarios de 1- 4 mm de longitud, cápsula oblonga o globosa de 4.5- 16 mm de longitud, y con 4- 6.5 de amplitud, florecen de Febrero a Diciembre (Cruden 1981, 1986, 1987).

En el género Echeandia se han descrito aproximadamente 23 especies, Cruden a propuestó varias especies nuevas que a continuación se mencionan (1981, 1986, 1987):

Echeandia altipratensis Cruden
Echeandia breedlovei Cruden
Echeandia campechiana Cruden
Echeandia ciliata (Kunth) Cruden
Echeandia coalcomanensis Cruden
Echeandia chiapensis Cruden
Echeandia duranguensis (Greenm) Cruden
Echeandia flavescens (Schultes & Schultes) Cruden
Echeandia formosa (Weatherby) Cruden
Echeandia gentryi Cruden
Echeandia gracilis Cruden
Echeandia imbricata Cruden
Echeandia leptophylla (Benth.) Cruden
Echeandia longipedicellata Cruden
Echeandia luteola Cruden
Echeandia matudae Cruden
Echeandia mcvaughii Cruden
Echeandia mexicana Cruden
Echeandia molinae Cruden
Echeandia nana (Baker) Cruden
Echeandia occidentalis Cruden
Echeandia parvicapsulata Cruden
Echeandia petenensis Cruden

Echeandia pihuamensis Cruden
Echeandia pittieri Cruden
Echeandia ramosissima (Presl.) Cruden
Echeandia robusta Cruden
Echeandia scabrella (Benth.) Cruden
Echeandia sinaloensis Cruden
Echeandia skinneri (Baker) Cruden
Echeandia udipratensis Cruden
Echeandia vestita (Baker) Cruden
Echeandia williamsii Cruden

Cruden ha propuesto nuevas combinaciones para especies que anteriormente estaban ubicadas en otros géneros, las nuevas combinaciones propuestas por Cruden (1981; 1986; 1987) son:

Echeandia formosa (Weatherby) Cruden (= Echeandia macrocarpa Greenman var. formosa Weatherby).

Echeandia vestita (Baker) Cruden (= Anthericum vestitum Baker).

Echeandia skinneri (Baker) Cruden (= Anthericum skinneri Baker).

Echeandia ciliata (Kunth) Cruden (= Phalangium ciliatum Kunth)

Echeandia ramosissima Presl. (= Phalangium ramosissimum Presl.)

Echeandia durangensis (Greenman) Cruden (= Anthericum durangense Greenman)..

Echeandia flavescens (Schultes & Schultes fil. Roemer & Schultes) Cruden (= Anthericum flavescens Schultes & Schultes fil. Roemer and Schultes).

Echeandia nana (Baker) Cruden (= Anthericum nanum Baker).

Echeandia scabrella (Bentham) Cruden (= Phalangium scabrellum Bentham).

Echeandia leptophylla posee las características típicas del género mencionadas en diagnosis genérica. Tiene flores con tépalos amarillos, anteras libres, posee hojas caulinares y cápsula oblonga con dehiscencia apical.

Las especies del género Echeandia Ort. (Liliaceae) se distribuyen del Suroeste de Estados Unidos a América Central.

Se presentan en una gran variedad de hábitats entre las que están las siguientes: bosque de pino, bosque de pino- encino, bosque de encino, bosque de pino- encino- liquidambar, bosque de pinos y juniperos, en bosques de espinos o praderas, en bosque tropical deciduo, pastizales, zacatonales, en llanos, en vegetación tropical decidua, y desde los 10 a los 3300 metros sobre el nivel del mar. Como se puede ver el género Echeandia tiene una gran variedad de hábitats, de ahí que tenga una amplia distribución.

E. leptophylla se desarrolla principalmente en bosque de

pino, en pastizales, en zonas muy perturbadas por el hombre y en zonas de pastoreo.

Los estudios Citogenéticos en el género son escasos Palomino y Romo (en prensa) consideran que el número básico para el género es $x=8$. Y reportaron un $2n=16$ y un $2n=48$ para esta especie (Palomino y Romo, 1987).

A continuación se mencionan los números cromosómicos reportados para el género Echeandia Ort.

ESPECIE	No. CROMOSOMICO	REPORTA
<u>Echeandia campechiana</u>	$n=24$	Cruden, 1986.
<u>Echeandia chiapensis</u>	$n=8$	Cruden, 1986.
<u>Echeandia gracilis</u>	$n=8$	Cruden, 1981.
<u>Echeandia longipedicellata</u>	$n=40$	Cruden, 1981.
<u>Echeandia luteola</u>	$n=32$	Cruden, 1986.
<u>Echeandia matudae</u>	$n=16$	Cruden, 1986.
<u>Echeandia mcvaughii</u>	$n=8$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia mexicana</u>	$n=8$	Cruden, 1981.
<u>Echeandia mexicana</u>	$n=16$	Cruden, 1981.
<u>Echeandia occidentalis</u>	$n=8$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia parvicapsulata</u>	$n=8$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia pihuamensis</u>	$n=8$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia robusta</u>	$n=8$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia udipratensis</u>	$n=40$	Cruden, 1987.
<u>Echeandia altipratensis</u>	$2n=24$	Cruden, 1986.
<u>Echeandia leptophylla</u>	$2n=16$	Palomino y Romo, 1987.
<u>Echeandia leptophylla</u>	$2n=48$	Palomino y Romo, 1987.
<u>Echeandia mexicana</u>	$2n=16$	Palomino y Romo, 1987.
<u>Echeandia nana</u>	$2n=16$	Palomino y Romo, 1987.
<u>Echeandia terniflora</u>	$2n=16$	Schnarf y Wunderlich 1939.

Como puede apreciarse en la tabla anterior el número cromosómico más común para el género Echeandia es el $n=8$ ($2n=16$) presentando este 11 de las 16 especies reportadas hasta el momento. Todos los números reportados coinciden con el $x=8$ propuesto por Palomino y Romo (1987) correspondiendo a los siguientes niveles de ploidía: $2x$, $4x$, $6x$, $8x$ y $10x$, se ve claramente que la poliploidía es bastante común en el género y aún dentro de individuos de una especie lo que sugiere que éste sea un mecanismo de evolución importante en el género.

MATERIAL Y METODOS

Las plantas fueron colectadas en el campo y mantenidas vivas en los invernaderos del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la U.N.A.M. las plantas utilizadas en este estudio pertenecen a la colección del Jardín Botánico de este Instituto.

En la tabla I se muestran los datos de las localidades en donde fueron colectadas. Los ejemplares de herbario fueron depositados en el Herbario Nacional (MEXU) y determinados por el Dr. Cruden de la Universidad de Iowa. De las plantas se obtuvieron las raíces secundarias de 0.5 a 1.5 cm de longitud y fueron cortadas de 7 a 8 A.M. y pretratadas con el

mitostático 8- Hidroxiquinoleína a una concentración de 0.002 M. Posteriormente, fueron mantenidas a una temperatura de 18 C en la obscuridad durante 5 horas. Posteriormente las raíces se lavaron tres veces con agua destilada, para ser después fijadas en solución Farmer (Alcohol absoluto y Ácido Acético Glacial 3:1), siendo posteriormente mantenidas después en refrigeración a 4 C.

Después se hidrolizó el tejido con HCl (Ácido clorhídrico) 1N a la temperatura de 60 C durante 6 minutos, posteriormente fueron teñidas con una solución de Feulgen hecha a base de Fucsina básica según la fórmula de García, (1975), durante 30 minutos y en la obscuridad.

Después el meristemo de la raíz teñido fue cortado y colocado en un portaobjetos limpio, al que se le agregó una gota de colorante de Acetorceína al 2%, luego se colocó el cubreobjetos, se hizo el aplastamiento del tejido y se observó al microscopio en campo claro. Si se observaban buenos campos, es decir células completas, con cromosomas bien separados y en donde su forma fuera nítida, las preparaciones se hacían permanentes por el método del hielo seco (Conger y Fairchild, 1953). Se montaron en Balsamo de Canadá y se analizaron 10 metafases por planta de cada colecta. Se analizaron 5 poblaciones y de éstas entre 3 a 5 plantas. Se examinaron un total de 3 a 15 células por planta.

Las poblaciones estudiadas se localizan en los estados de Hidalgo y México como se muestra en el Mapa I.

Se obtuvieron las fotografías de las células en las cuales se muestran los niveles de ploidía encontrados en las poblaciones analizadas y los tipos de rearrreglos estructurales observados. Estas fotografías se tomaron con un fotomicroscopio Carl- Zeiss III optobar 1.25 y con un objetivo de 100X.

Para la ampliación de las fotografías se utilizó una ampliadora Beseler- Dichro 67, con una escala de 19.36 mm=50µm. Se realizaron los dibujos e idiogramas de los cromosomas en una cámara lúcida (Carl- Zeiss) y finalmente se aparearon los cromosomas para así obtener el cariotipo de las plantas de las colectas analizadas. La clasificación de los cromosomas se hizo conforme a Naranjo et al (1983;1986).

Los estudios meióticos se realizaron en botones florales. Estos fueron cortados buscando el tamaño adecuado en donde hubiera divisiones celulares activas y que se encontraran en metafase I y anafase I. Se obtuvieron las anteras de los botones y se pusieron en un portaobjetos limpio, en seguida se les agregó una gota de Acetorceína al 2%, y después fueron aplastadas ligeramente. Las preparaciones fueron hechas permanentes por el método de el hielo seco (Conger y Fairchild, 1953). Las microfotografías fueron obtenidas usando el fotomicroscopio ya mencionado. Estos análisis se realizaron solo en la colecta 241 que fue la única que floreció en el invernadero.

RESULTADOS

Se obtuvo para Echeandia leptophylla el cariotipo diploide con $2n=16$ y número básico $x=8$. El cariotipo observado fue de 3 cromosomas metacéntricos (m) y 5 submetacéntricos (sm), de ellos un par de metacéntricos y otro par de submetacéntricos presentan satélites.

El tamaño de los metacéntricos varió de 3.25 a 6.6 μm y el de los submetacéntricos de 3.6 a 6.12 μm (Figura 1).

En el cuadro IA se muestra el idiograma del cariotipo diploide normal.

De las 5 poblaciones analizadas solo en la población 233 se encontró una serie poliploide con la aparición del 5.5% de plantas diploides con $2n=16$, 27.7% de plantas tetraploides con $2n=32$ y un 66.6% de plantas hexaploides con $2n=48$.

En las poblaciones restantes, es decir la 001 la 104 la 237 y la 241, solo se obtuvieron plantas hexaploides (Tabla 2).

En la población 104 se observó una planta aneuploide con $2n=47$. (Figuras 2 y 3).

En las poblaciones 233 y 241 se obtuvo una célula de 1 planta en cada caso con $2n=49$ (Figura 4 ; Tabla 2).

Todas las células analizadas de las plantas tetraploides y hexaploides presentaron rearrreglos cromosómicos (Figuras 4 a 13). En el cuadro (IB hasta H) se presenta el idiograma de los rearrreglos cromosómicos más evidentes observados en las células tetraploides, hexaploides y aneuploides de las poblaciones estudiadas siendo estas: (1) inversiones pericéntricas en los cromosomas submetacéntricos y metacéntricos con satélite, (2) presencia de cromosomas metacéntricos con 2 centrómeros originados de fisiones y fusiones entre 2 cromosomas metacéntricos con satélite y (3) cromosomas metacéntricos y submetacéntricos con una notable constricción secundaria que no se observan en el complemento normal. En el esquema 1 se presentan los posibles mecanismos que pudieron originar estos rearrreglos.

La población 241 fue la única que floreció en los invernaderos. En ella se hizo el análisis meiótico en metafase I (MI) y anafase I (AI) de 8 plantas hexaploides.

En la figura 14 (MI) se observaron 24 bivalentes, 2 homomórficos con un quiasma terminal y coorientación lineal (Figuras 14 y 15 No.1) tres bivalentes tipo anillo con 2 quiasmas terminales (Figuras 14 y 15 No.2). Son muy frecuentes los bivalentes con 1 quiasma terminal y uno a 3 intersticiales (Figuras 14 y 15 No.3). Así mismo se observan 2 bivalentes con un asa intermedia y centrómeros terminales (Figuras 14 y 15 No.4). Y al menos un bivalente en forma de cruz (Figuras 14 y 15 No.5), así mismo se observaron univalentes (Figura 15 No.6)

En anafase I se observaron segregaciones normales (Figura 16). y anafases con un puente y un fragmento (Figura 17) o con varios puentes (Figura 18).

Finalmente se observaron anafases I con 1 cromosoma retardado (Figura 19) y Anafases I con 2 cromosomas retardados (Figura 20).

DISTRIBUCION DE LAS COLECTAS ESTUDIADAS DE *Echeandia leptophylla*



ESTADO DE HIDALGO

ZIMAPAN

104

001

233

005

TULA DE ALLENDE

PACHUCA

ZUMPANGO

237

TEXCOCO

241

DISTRITO FEDERAL

LOS REYES

ESTADO DE MEXICO

EL ORO DE HIDALGO

TOLUCA

TENANCINGO DE DEGOLLADO

*No DE LAS COLECTAS DE *Echeandia leptophylla*

TABLA I. LOCALIDADES DE LAS POBLACIONES DE Echeandia leptophylla Bentham.

NO. DE COL.	COLECTORES	LOCALIDAD
001	PALOMINO Y ROMO 1983.	Ejido de El Cerezo a 1 km del cerro de las Ventanas 3000 msnm. Edo. de Hidalgo.
104	PALOMINO Y ROMO 1983.	A 8 km de Pachuca sobre la Carretera 105 Federal a Tampico. Edo. de Hidalgo.
*008	PALOMINO Y ROMO 1983.	3 km al NE de Pachuca Carretera Pachuca-Tampico. 2700 msnm. Edo. de Hidalgo.
*233	ROMO MARTINEZ Y ROMERO 1986	
237	ROMO, MARTINEZ Y ROMERO 1986	Cerro Tejutzingo, Baños de Nezahualcóyotl. 2650 msnm. Edo. de México.
241	ROMO, MARTINEZ Y ROMERO 1986	Campo Experimental de la Universidad Autónoma de Chapingo "La Siberia". 1.5 Km al W de Huexotla. Municipio de Texcoco. 2260 msnm. Edo. de México.

