

Universidad Nacional Autónoma de México

na 20)

Facultad de Ciencias

" ESTUDIO CITOGENETICO DE TRES ESPECIES DEL GENERO Opuntia Mill. "

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

HUMBERTO HERAS MARTINI



Directora de Tesis: Dra. Guadalupe Palomino Hasbach





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 esta 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.

PAGINACION VARIA

COMPLETA LA INFORMACION



M. en C. Virginia Abrín Batule Jefe de la División de Estudios Profesionales de la Facultad de Ciencias Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Estudio Citogenético de tres especies del género Opuntia Mill"

realizado por Humberto Heras Martini

con número de cuenta 7707814-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho Trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dra. Guadalupe Palomino Hasbach

Propietario

Dra. Leia Akcelrad Lerner

Propietario

M. en C. Francisco Javier Martínez Ramón

Suplente

Dra. Judith Isabel Gúzman Rincón

Suplente

M. en C. María Rocío Cid Juárez

ACULTAD DE CIENCIAS

era and

Contejo Basertamental de Biología

en C. Alejandro Martinez Mena

DEPARTAMENTO

Antici de la companya del companya de la companya del companya de la companya de

ESTE TRABAJO SE REALIZO GRACIAS A LAS FACILIDADES OTORGADAS POR EL LABORATORIO DE CITOGENETICA DEL JARDIN BOTANICO DEL INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM.

Y AL FINANCIAMIENTO PROPORCIONADO POR EL CONSEJO DE CIENCIA Y TECNOLOGIA A TRAVES DEL PROYECTO No. 1107P-N "DETERMINACION DEL GENOMIO EN ALGUNAS ESPECIES DE LA FLORA MEXICANA DE IMPORTANCIA ECONOMICA Y EVOLUTIVA".

DEDICATORIA

momentos difíciles de mi vida.	era
A mi Madre: por su cariño y comprensión.	
A mis hijos Humberto y Horacio: por el amor que me inspira	ın.

A mis amigos con afecto.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Guadalupe Palomino Hasbach directora de ésta tesis.

A los demás miembros del jurado por su apreciable interés y sugerencias positivas en la revisión de ésta tesis:

Dra. Leia Sheinvar, investigador del Jardín Botánico del IBUNAM.

- M. en C. Francisco Javier Martínez Ramón, técnico académico del Laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico del IBUNAM.
- Dra. Judith Isabel Gúzman Rincón, inverstigador del Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares.
- M. en C. María Rocio Cid Juárez, técnico académico del Laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico del IBUNAM.

Al M. en C. Francisco Javier Martínez Ramón porque además de revisar la tesis me apoyó en la elaboración del material fotográfico incluido en este trabajo.

A los directivos del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, por darme la oportunidad de realizar el presente trabajo en sus instalaciones.

CONTENIDO

rayıla
RESUMENi
INTRODUCCION 1
CITOGENETICA 1
EL CROMOSOMA 4
EL CARIOTIPO 8
MUTACIONES 10
ESTUDIOS