* Estas colectas pertenecen a la misma localidad pero fueron colectadas en diferentes años.

msnm. - metros sobre el nivel del mar.

TABLA 2. NIVELES DE PLOIDIA EN LAS POBLACIONES DE *Echeandia leptophylla* Benth.

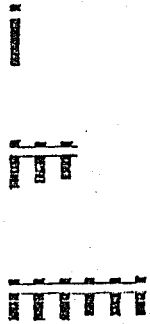
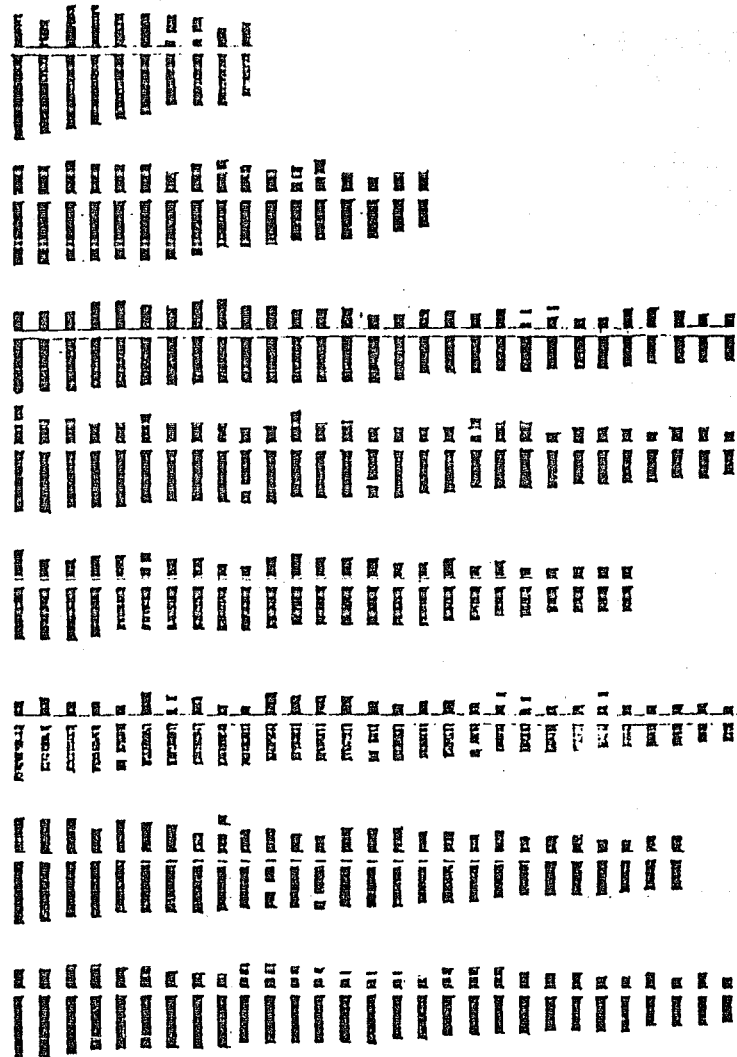
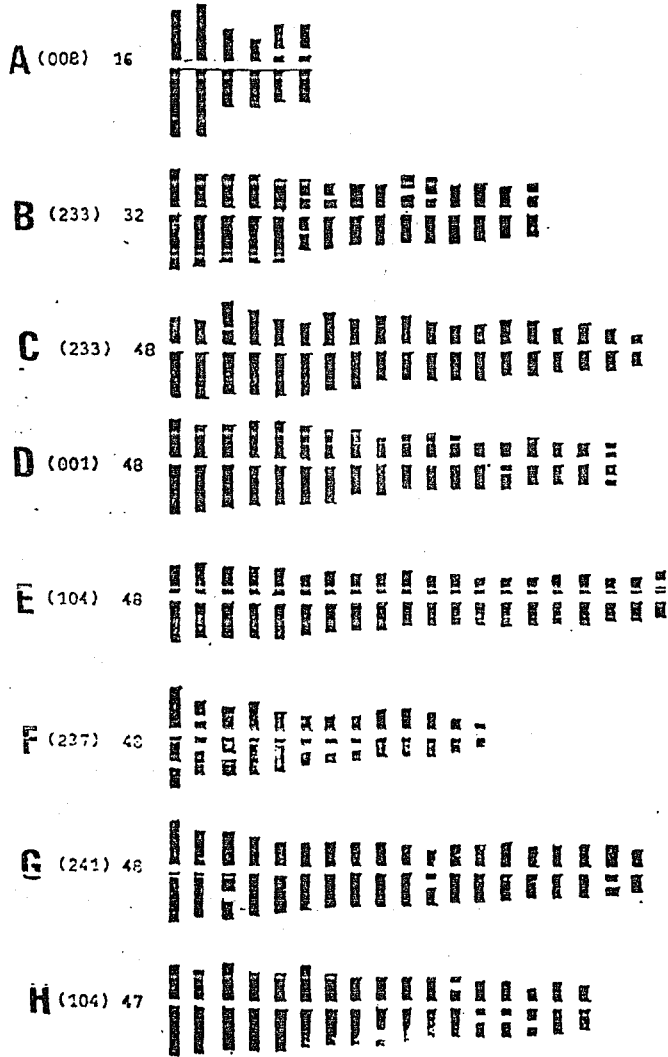
POBLACION	PLANTA	2n		
		2x	4x	6x
001	001-2			X
	001-3			X
	001-5			X
104	104-3			X
	104-4			X
	104-5			X
	*104-12			
+008 +233	8-2	X		
	8-3	X		
	8-6	X		
	233-42		X	
	233-39		X	
	233-37		X	
	233-61		X	
	233-65		X	
	233-47			X
	233-51			X
	233-15			X
	233-28			X
	233-1			X
	233-16			X
	233-12			X
	233-22			X
	233-3			X
**233-36			X	
237	237-6			X
	237-2			X
	237-5			X
	237-4			X
	241-13			X
	241-29			X
	241-27			X
	241-30			X
	241-20			X
	241-1			X
***241-6			X	

Las poblaciones 008 y 233 pertenecen a la misma localidad pero colectadas en diferentes fechas.

* Planta aneuploide con $2n=47$.

** En esta planta se encontro una célula con $2n=49$

*** En esta planta se encontro una célula con $2n=49$.



CUADRO I. Idiogramas observados en cinco poblaciones de Echeandia leptophylla Benth.

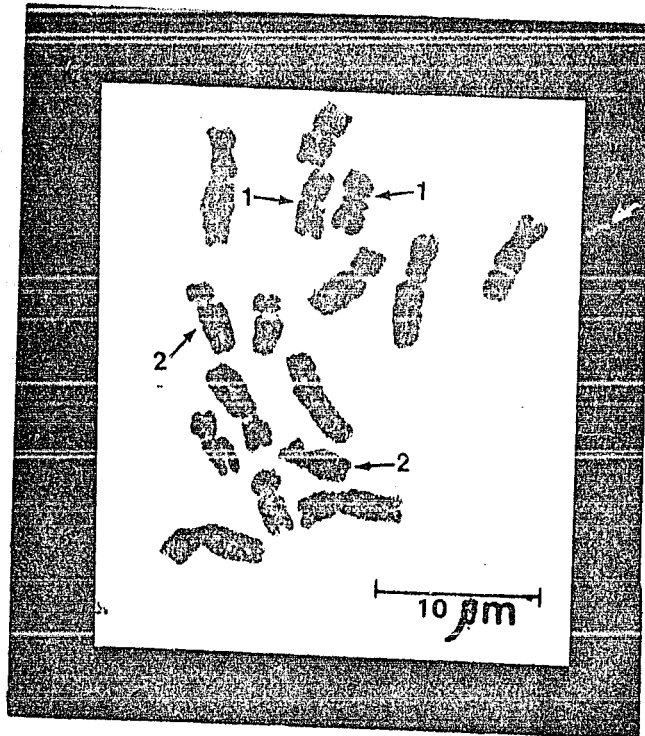


FIGURA 1. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 008 donde se aprecia el número cromosómico $2n=16$. Fórmula cariotípica $3m+5sm$. El número 1).- Indica un metacéntrico con satélite y el 2).- un submetacéntrico con satélite.



FIGURA 2. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 104. Toda la planta tiene un número cromosómico $2n=47$. Los números indican 1).- Cromosoma metacéntrico con satélite normal. 2).- Inversión pericéntrica en cromosoma submetacéntrico - con satélite. 3).- Cromosoma submetacéntrico con constricción secundaria que no aparecen en el complemento normal. 4).- Inversión pericéntrica en cromosomas metacéntricos con satélite.

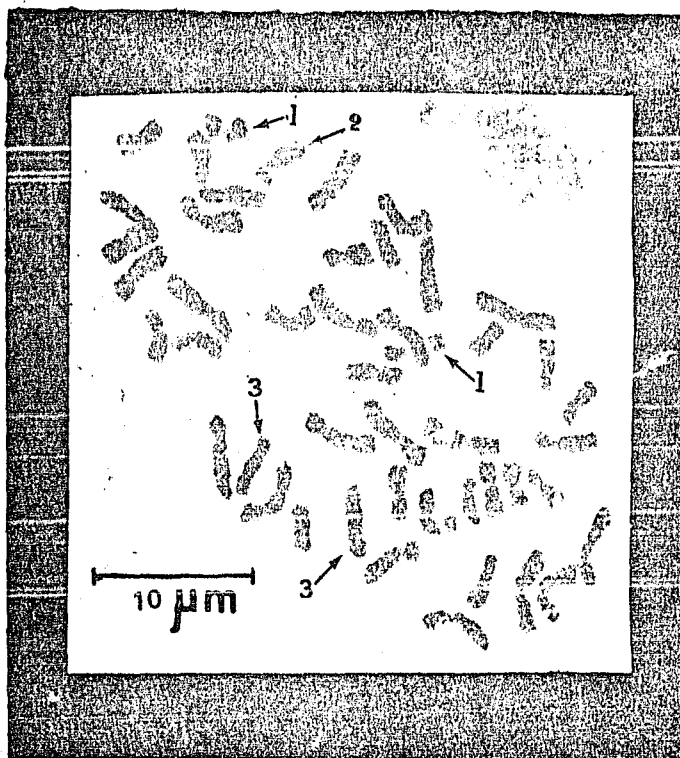


FIGURA 3. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 104 toda la planta tiene un número cromosómico $2n=47$. Los números indican 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- cromosoma submetacéntrico con satélite normal. 3).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria que no aparecen en el complemento normal.

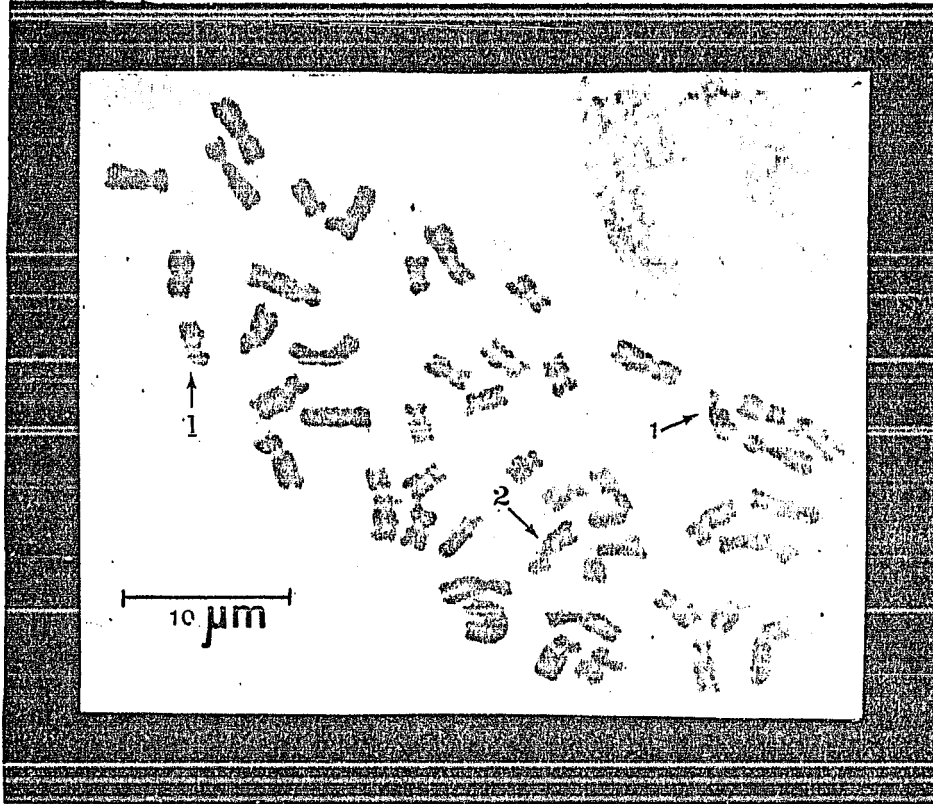


FIGURA 4. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 241 donde se aprecia el número cromosómico $2n=49$. Los números indican. 1).- Cromosoma metacéntrico con satélite normal. 2).- Cromosoma submetacéntrico con satélite normal. 3).- Cromosoma submetacéntricos con pérdida de una porción del brazo grande (delección).

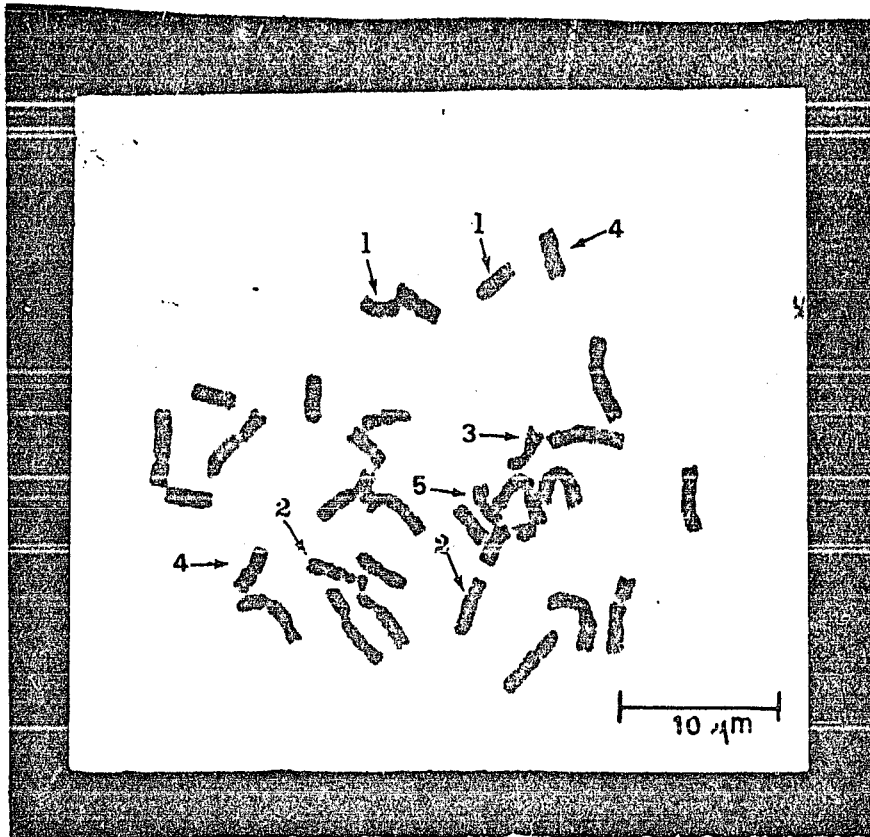


FIGURA 5. Célula somática de *Echeandia leptophylla* de la población 233 donde se aprecia el número cromosómico $2n=32$. Los números indican. 1).- Cromosoma metacéntrico con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con satélite normal. 3).- Inversión pericéntrica en un cromosoma submetacéntrico con satélite. 4).- Inversión pericéntrica en cromosomas metacéntricos con satélite. 5).- Cromosomas submetacéntricos fusionados.

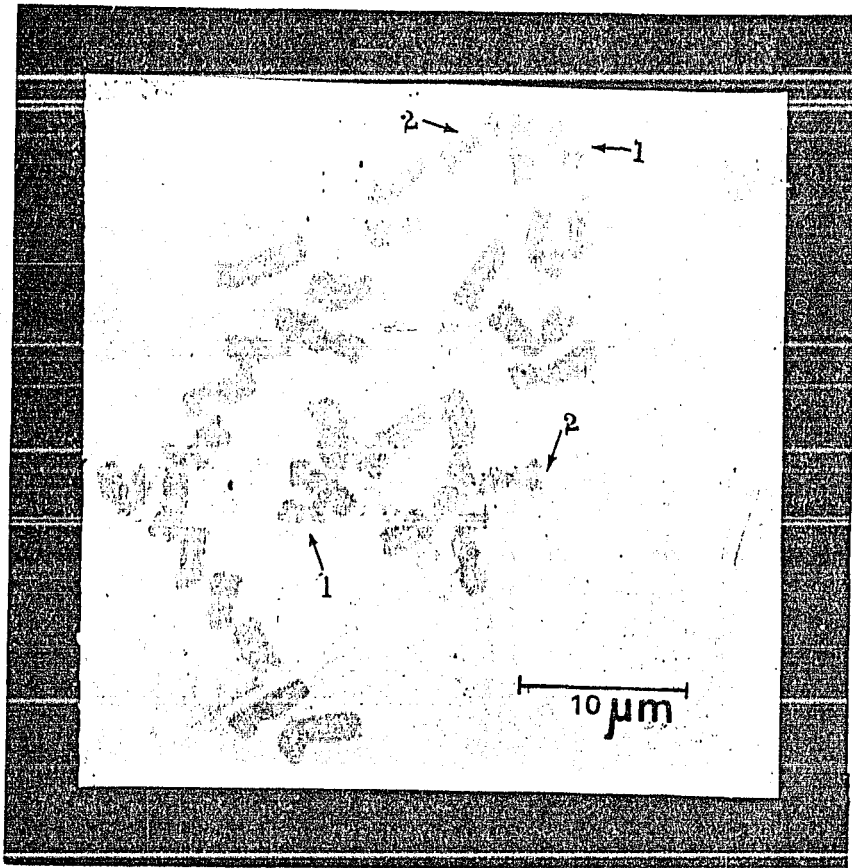


FIGURA 6. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 233 donde se aprecia el número cromosómico $2n=32$. Los números indican. 1).- cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- cromosomas submetacéntricos con satélite normal.

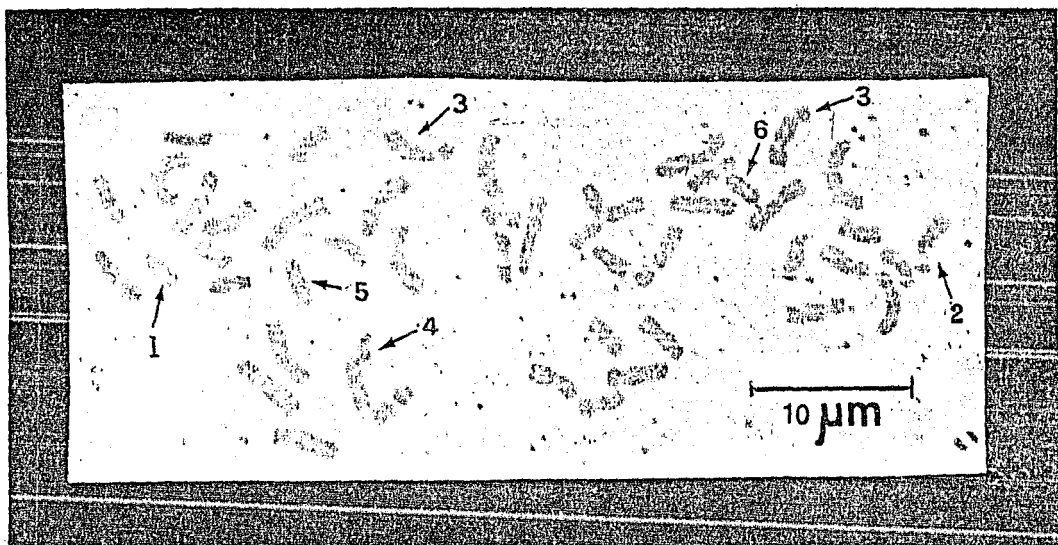


FIGURA 7. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 001 donde se aprecia el número -- cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con satélite normal. 3).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria. 4).- Inversión pericéntrica en cromosomas submetacéntricos con satélite. 5).- Inversión pericéntrica en cromosoma metacéntrico con satélite. 6).- Fusión de dos cromosomas metacéntricos con satélite.

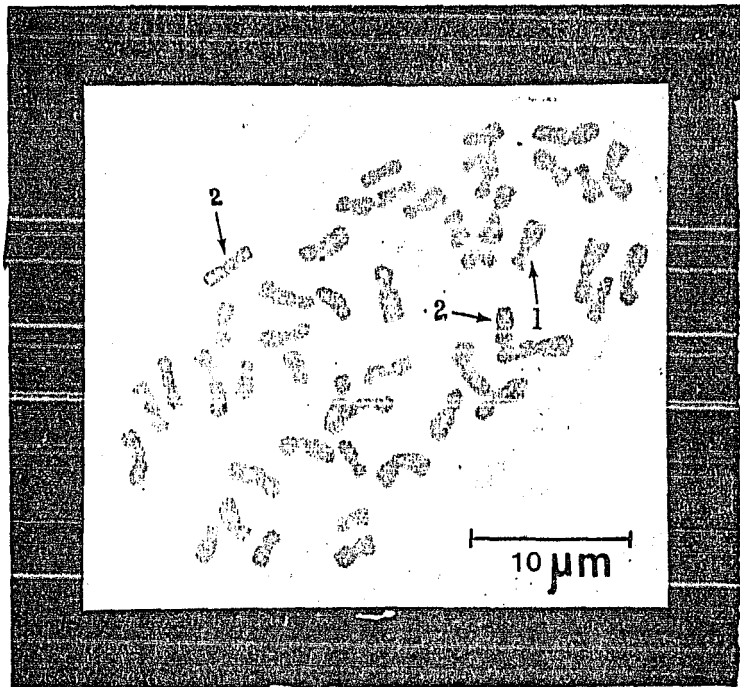


FIGURA 8. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 104 donde se aprecia el número cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosoma submetacéntrico con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria.

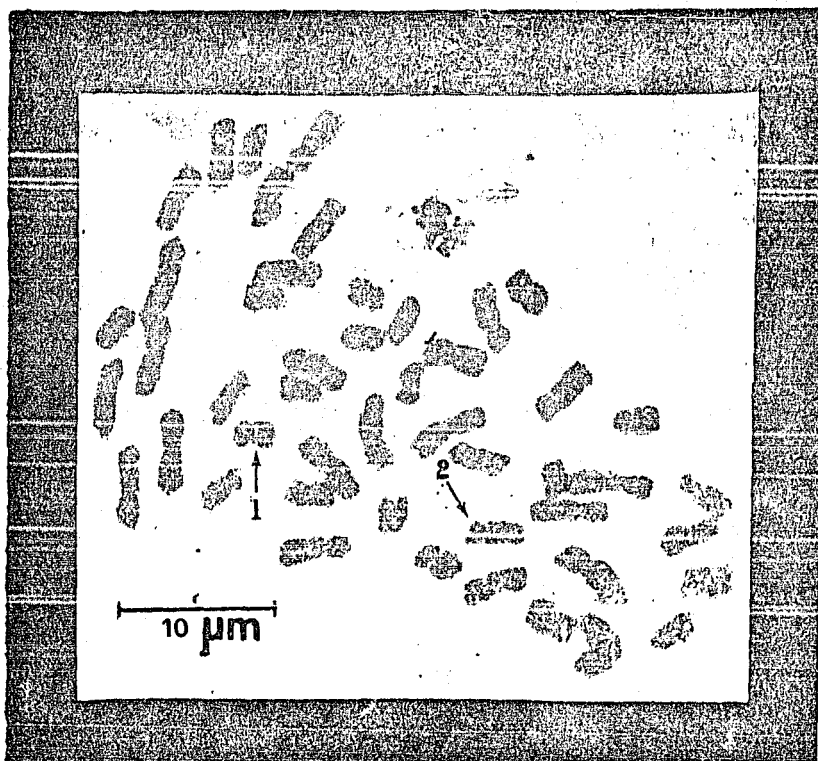


FIGURA 9. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 104 donde se aprecia el número -- cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cro mosoma metacéntrico con satélite normal. 2).- Inversión pericéntrica en cromosoma submetacéntrico con satélite.

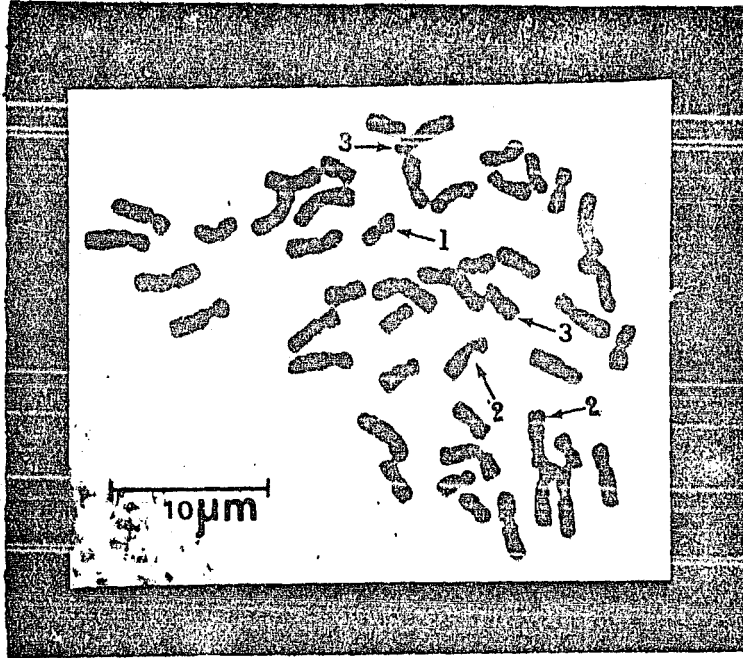


FIGURA 10. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 233 donde se observa el número cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con satélite normal. 3).- Inversión pericéntrica en cromosomas submetacéntricos con satélite.

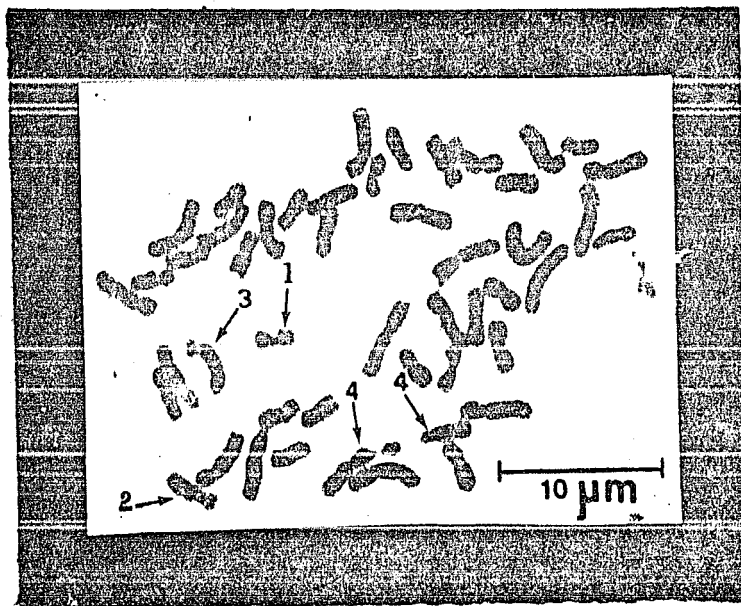


FIGURA 11. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 233 donde se aprecia el número cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- cromosomas submetacéntricos con satélite normal. 3).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria 4).- Inversión pericéntrica en cromosoma submetacéntrico con satélite.

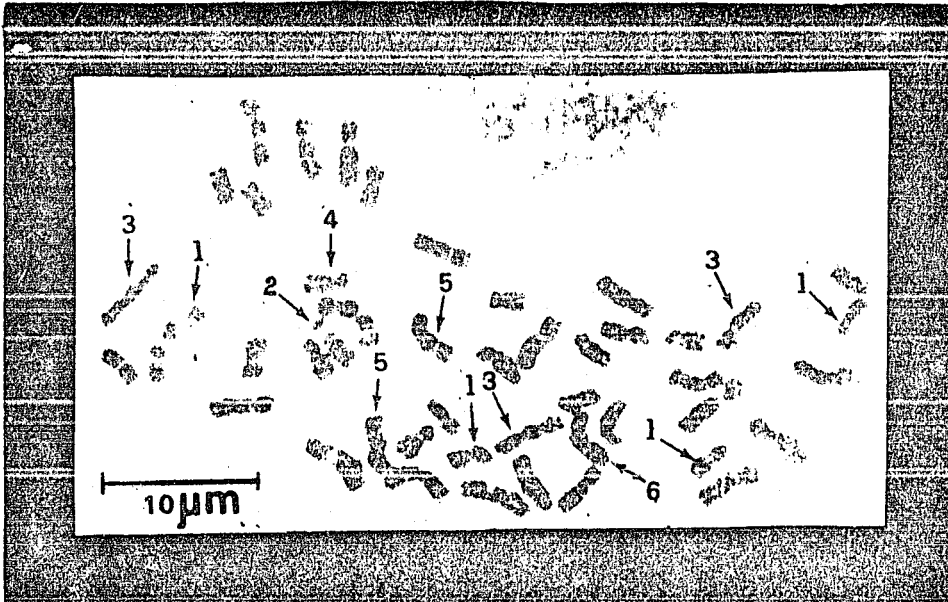


FIGURA 12. Célula somática de Echeandia leptophylla de la población 237 donde se aprecia el número cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con satélite normal. 3).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria. 4).- Inversión pericéntrica en cromosomas submetacéntricos con satélite. 6).- Cromosomas fusionados.

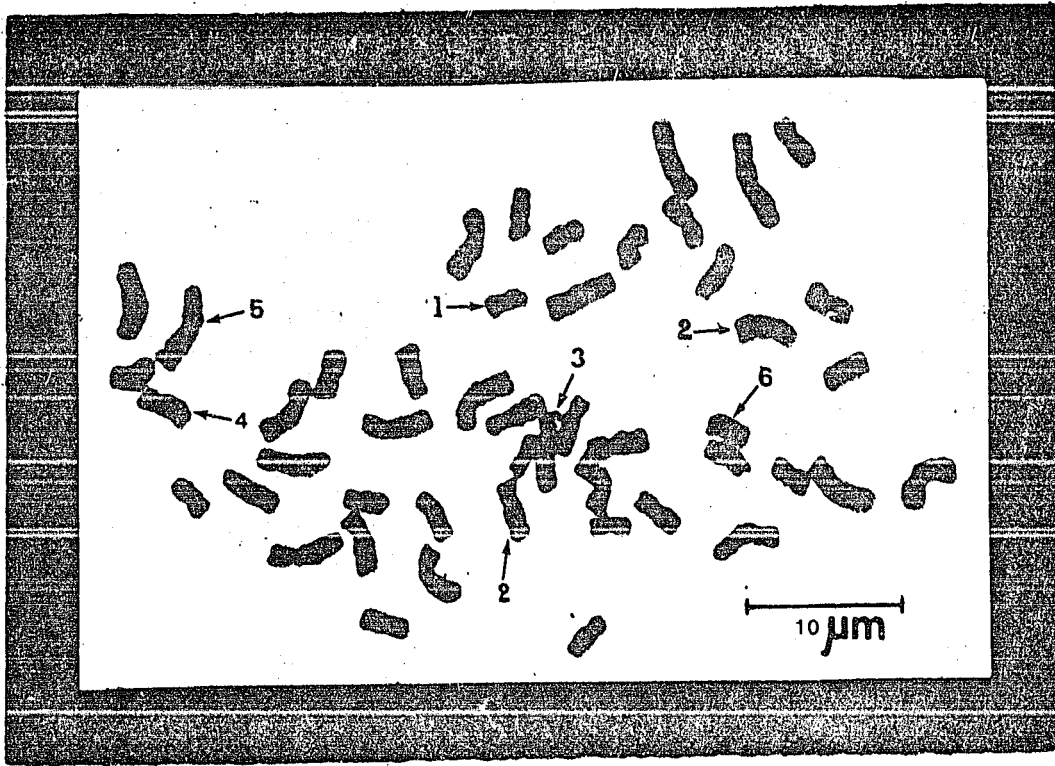


FIGURA 13. Célula somática de *Echeandia leptophylla* de la población 241 donde se aprecia el número cromosómico $2n=48$. Los números indican. 1).- Cromosomas metacéntricos con satélite normal. 2).- Cromosomas submetacéntricos con constricción secundaria. 3).- Inversión pericéntrica en cromosoma submetacéntrico con satélite. 4).- Inversión pericéntrica en cromosoma metacéntrico con satélite. 5).- Unión de un brazo cromosómico a un cromosoma submetacéntrico. 6).- Pérdida de un brazo cromosómico en un cromosoma metacéntrico (delección).

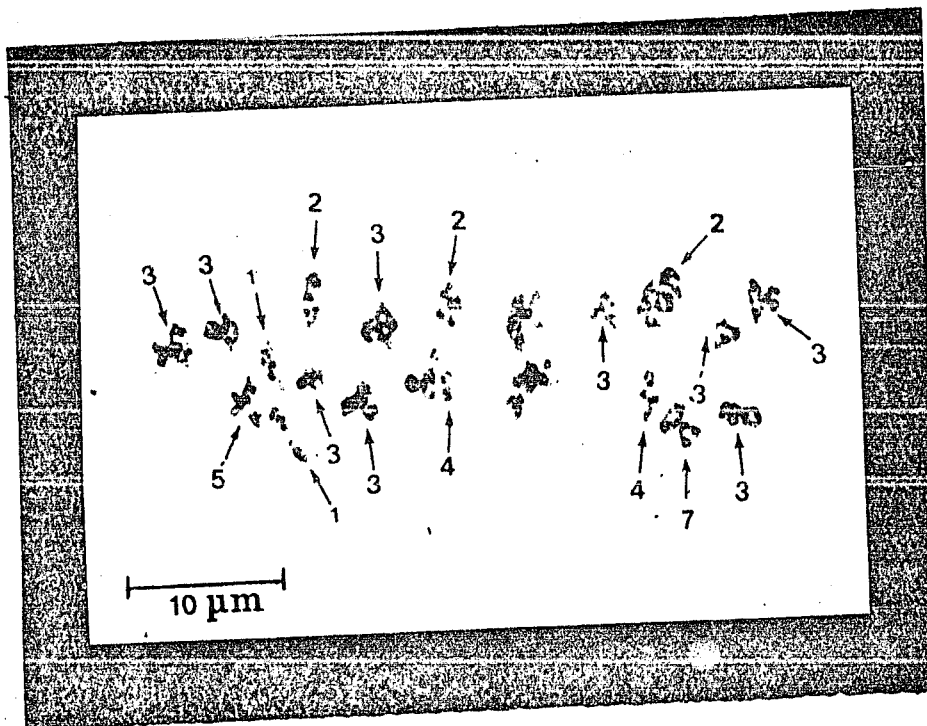


FIGURA 14. Metafase I (MI) de la colecta 241 donde se observan 24 bivalentes. 1).- Muestra bivalentes con quiasmas terminales y coorientación lineal. 2).- Bivalentes tipo anillo con dos quiasmas terminales. 3).- Bivalentes con 1 quiasma terminal y uno a tres intersticiales. 4).- Bivalentes con una asa intermedia y centrómeros terminales. 5).- Bivalente en forma de cruz. 7).- Bivalente que indica una inversión pericéntrica.



FIGURA 15. Metafase I (MI) de la colecta 241 donde se observan 23 bivalentes, los números indican.

1).- Bivalentes con quiasmas terminales y coorientaciones lineales. 2).- Bivalentes tipo anillo con dos quiasmas terminales. 3).- Bivalente con un quiasma terminal y uno a tres intersticiales. 4).- Bivalentes con un asa intermedia y centrómeros terminales. 5).- Bivalentes en forma de cruz y 6).- Univalentes.

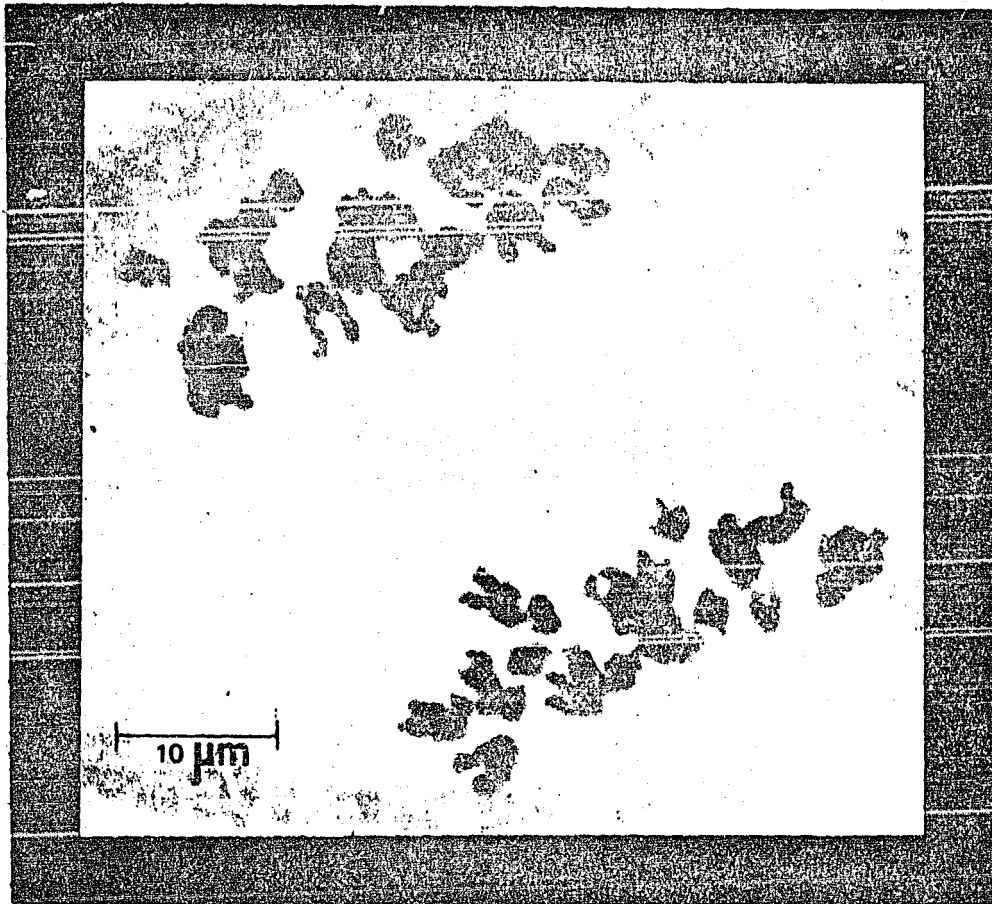


FIGURA 16. Anafase I de la colecta 241 en donde se ve una segregación cromosómica normal.

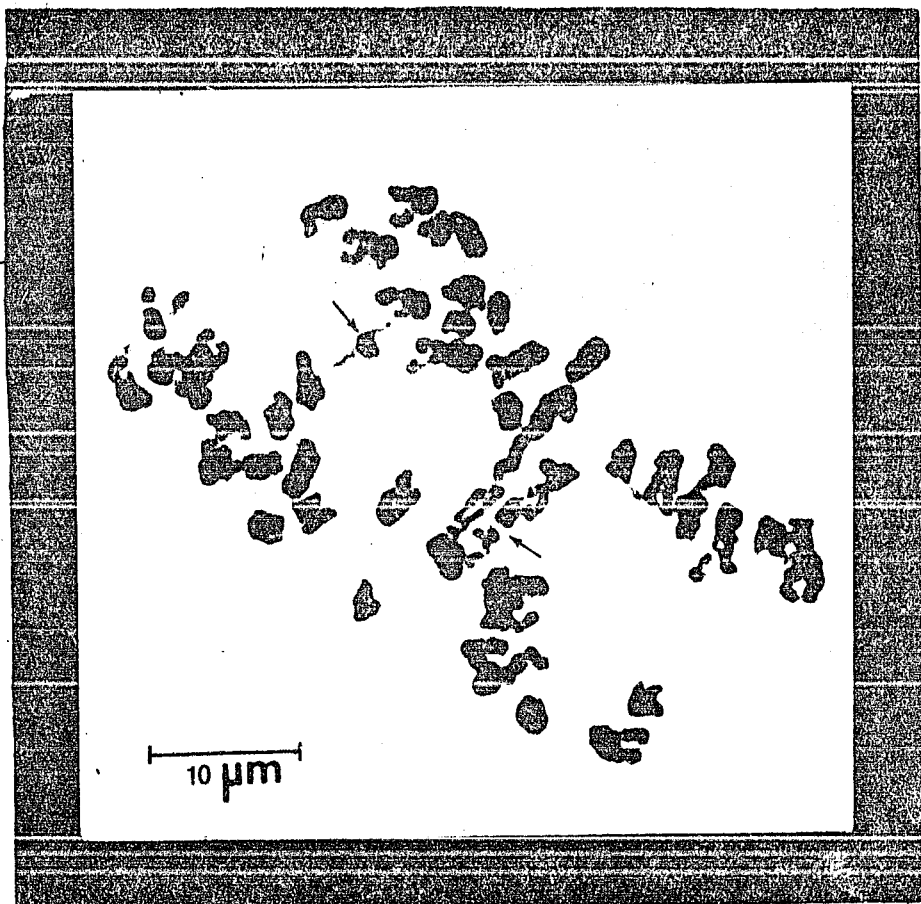


FIGURA 17. Anafase I (AI) de la colecta 241 donde la flecha indica un puente y su fragmento.

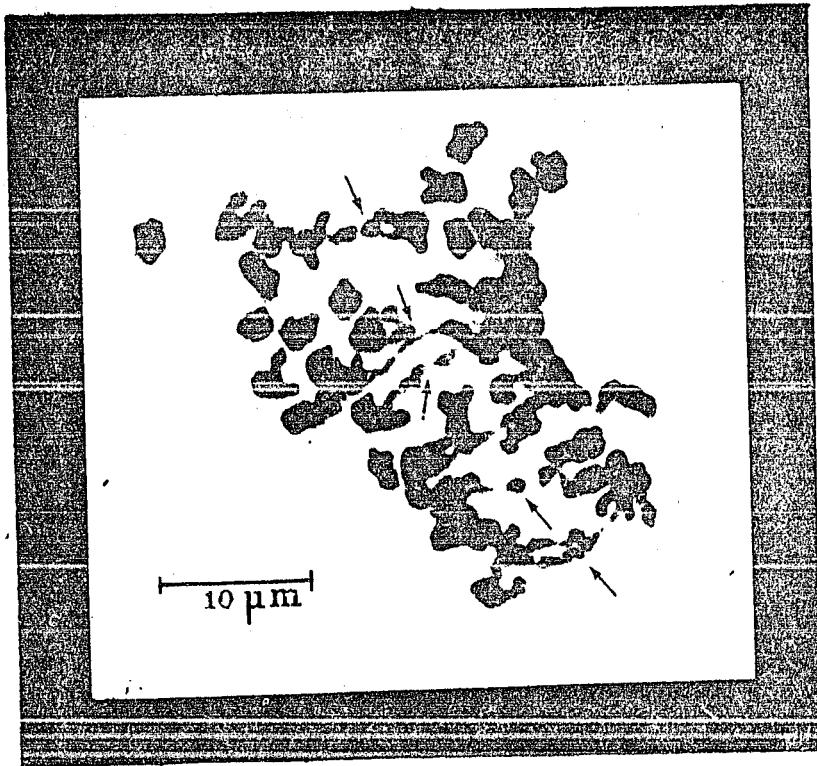


FIGURA 18. Anafase I (AI) de la colecta 241 donde se observan varios puentes con sus fragmentos, in dicados con las flechas.

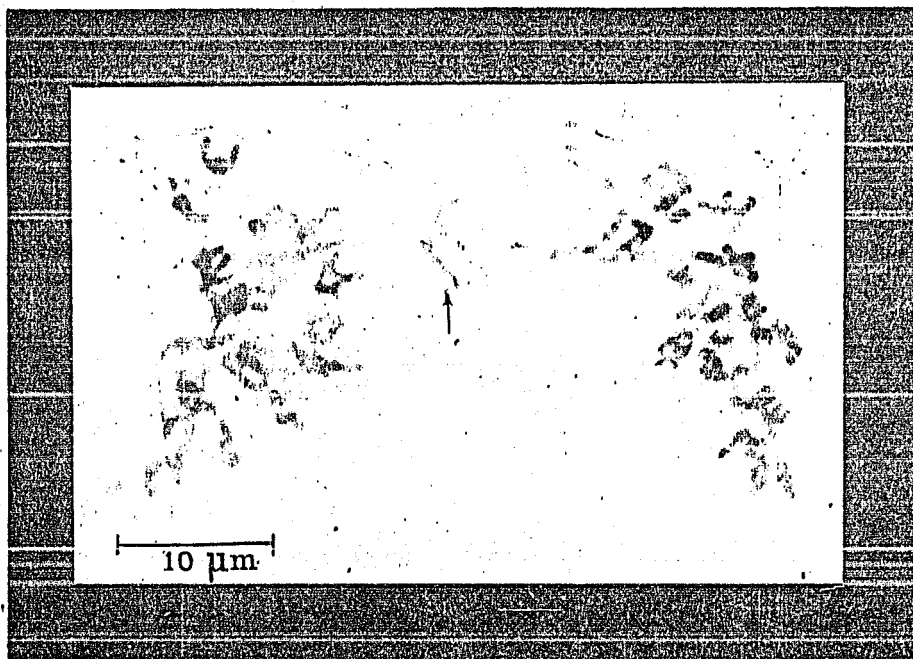


FIGURA 19. Anafase I (AI) de la colecta 241 donde se observan en ella un cromosoma retardado, indicado con la flecha.

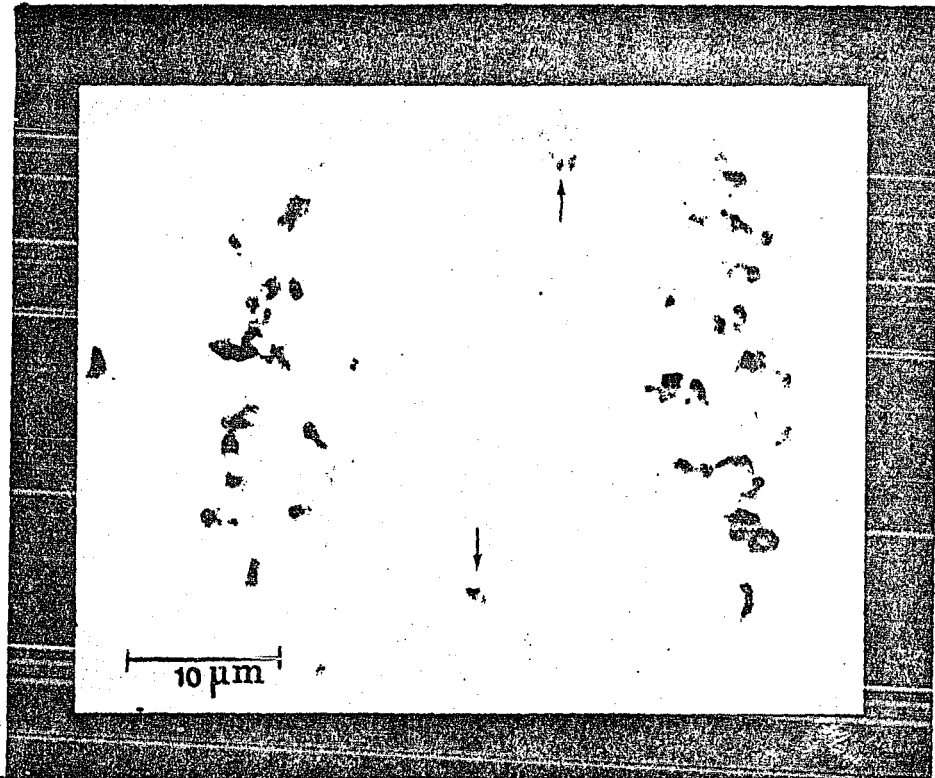
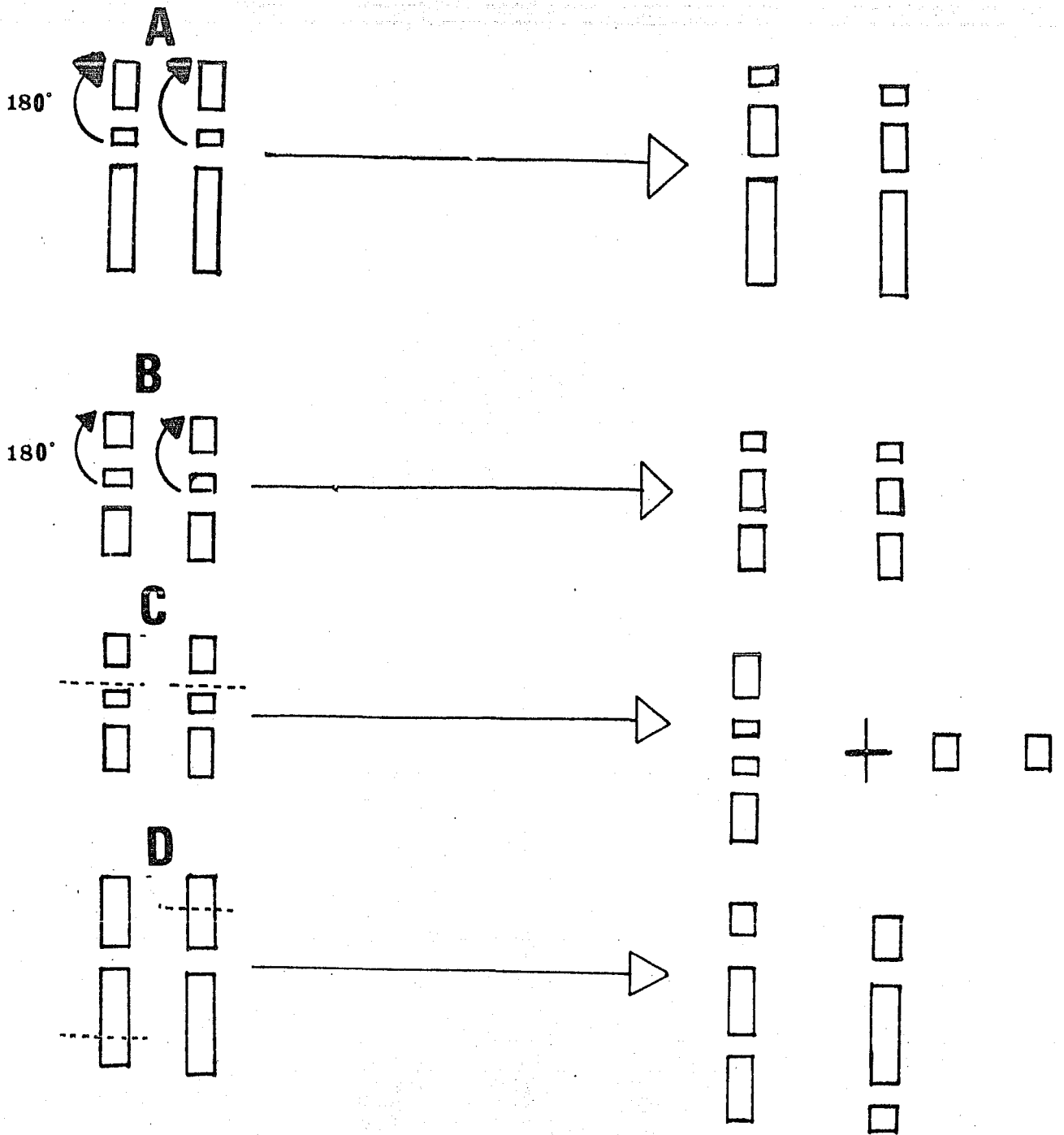


FIGURA 20. Anafase I (AI) de la colecta 241 donde se observan dos cromosomas retardados indicados con las flechas.



ESQUEMA 1. Posibles mecanismos que originaron los rearrreglos estructurales en células poliploides de *Echeandia leptophylla*. A).- Inversión pericéntrica en cromosoma submetacéntrico con satélite. B).- Inversión pericéntrica en cromosoma metacéntrico con satélite. C).- Fusión de dos cromosomas metacéntricos con satélite, los fragmentos tal vez se pierdan en la meiosis o se adhieren a otros cromosomas. D).- Fisión de dos cromosomas e intercambio de los fragmentos entre ellos dando como resultado cromosomas con constricción secundaria.

DISCUSION

El número diploide determinado para Echeandia leptophylla $2n=16$ es congruente con el reportado por Palomino y Romo (en prensa). Otros autores han reportado este número cromosómico así como su número haploide correspondiente ($n=8$) para otras especies del mismo género como son E. terniflora, E. mexicana, E. nana, E. chiapensis y E. gracilis (Schnarf y Wunderlich, 1939; Cruden, 1981, 1986, 1987; Palomino y Romo 1987, en prensa).

El cariotipo encontrado para Echeandia leptophylla difiere con el reportado por Palomino y Romo (en prensa). En el presente trabajo se encontró para E. leptophylla un cariotipo con $3m + 5sm$ de los cuales un par de metacéntricos y otro de submetacéntricos tienen satélite mientras que Palomino y Romo (en prensa) reportan un cariotipo de $2m + 4sm + 2st$, con satélite en los 2 pares de subtelocéntricos. Las diferencias encontradas se deben a que estos autores clasificaron a los dos pares de cromosomas de subtelocéntricos sin incluir el satélite y en este trabajo y de acuerdo a lo propuesto por Naranjo et al. (1986) se incluyó el satélite como parte del brazo del cromosoma correspondiente, observándose entonces que de los dos pares uno resultó metacéntrico y el otro submetacéntrico y no subtelocéntricos como estos autores lo reportan.

En una de las poblaciones de E. leptophylla localizada en el estado de Hidalgo al NE de Pachuca (Colectas 008 y 233) se encontró una serie poliploide completa conformada por lo que se considera como razas cromosómicas distintas (Cruden, com. pers.)

Se encontraron plantas diploides con el 5.5% de aparición, tetraploides ($2n=32$) con el 27.7% y hexaploides ($2n=48$) con el 66.8%. Como se puede observar las plantas diploides y tetraploides están presentes en una muy baja proporción con respecto a las hexaploides. Las series poliploides también se han encontrado en el género Agropyron (Graminae) con números somáticos múltiplos de $x=7$ i.e. 14, 28, 42, 56, y 70.; mientras que en especies de el género Chrysanthemum (Compositae) existe una serie poliploide basada sobre $x=9$ i.e., 18, 36, 54, 72, 90 (Stebbins, 1971). De Wet (1968) también observó poblaciones de Dichanthium annulatum (Juncaceae) en las cuales los diploides son extremadamente raros y representaban cerca del 2% de el total de la población. La baja proporción de los diploides se debe quizá a que, como mencionan Johnson y Packer (1965), probablemente estos individuos vivían en un hábitat estable poco perturbado, predominando entonces en la población; pero si se da una discontinuidad ambiental, es decir si se producen cambios en la topografía o el tipo de vegetación los genotipos diploides ancestrales no se pueden adaptar a las nuevas condiciones ambientales y por lo tanto baja su proporción con respecto al total de las plantas de la población. Esto puede estar sucediendo en las poblaciones de E. leptophylla debido a la gran perturbación que hay en estas localidades ya que estas

plantas por lo regular crecen cercanas a campos de cultivo, acompañando generalmente cultivos de maíz, en zonas de pastoreo y en áreas con vegetación secundaria tales como matorral xerófilo y pastizales.

En las cuatro poblaciones restantes estudiadas se encontraron únicamente plantas hexaploides ($6x$) con $2n=48$, lo que sugiere que en el área que comprende a la localidad de el Noreste de Pachuca exista un centro de origen, distribución y diversificación de esta especie dándose una posterior migración de estas plantas hacia otras áreas. Estos ambientes recién colonizados pueden poseer las mismas condiciones climáticas a las observadas en la localidad de el Noreste de Pachuca, y tener un alto grado de perturbación; luego entonces, como lo indican Johnson y Packer (1965), los poliploides pueden estar presentando una ventaja adaptativa con respecto a los diploides en lo que a colonización se refiere en virtud de que su condición les confiere una mayor plasticidad para responder a las condiciones ambientales adversas. Además de que los poliploides pueden revelar una mayor variedad de genotipos, de ahí que tengan una habilidad superior a colonizar hábitats perturbados. Como lo mencionan Johnson y Packer (1965) los poliploides poseen una gran adaptabilidad ecológica, es decir tienen una superioridad adaptativa (Manton, 1950) sobre sus progenitores diploides y de los individuos tetraploides. De ahí que puede considerarse que las plantas hexaploides de E. leptophylla han colonizado exitosamente otros territorios en comparación a las plantas diploides y tetraploides.

Por otro lado, Johnson y Packer (1965) indican que si no se da un ajuste en el genotipo ocurre la migración o la inevitable extinción y que en todo caso las especies diploides previamente establecidas son eliminadas del área afectada quedando sólo las especies poliploides formadas. Suponemos que esto puede estar sucediendo probablemente en la población del NE de Pachuca donde la baja proporción de plantas diploides y tetraploides, indica que con el paso del tiempo están siendo eliminadas del área.

En cuanto al origen de la poliploidía en sí, esta pudo originarse como lo mencionan Muntzing (1932) y De Wet (1980) a través de la formación de gametos no reducidos; es decir, la poliploidía en E. leptophylla pudo aparecer como consecuencia de la formación de este gametos $2n$, los cuales fecundaron a gametos normales n , afectando así la línea germinal, dando lugar a cigotos triploides. Sin embargo, los individuos triploides son citológicamente inestables ya que poseen tres juegos completos de cromosomas y éstos no tienen la capacidad de asociarse en pares correctos durante la meiosis, por lo que no se segregan normalmente y los gametos que se producen poseen un conjunto desigual de cromosomas (Swanson, 1968). Un ejemplo de esto es el mencionado por Stace (1980) en Dryopteris pseudomas (Aspidiaceae) el cual es un híbrido triploide inestable, de ahí que esta podría ser la causa de no encontrar plantas triploides en la población de E. leptophylla.

En Metafase I en E. leptophylla se observó un apareamiento entre cromosomas considerados como parcialmente homólogos ya que corresponden predominantemente a bivalentes del tipo heteromórfico. Esto es, no se observan trivalentes

tetravalentes o hexavalentes sino un comportamiento típico de un diploide o un alopoliploide. La meiosis de los alopoliploides muestra generalmente bivalentes y algún univalente producido por la interferencia de los cromosomas extraños sobre el apareamiento entre cromosomas homólogos, además de la posible acción del citoplasma de la planta utilizada como madre en el cruzamiento original dada la naturaleza diferente de los genomios parentales (Lacadena, 1981). El comportamiento observado en E. leptophylla sugiere la posibilidad de que esta especie sea de origen alopoliploide y resultado de la cruce entre razas cromosómicas distintas dentro de la misma especie biológica (Cruden, com. pers.).

Cruden ha señalado (com. pers.) la existencia de un complejo poliploide denominado flavescens mismo que comprende especies determinadas anteriormente, por Moore y otros taxónomos, tales como: E. flavescens (2x), E. torreyi, E. condensum (4x) y E. stenocarpum (8x). Cruden menciona haber detectado además de éstos niveles de ploidía, poblaciones hexaploides 6x. Las razas cromosómicas o citotipos mencionados anteriormente pertenecen en ocasiones a poblaciones aisladas geográficamente. Si bien Cruden considera que al realizar un muestreo más amplio en algunas áreas, tales como Pachuca y sistemas montañosos circundantes sería posible encontrar 2x, 4x y 6x dentro de una área geográfica relativamente pequeña. Cruden considera que las especies antes mencionadas descritas por otros taxónomos deben considerarse como una sola especie, esto es: E. leptophylla (= E. flavescens) en base a que si bien presentan distintos niveles de ploidía, sus características morfológicas se sobrelapan y no permiten distinguirlas entre sí; opina, sin embargo, que si es posible separarlas en grupos discretos en base a su nivel de ploidía y ha sugerido dos caminos posibles acerca del origen de los citotipos o razas cromosómicas poliploides: 1) autopoliploidía, 2) hibridación. Los resultados obtenidos en el presente trabajo apoyan la segunda teoría; es decir, el complejo poliploide observado ha surgido al parecer por hibridación entre distintos citotipos ya que la evidencia meiótica encontrada muestra un comportamiento alopoliploide y no autopoliploide. Adicionalmente, Harlan y de Wet (1975) mencionan que el camino más probable para el establecimiento de poliploides en la naturaleza implica no la cruce entre especies lejanas ni la autopoliploidía estricta, sino cruces entre razas, ecotipos y citotipos dentro de una especie biológica. Además es posible que exista un proceso de diferenciación progresiva de los cromosomas lo que conduce a la diploidización del alopoliploide. Esta diferenciación podría ser atribuida bien a la acumulación de modificaciones estructurales que produjeran una divergencia de los juegos cromosómicos de los genomios o bien a alguna alteración en la regulación genética de la meiosis. Es probable que este hecho suceda en las plantas hexaploides de E. leptophylla ya que se observan cromosomas con múltiples rearrreglos estructurales, y se ha visto que estos rearrreglos tienen diferentes porcentajes de aparición en las células de la misma planta; es decir, hay una variación de aparición de los rearrreglos estructurales en las células de la

misma planta presentándose algunos tipos de rearrreglos en unas células y otros tipos de ellos en otras. Esto es, estos cambios se están presentando aparentemente al azar en la planta y no hay una constante o un patrón de aparición de estos rearrreglos estructurales en si se comparan entre células de la misma planta, ya que la variación de éstos es observada entre las diferentes células del mismo tejido de la planta. Los rearrreglos estructurales detectados son: Inversiones paracéntricas y pericéntricas, deleciones y translocaciones desiguales. Estos cambios han sido evidenciados en E. leptophylla en células meióticas y mitóticas mostrando una divergencia de los juegos cromosómicos, propiciando con ello la diploidización. La ventaja adaptativa de este mecanismo radica en que con el incremento de la frecuencia de bivalentes mejora la fertilidad debido a que en la diploidización se lleva a cabo una disyunción cromosómica regular. De este modo a esta especie le favorece tener un apareamiento predominantemente de bivalentes en el nivel tetraploide y hexaploide porque de este modo se mejora la fertilidad de la planta. Kuspira y Bhambhani (1986) observaron en Triticum monococcum (Graminae) que existe una selección para el incremento de formación de bivalentes (diploidización), presentando probablemente E. leptophylla una selección de este tipo.

En E. leptophylla se detectaron en Metafase I bivalentes heteromórficos, comportamiento también observado en un híbrido aloploiploide de la especie Sitanion jubatum (Graminae), por Stebbins (1971) quien plantea que este comportamiento es debido a que los bivalentes tienen un bajo índice de recombinación y predomina la autofertilización. Este autor señala que los bajos índices de recombinación y la predominancia de autofecundación son vías alternas para asegurar una reducción en la recombinación genética, manteniendo así reunidas combinaciones de genes ventajosas adaptativamente para la planta. Este principio puede ser aplicado a todas las especies vivientes en las cuales la frecuente migración ocurre de una localidad a otra y en donde muchas veces grandes poblaciones son formadas en su inicio por unos cuantos individuos fundadores. En tales situaciones se presenta una ventaja al propagarse ampliamente los descendientes de la mayoría de los fundadores exitosos reteniendo la misma combinación genética de los parentales. Las poblaciones conservan así, a lo largo del tiempo, el genotipo más exitoso, facilitando así la colonización de nuevos hábitats. Los bivalentes heteromórficos observados en Metafase I de E. leptophylla indican la presencia de heterocigosidad estructural producida por translocaciones en segmentos cromosómicos. Generalmente en la heterocigosidad estructural en meiosis se forman bivalentes heteromórficos, debido a uno o dos intercambios, como ejemplo de esto es el que se presenta en la especie Oenothera grandiflora (Onagraceae). La explicación más plausible para la persistencia de la heterocigosidad de la translocación en estas plantas es la superioridad adaptativa de los heterocigotos sobre los individuos homocigóticos de la población.

Es evidente que citológicamente toda la progenie forme bivalentes heteromórficos y así la mayoría pueden ser heterocigóticos estructurales los cuales surgen a través de una unión entre dos gametos que tienen cromosomas con diferentes rearrreglos estructurales. Los intercambios involucran varios segmentos cromosómicos de gran longitud que surgen de apareamiento de cromosomas no homólogos los cuales tienen segmentos rearrreglados y normalmente se aparean en forma de bivalentes y no de multivalentes (Stebbins, 1971).

En E. leptophylla los mecanismos Citogenéticos involucrados en la evolución de la especie son al parecer básicamente dos: 1) la poliploidía, y 2) Los rearrreglos cromosómicos estructurales diversos. Stebbins (1971) postula que en la naturaleza la prosperidad de la poliploidía puede ser acompañada por otros procesos genéticos evolutivos los cuales compensan las desventajas adaptativas iniciales de los nuevos poliploides. Se pueden postular dos clases de procesos; 1) una modificación gradual de los genotipos a través de la mutación, recombinación genética y selección; y 2) una modificación mayor a través de la hibridación. Uno u otro estos mecanismos esta precedido o seguido por la duplicación cromosómica, la cual es siempre seguida por la selección natural. Debido a que E. leptophylla se desarrolla en hábitats con condiciones ambientales adversas, se está dando la poliploidía junto con rearrreglos estructurales complejos. Es posible que tanto la poliploidía como los rearrreglos estructurales se deban a mutaciones espontáneas ya que como menciona Grant (1952), las condiciones medio ambientales pueden influir en la frecuencia de formación de gametos no reducidos. Este autor estableció que la frecuencia de gametos no reducidos fue incrementada en Gilia (Polemoniaceae) por condiciones adversas de crecimiento tales como: la sequía, el calor, suelos calcáreos etc. También Skiebe (1965) mostró que los regímenes de temperatura tienen efectos notables en la producción de gametos no reducidos. En E. leptophylla las condiciones perturbadas en las que se desarrolla probablemente pueden estar influyendo en la formación de gametos no reducidos. Stebbins (1971) señala que los rearrreglos estructurales ocurren por alteraciones drásticas en los medios ambientales y cita como ejemplo a Crepis (Asteraceae) donde ocurren translocaciones múltiples debido a cambios drásticos en las condiciones ambientales. Todo esto puede ser aplicado a E. leptophylla pues como se mencionó anteriormente crece en condiciones medio ambientales perturbadas, donde la vegetación original ha sido desmontada y sustituida por vegetación secundaria o campos de cultivo y zonas de pastoreo.

E. leptophylla presenta reproducción asexual similar a la observada en otras especies del género y de la familia Liliaceae como Nothoscordum spp. y Allium sativum (Koul, 1970), Stebbins (1971) postula que dentro de las hierbas perennes existe una correlación entre la reproducción vegetativa eficiente (particularmente por rizomas y estolones) y altos porcentajes de poliploidía. Esta correlación es particularmente evidente en las Graminae, en la tribu Hordeae, por ejemplo en Hordeum donde la reproducción asexual coadyuva a el establecimiento de los

poliploides. Stebbins (1971) propone que los poliploides en sus estadios iniciales dependen particularmente de combinaciones de circunstancias especialmente favorables y que afectan su supervivencia y perpetuación. Una reproducción asexual puede también conferirle a la especie la facilidad de mantener un estado de heterocigosidad y el correspondiente vigor híbrido resultante (Dobzhansky, 1975). En resumen, la apomixis facilita el establecimiento de los poliploides además de que con ello se perpetúan los genotipos rearrreglados ya que constituye un medio para una rápida colonización de hábitats disponibles con genotipos más adaptados. Estos genotipos con una gran ventaja para algunas plantas silvestres y cultivadas especialmente para las últimas se propagan por medio de la apomixis. De Wet y Harlan (1970) encontraron que el modo de reproducción apomíctica es heredado como un carácter dominante sobre la sexualidad. Estos autores observaron en el género Dichanthium (Poaceae) que la formación preferencial de bivalentes aseguraba la producción de gametos sexuales funcionales de machos y hembras y mencionan que la reproducción asexual no necesariamente excluye a la presencia de reproducción sexual; es decir, puede ocurrir reproducción sexual entre biotipos apomícticos. En E. leptophylla la apomixis puede estar favoreciendo como menciona Dobzhansky (1975) el establecimiento de los poliploides para colonizar hábitats disponibles y también para conservar el genotipo que es apto para sobrevivir en esas condiciones ambientales aun cuando también presentan reproducción sexual. Por otro lado como proponen De Wet y Harlan (1966) la formación de bivalentes en E. leptophylla asegura la producción de gametos sexuales funcionales. Esto es a pesar de que con la reproducción asexual no se excluye la reproducción sexual.

La aneuploidía fue observada en un individuo de E. leptophylla con $2n=47$, la aneuploidía ha sido observada también en Triticum aestivum (Graminae) (Sears 1954; Riley Kimber and Law 1967), en Nicotiana tabacum (Solanaceae) (Olmo 1935; Clausen 1941) y en muchas otras plantas. En E. leptophylla la aneuploidía pudo surgir a través de irregularidades en la distribución de los cromosomas en meiosis de los poliploides (Lacadena, 1981) como se observó en nuestros análisis en Anafase I de la meiosis, es decir a través de una no disyunción cromosómica. La aneuploidía es mejor tolerada en poliploides que en diploides. De Wet y Borgaonkar (1963) mencionan que los aneuploides presentan una desventaja adaptativa en comparación con los euploides reportándolo en el género Dichanthium (Graminae) donde las plantas aneuploides son menos vigorosas que los euploides. En este caso, al parecer la selección natural está actuando sobre los individuos aneuploides de ahí que se hayan observado muy pocos individuos considerándose su presencia muy rara. Este fenómeno es aplicable a E. leptophylla dado que la ocurrencia de individuos aneuploides en la población es casi inexistente.

En el análisis meiótico de E. leptophylla se observaron puentes con fragmentos en Anafase I lo que sugieren que en E. leptophylla ocurren inversiones paracéntricas. Así mismo se detectaron cromosomas retardados lo que podría explicar el

análisis mitótico también se han detectado inversiones pericéntricas en cromosomas metacéntricos y submetacéntricos con satélite.

En E. leptophylla han habido cambios estructurales en los cromosomas los cuales han alterado la simetría de los cariotipos. Los cambios sucesivos han involucrado diferentes pares de cromosomas que pueden resultar en rearrreglos muy frecuentes de el cariotipo. La evolución de el cariotipo de E. leptophylla al parecer ha implicado además cambios en el nivel de ploidía (aneuploidías y poliploidías). Se puede decir entonces que los mecanismos Citogenéticos que han operado en E. leptophylla han permitido que las plantas poliploides con cariotipos rearrreglados se establezcan exitosamente en virtud a la plasticidad genética presentada lo que les ha permitido colonizar nuevos hábitats como son zonas de pastoreo, zonas de cultivo y zonas perturbadas en general por el hombre. Adicionalmente, cabe tener en mente que estos mecanismos evolutivos pueden significar no sólo el origen de variabilidad genética y un camino posible para la formación de nuevas especies.

CONCLUSIONES

1.- Se obtuvo un $2n=16$ para Echeandia leptophylla su cariotipo está formado por $3m + 5sm$ de los cuales un par de metacéntricos y otro de submetacéntricos tienen satélite. Estos resultados concuerdan con el $x=8$ reportado para el género.

2.- De 5 poblaciones analizadas en la ubicada en el Estado de Hidalgo al NE de Pachuca se encontró una serie poliploide formada por individuos diploides $2n=16$, tetraploides $2n=32$ y hexaploides $2n=48$; por lo que se sugiere que este lugar es uno de los centros de origen y diversificación de la especie.

Las cuatro poblaciones restantes están distribuidas en hábitats perturbados y solo se observaron plantas hexaploides; condición que probablemente facilita a ésta especie la colonización de estos ambientes ecológicos.

3.- La observación de bivalentes en Metafase I de la meiosis en las plantas $6x$ de E. leptophylla, hace suponer que estas plantas son aloploiploides, debido a que el comportamiento de los aloploiploides muestra generalmente bivalentes y algún univalente. Los bivalentes que se observaron en E. leptophylla son bivalentes heteromórficos producto de intercambios que involucran a varios segmentos cromosómicos por lo que el apareamiento de cromosomas no homólogos, con segmentos rearrreglados, será normalmente de bivalentes y no de multivalentes.

4.- En todas las plantas $4x$ y $6x$ se observaron rearrreglos cromosómicos, los más relevantes fueron inversiones pericéntricas y paracéntricas, translocaciones desiguales y deleciones, detectándose algunos de estos en MI y AI de la meiosis mientras que otros fueron determinados en los cromosomas somáticos de estas plantas.

5.- Así mismo se observó una planta aneuploide con $2n=47$ en una de las poblaciones hexaploides.

6.- En base a este análisis se propone que los mecanismos Citogenéticos involucrados en la evolución cromosómica de Echeandia leptophylla han sido fundamentalmente la poliploidía y los rearrreglos estructurales. Los resultados obtenidos muestran una aparente correlación entre poliploidía, rearrreglos estructurales y tipo de hábitat en el que estas plantas se encuentran. Al parecer estos mecanismos han conferido una mayor plasticidad a estas plantas permitiéndoles colonizar hábitats perturbados con vegetación secundaria. Así mismo se considera que tanto la aloploiploidización como la capacidad de estas plantas para reproducirse vegetativamente, han jugado un papel importante en el establecimiento y mantenimiento de los distintos niveles de ploidía y rearrreglos estructurales observados.

BIBLIOGRAFIA

- Aastveit, K., 1968. Variation and selection for seed set in tetraploid rye. *Hereditas*, 60: 294- 316.
- Ainsworth; C.C., Parker, J.S. and Horton, D.M.1983. Chromosome variation in Scilla autumnalis. Kew Chromosome Conference II. George Allen & Uwin.
- Allard. R.W.1975. Principios de la mejora genética de las plantas. Omega., España. 498 pp.
- Armstrong., K. C. 1985b. Chromosome pairing failure in an intersectional amphiploid of Bromus altissimus X B. arvensis. *Can. J. Genet. Cytol.* 27: 705- 709.
- Astaurov, B.L., 1969. Experimental polyploidy in animal. *Annual Rev. Genet*, 3: 99- 126.
- Babcock, J. B., and G.L. Stebbins. Jr. 1938. The American species of Crepis. Carnegie Inst. Washington Publ., 504.
- Becak, M.L., Denaro, L., and Becak, W., 1970. Polyploidy and mechanisms of karyotypic diversification in Amphibia. *Cytogenetics*, 9: 225- 238.
- Bender. K., and H. Gaul. 1966. Zur frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. *Z. Pflanzenzuecht.* 56: 164- 183.
- Brandham, P.E., 1977. The meiotic behavior of inversions in polyploid Aloineae I: Paracentric inversions. *Chromosoma (Berl)*. 62: 69- 84.
- Bremer, G., and D.E. Bremer- Reinders. 1954. Breeding of tetraploid rye in the Netherlands. I. Methods and cytological investigations. *Euphytica*, 3:49- 63.
- Brewbaker, J.L.1964. Interspecific hybridization in the genus Leucaena. Documento inédito.
- Bridges, C.B., 1917. Deficiency. *Genetics*, 2: 445.
- Bridges, C.B., 1919. Duplications. *Anat. Rec.*, 15: 357.
- Bruere, A.N.; Zartman, D.L., and Chapman, H.M., 1974. The significance of the G- bands and C-bands of three Robertsonian translocations of domestic sheep (Ovis aries). *Cytogenet. Cell. Genet.*, 13:479- 488.
- Bungenberg, de Jong, C.M.1957. Polyploidy in animals. *Bibliog. Genetica*, 17:111- 228.
- Bye. R., Linares E., Ramamoorthy T. P. Garcia F. Collera D., Palomino G., and Corona V. 1987. Agastache mexicana Subsp. xolocotziana (Lamiaceae) a New Taxon From The Mexican Medicinal Plant. *Phytologia* 62: 157- 163.
- Camp, W. H. and C. I. Gilly. 1943. The structure and origin of species. *Brittonia* 4:325- 358.
- Clausen, R.E. 1941. Monosomic analysis in Nicotiana tabacum. *Genetics*, 25: 145.
- Clausen, J., Keck, D.D., and Hiesey, W.M.1945. Experimental studies on the nature of species. *Publ. Carneg. Instn.*, 564, pag. 174.

BIBLIOGRAFIA

- Aastveit, K., 1968. Variation and selection for seed set in tetraploid rye. *Hereditas*, 60: 294- 316.
- Ainsworth; C.C., Parker, J.S. and Horton, D.M.1983. Chromosome variation in Scilla autumnalis. Kew Chromosome Conference II. George Allen & Uwin.
- Allard. R.W.1975. Principios de la mejora genética de las plantas. Omega., España. 498 pp.
- Armstrong., K. C. 1985b. Chromosome pairing failure in an intersectional amphiploid of Bromus altissimus X B. arvensis. *Can. J. Genet. Cytol.* 27: 705- 709.
- Astaurov, B.L., 1969. Experimental polyploidy in animal. *Annual Rev. Genet.*, 3: 99- 126.
- Babcock, J. B., and G.L. Stebbins. Jr. 1938. The American species of Crepis. Carnegie Inst. Washington Publ., 504.
- Becak, M.L., Denaro, L., and Becak, W., 1970. Polyploidy and mechanisms of karyotypic diversification in Amphibia. *Cytogenetics*, 9: 225- 238.
- Bender. K., and H. Gaul. 1966. Zur frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. *Z. Pflanzenzuecht.* 56: 164- 183.
- Brandham, P.E., 1977. The meiotic behavior of inversions in polyploid Aloineae I: Paracentric inversions. *Chromosoma* (Berl). 62: 69- 84.
- Bremer, G., and D.E. Bremer- Reinders. 1954. Breeding of tetraploid rye in the Netherlands. I. Methods and cytological investigations. *Euphytica*, 3:49- 63.
- Brewbaker, J.L.1984. Interspecific hybridization in the genus Leucaena. Documento inédito.
- Bridges, C.B., 1917. Deficiency. *Genetics*, 2: 445.
- Bridges, C.B., 1919. Duplications. *Anat. Rec.*, 15: 357.
- Bruere, A.N.; Zartman, D.L., and Chapman, H.M., 1974. The significance of the G- bands and C- bands of three Robertsonian translocations of domestic sheep (Ovis aries). *Cytogenet. Cell. Genet.*, 13:479- 488.
- Bungenberg, de Jong, C.M.1957. Polyploidy in animals. *Bibliog. Genetica*, 17:111- 228.
- Bye. R., Linares E., Ramamoorthy T. P. Garcia F. Collera D., Palomino G., and Corona V. 1987. Agastache mexicana Subsp. xolocotziana (Lamiaceae) a New Taxon From The Mexican Medicinal Plant. *Phytologia* 62: 157- 163.
- Camp, W. H. and C. I. Gilly. 1943. The structure and origin of species. *Brittonia* 4:325- 358.
- Clausen, R.E. 1941. Monosomic analysis in Nicotiana tabacum. *Genetics*, 25: 145.
- Clausen, J., Keck, D.D., and Hiesey, W.M.1945. Experimental studies on the nature of species. *Publ. Carneg. Instn.*, 564, pag. 174.

- Conger, A. D. and L.M. Fairchild. 1953. A quick freeze method for making smear slides permanent. *Stain. Technol.* 28(6): 281- 283.
- Crowley, J.G., and H. Rees. 1968. Fertility and selection in tetraploid Lolium. *Chromosoma*, 24:300- 308.
- Cruden, R.. 1981. New Echeandia (Liliaceae) from Mexico. *Sida* 9(2): 139- 146.
- Cruden, R. 1986. New species of Echeandia (Liliaceae) from Central America. *Phytologia*, 59(6): 373- 379.
- Cruden, W. R. 1987. New species of Echeandia (Liliacea) from Nueva Galicia. *Contr. University of Michigan Herbarium.* 16: 129- 133.
- Darlington, C. D. 1929. *J. Genet.* 21, 207- 286.
- Darlington, C.D. 1937. What is a hybrid? *J. Hered.* 28,308.
- Darlington, C.D., and Moffet, A.A., 1930. Primary and Secondary chromosome balance in Pyrus. *J. Genet.*, 23: 129- 151.
- Delbruck, M., and Stent G.S., 1957. On the mechanism of DNA replication. In Mc Elroy, W.D., and B. Glass *The chemical Basis of Heredity.* Johns Hopkins Press Baltimore. - De Vries, H. 1901. *Die Mutations theorie* Bd. I. Veit & Comp. /Leipzig.
- De Wet, J. M., and Borgaonkar D.S., 1963. Aneuploidy and apomixis in Bothriochloa and Dichanthium (Graminae). *Bot. Gaz.* 124: 473- 440.
- De Wet, J.M.J., 1968c. Diploid- tetraploid- haploid cycles and the origin of variability in Dichanthium agamospecies. *Evolution* 22: 394- 397.
- De Wet, J.M.J. 1980. Origins of polyploids. This Volume, P.3.
- De Wet, J.M.J., and J.R. Harlan. 1966. Morphology of the compilospecies Bothriochloa intermedia. *Amer. J. Bot.* 53: 94- 98.
- De Wet, J.M.J. and Harlan J.R. 1970. Apomixis, polyploidy and speciation in Dichanthium. *Evolution* 24: 270- 277.
- De Wet, J. M. J. 1971. Polyploidy and evolution in plants. *Taxon* 20: 29- 36.
- Dobzhansky, T. 1975. *Genética del Proceso Evolutivo.* Edit. Extemporaneos. 463 pp.
- Eldridge, F.E., 1974. A dicentric Robertsonian translocation in a Dexter Cow. *J. Heredity*, 65: 353- 355.
- Fernald, M. 1940. Some spermatophytes of Eastern North America. *Rhodora* 42: 239- 246.
- Fisher, H.E., Randolph. 1939. The occurrence of parthenogenetic diploids in tetraploid maize. *Proc. Mat. Acad. Sci. USA* 25: 161- 164.
- Ford, C.E. and Hamerton, J.L. 1956. *Stain Tech.* 31, 297.
- Garcia, V.A. 1975. *Manual de Técnicas de Citogenética.*

- Colegio de Postgraduados. Chapingo, Mexico.
- Garcia, V.A.1984. Estudio cromosómico en Zebrina pendula Schnizl. (Commelinaceae) I.Variación en el número cromosómico a nivel tetraploide, n.f. 28. Agrociencia 58
 - Gilles, A., and Randolph F.1951. Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of ten years. Am. J. Bot. 38: 12- 17.
 - Giovanni, Z. 1977. La vida de las plantas. Colección Temática. España. 308 pp.
 - Grant. V. 1952. Cytogenetics of the hybrid Gilia millefoliata X achilleaefolia. I variations in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. Chromosoma 5: 372- 390.
 - Grant. V. 1963. The origin of adaptations. Colombia Univ. Press, New York.
 - Gupta, P.K., and Fedak, G.1985. Genetic control of meiotic chromosome pairing in polyploids in the genus Hordeum. Can. J. Genet. Cytol. 27: 515- 530.
 - Gustavsson, I. Hegeltorn, M., Zech, L., and Reiland, S.1973. Identification of the chromosomes in a centric fusion /fission polymorphic sistem of the pig (Sus crofa L.). Hereditas, 82: 260- 262.
 - Gustavsson, I., Hageltorn, M., and Zech, L. 1976. Identification of the 1 /29- translocation in Sweedish Red and white (SRB) cattle breed by utilization of new staining techniques. Hereditas, 82: 260- 262.
 - Harlam, J.R. and De Wet J.M.J. 1970. Apomixis, Polyploidy, and speciation in Dichanthium. Evolution 24: 270- 277.
 - Harlan, J. R. and de Wet J. M. J. 1975. The origins of polyploidy. Botanical Review 41 (4): 361- 391.
 - Hazarika, M.M., and Rees H. 1967. Genotypic control of chromosome behavior in rye. X. Chromosome pairing and fertility in autotetraploids. Heredity, 22: 317- 332.
 - Heitz, E. 1936. Die Nucleal- Quetsch methode. Berd. bot. Ges. 53: 870.
 - Hilpert, G. 1957. Effect of Selection for meiotic behavior in autetraploid rye. Hereditas, 43: 318- 322.
 - Hutchinson, J.B., Silow J.B. and Stephens.1947. The evolution of Gossypium. Oxford Univ. Press, Oxford.
 - Ivanov, M.A.1938. Experimental production of haploids in Nicotiana rustica L. Genética, 20: 295- 397.
 - Johannsen, W. 1909.Elemente der exakten Erblchkeits lehre. Fischer /Jena.
 - John, B.1976.Population Cytogenetics. Edward Arnold LTD London. 138 pp.
 - Johnson, A.W., and Packer, J.G. 1965. Polyploidy and Environment in Arctic Alaska. Science 148: 237- 239.
 - Jones, K. 1977.The role of Robertsonian change in karyotype evolution in higher plants. En Chromosomes Today, Vol. 6 . (Proc. 6th Inter. Chromosome Conference, Helsinki), pp. 121- 129. - Jones, K. 1978.

- Aspects of chromosome evolution in higher plants. In advances in Botanical Research, H.H. Woolhouse (ed) Academic Press, San Francisco. pp. 119- 194.
- Kempanna, C., and Riley, R., 1964. Secondary association between genetically equivalent bivalents. *Heredity*, 19: 289- 299.
 - Kenton, A.1978. Giemsa C- banding in Gibasis (Commelinaceae). *Chromosoma* 65: 309- 324.
 - Kenton, A. 1986. Importancia de los cromosomas en la especiación y evolución como base para el conocimiento y caracterización de especies vegetales con valor potencial. pp. 11- 36. En III seminario Maximino Martinez, La aplicación de la Citogenética en el conocimiento biológico de los recursos vegetales en Mexico 1986. Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM.
 - Khoshoo, T. N. 1962. Proc. Summers School Bot., Darjeeling, 119- 135.
 - Khoshoo, T. N. 1968. *Chromosomes Today*, 2, 236- 240.
 - Kimber F., and Riley R.1963. Haploid angiosperms. *Bot. Rev.* 29, 480.
 - Klekowski, E.J., and Baker H.G.1966. Evolutionary significance of polyploidy in Pteridophyta. *S.*, 153: 305- 307.
 - Koller, P. C.1942. A New technique for mitosis in tumours. *Nature* 149: 193.
 - Kossel, A. 1884. Uber einen peptonartigen Best and tel des Zellkerns. *Z. physiol.chemie* 8, 511.
 - Koul. A. K. and Gohil 1970. Causes averting sexual reproduction in Allium sativum. *Cytologia*, 35: 197- 202.
 - Kuspira, J.R.N. Bhambhani, Sadasivaia H., and Hayden D.1986. Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of Triticum monococcum. III. Cytology, breeding behavior fertility, and morphology of autotriploids. *Can. J. Genet. Cytol.* 28: 867- 887.
 - Lacadena, J.R.1981. *Genética. A.G.E.S.A. Madrid.*, 1303 pp.
 - Lacadena, J.R., and Puertas, M.J., 1969. Secondary association of bivalents in an allohexaploid, Aegilops triaristata Willd. 6x. *Genét. Ibérica*, 21: 191- 209.
 - Ladizinsky, G., and Fainstein, R., 1978. A case of genome partition in polyploid oats. *Theor.Appl. Genet.*, 51: 159- 160.
 - Lawrence, W.J.C.,1931. The secondary association of chromosomes. *Cytologia.* 2: 352- 384.
 - Levan,A., Fredga, K. and Sandberg, A.A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas, Lund*, 52: 201- 220.
 - Levitsky, G.A.1931a. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.* 27, 103- 169.
 - Love, A. 1951.Taxonomical evaluation of polyploids. *Caryologia*, 3: 263- 284.
 - Love, A.1964. The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon* 13: 33- 45.
 - Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the

- Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge Univ. Press, London.
- Matthey, R. 1945. L'évolution de la formule chromosomale chez les vertébrés. *Experientia* 1, 50 and 78.
- Matthey, R. 1954. La polyploidie animale naturelle. Proc. 9th Int. Cong. Genetic. *Caryologia*, vol. Suppl. 1954: 302- 306.
- Mc Clintock, B., 1941. The stability of broken ends of chromosomes in Zea mays. *Genetics*, 26: 234- 282.
- Mc Collum, G.D. 1958. Comparative studies of chromosome pairing in natural and induced tetraploid Dactylis. *Chromosoma*. 9: 571- 605.
- Mc Vaugh, R. 1941. A monograph on the genus Downingia. Mem. Torrey Bot. Club 19(4): 12- 13.
- Muntzing, A., 1932. Cytogenetic investigations on synthetic Galeopsis tetra hit. *Hereditas*, 16: 105- 154.
- Muntzing, A. 1951. Cyto- genetic properties and practical value of tetraploid rye. *Hereditas*, 37: 17- 84.
- Muntzing, A. 1956. Chromosomes in relation to species differentiation and plant breeding. Conference on Chromosomes Lecture, 6: 161- 197
- Naranjo, C.A., Poggio L. and Brandham P.E. 1983. A practical method of chromosome classification on the basis of centromere position. *Genética*, 62: 51- 63.
- Naranjo, C.A., Poggio L. and Brandham P.E. 1986. A new template for direct morphological classification of chromosomes. *Darwiniana* 27 (1- 4): 39- 41.
- Olmo, H.P., 1935. Genetical studies of monosomic types of Nicotiana tabacum. *Genetics*, 20: 286- 300.
- Ornduff, R., 1970. Cytogeography of Nymphoides (Menyanthaceae). *Taxon* 19: 715- 719.
- Painter, T.S., and Muller, H.J., 1929. Parallel cytology and genetics of induced Translocations and deletions in Drosophila. *J. Heredity*, 20: 287.
- Pal, M., and Pandey R.M. 1982. Decrease in quadrivalent frequency over a 10 year period in autotetraploids in two species of grain amaranths. *Cytologia*, 47: 795- 801.
- Palomino G., Lechuga Z., y Scheinvar L. 1987. Estudio Citogenético de dos especies y una variedad del género Nyctocereus (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48.
- Palomino G., and Mercado P. 1983. Cytological studies in the genus Oxyrhynchus (Leguminosae). Kew Chromosome Conference II. George Allen & Unwin.
- Palomino G., Mercado P. and Ramamoorthy T.P. 1986. Chromosome of Salvia subgenus Calosphace. A Preliminary Report. *Cytologia* 51:381- 386.
- Palomino, G. and Romo (en prensa). Karyotypical studies in two Mexican species of Echeandia Ort. (Liliaceae) the Southwestern *Naturalist* (En prensa).
- Palomino, G. and Romo, V. 1987. In IOPB Chromosome number reports *Taxon* 36(1): 282- 285.
- Palomino G., Romo V. y Ruenes R. (en prensa). Fisiones

- espontáneas en cromosomas metacéntricos de Nothoscordum bivalve (L.) Britt. (Alliaceae). Sociedad Botánica de México.
- Palomino G., Viveros R. and Bye R. 1968. Cytology of five Mexican species of Datura L. (Solanaceae). The Southwestern Naturalist 33(1):85- 90.
 - Palomino G., Vázquez B., Martínez P. y Mercado P. (en prensa). Estudios citológicos de algunas especies mexicanas de la familia Commelinaceae. Sociedad Botánica de México.
 - Porter, C.L. 1967. Taxonomy of flowering plants. W.K. Freeman. Co. San Fco. 2a ed. pp.415.
 - Raven, P.H. 1974. Erythrina (Fabaceae). Achievements and Opportunities. Lloydia 37(3): 321- 331.
 - Raven, P.H., and Thompson H.J. 1964. Haploidy and angiosperm evolution. Amer. Natur. 68: 251- 252.
 - Rees, H. and Jones, R.N. 1977. Chromosome genetics. London: Arnold.
 - Richards, A.J. 1973. The origin of Taraxacum agamospecies. Bot. J. Linn. Soc. 66: 189- 211.
 - Rieger, R., Michaelis, A., and Green, M.M. 1976. A glossary of Genetics and Cytogenetics. Classical and molecular (4th edition) Springer- Verlag, Berlin, 647 pp.
 - Riley, R. 1960a. The diploidisation of polyploid Wheat. Heredity, 15: 407- 429.
 - Riley, R. 1960b. The secondary pairing of bivalents with genetically similar chromosomes. Nature, 185: 751- 752.
 - Riley, R., Kimber, G., and Law C.N., 1967. Cytogenetics. Rpt. Pl. Breed. Inst., 1965- 1966: 105- 116.
 - Ritossa, F. Scalenghe, N.Di. Turi, and A.M. Contini 1973. On the cell stage of X- Y- recombination during rDNA magnification in Drosophila. Cold Spr. Harb. Symp. On Quant. Biol. 38, 463.
 - Robertson, W., 1916. Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigidae and Acrididae. V- shaped chromosomes and their significance in Acrididae, Locustidae and Grillidae: Chromosomes and variation. J.Morph., 27: 179.
 - Robbins, Wilfred W. 1974. Botanica. Ed. Limusa; 2a Reimpresión. pp. 562- 563.
 - Rothfels, K.H. and Siminovitch, I. 1958a. Stain Tech. 33, 73.
 - Sachs, L. 1953. Polyploid evolution and mammalian chromosomes. Heredity 6: 357.
 - Schnarf, K., and Wunderlich, R. 1939. Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae- Asphodeloideae. Flora 133 (3): 297- 327.
 - Schnedl, W., and Czaker, R. 1974. Centromeric heterochromatin and comparison of G- banding in cattle, goat, and sheep chromosomes (Bovidae). Cytogenet. Cell. Genet., 13: 246- 255.
 - Sears, E. R. 1954. The aneuploids of common Wheat. Mo. Agric. Exp. Stn. Res. Bull. 572: 1- 59.

- Sinha, S. N. and Roy, H. 1979. Cytological studies in the genus Phaseolus I Mitotic analysis in fourteen species. *Cytologia* 44: 191- 199.
- Sinoto Y., and D. Sato, 1940. Basikaryotype and its analysis. *Cytologia*, Tokio, 10: 529.
- Skiebe, K.1965. Die Entstehung von polyploiden Populationen in der Evolution. *Deutsch. Landw. (Berlin)* 16: 340-343.
- Slizynski, B.M. 1945. Ectopic pairing and the distribution of salivary gland nuclei of Drosophila melanogaster. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 62: 114- 119.
- Sorsa, V. 1962. On polyploidy among the Pteridophita. *Hereditas*, 48: 541- 542.
- Stace, C.H. 1980. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. University Park Press. Baltimore, USA.
- Stalker, H.T. 1980. Utilization of Wild species for crop improvement. *Adv. Agron.* 33: 111- 147.
- Stalker, H. T. 1986. Utilizaci3n de especies silvestres para el mejoramiento de cultivos. *Germen* 4, pp. 54.
- Stebbins, G.L., Jr. 1947. Types of polyploids:their classification and significance. *Adv. Genet.*, 1: 403-409.
- Stebbins, G.L. Jr.1950. *Variation and Evolution in plants*. (Chap. 8 and 9) Oxford Uni. Press, London, XX+643 pp.
- Stebbins, G.L. 1956. Artificial Polyploidy as a Tool in plant Breeding. In Brookhaven Symp. Biol.- Genet. In plant breeding, Smith, H., ed., 9, 37.
- Stebbins, G.L. Jr. 1963. *Variation and Evolution in plants*. (5th printing). XIX+643 pp.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Addison- Wesley Publ. CO. Menlo Park (Calif.). pp. 216.
- Steffensen, D. 1955. Chromosome breakage with calcium deficiency in Tradescantia. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 41: 155- 160.
- Sturtevant, A.H. 1926. A crossover reducer in Drosophila melanogaster due to inversion of a section of the third chromosome. *Biol. Zbl.* 46, 697.
- Suomalainen, E. 1950. Parthenogenesis in animals. *Adv. Genet.*, 3: 193- 253.
- Sutton, W.S.1903. The chromosomes in Heredity. *Biol. Bull.* Wood's Hole 4: 231.
- Swanson, C.P., Merz, T., and Young, W.J. 1968. *Cytogenetics*. Prentice- Hall, Inc, New Jersey, XII+194 pp.
- Thompson, M.M. 1962. Cytogenetics of Tubus. III. Meiotic instability in some higher polyploids. *Am. J. Bot.*, 49: 575- 582.
- Tjio, J. H., and Levan A. 1956. The Chromosome number in man. *Hs.*, 42: 1- 6.
- Tjio, J. H. and Puck., T.T. 1958. *J. Exper. Med.* 108, 25.

- Wagennar, E.B. 1968b. Meiotic restitution and the origin of polyploidy. II prolonged duration of metaphase I as a causal factor of restitution induction. Can. J. Genet. Cytol. 10: 844- 852.
- Waldeyer, W. 1888. Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungs vorgangen. Arch. mikr. Anat. 32, 1. - Walters, M.S. 1958. Aberrant chromosome movement and spindle formation in meiosis of Bromus hybrids: an interpretation of spindle organization. Am. J. Bot. 45: 217- 289.
- Watkin, W. 1965. Principios de Genética y Mejora de las Plantas. Acribia España. 527 pp.
- Watson, J.D., and Crick, F.H.C. 1953. The structure of DNA. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 18. - Winge, O., 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. Compt. Ren. trav. Lab. Carlsberg, 13: 131- 276.
- Winkler, H. 1916. Uber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417. - Whitehouse, H.L.K. 1973. Towards an Understanding of the Mechanism of Heredity. 3rd Ed. E. Arnold /London.
- Whitehouse, H. L. K. 1973. Towards an Understanding of the Mechanism of Heredity. 3rd Ed. Arnold/London.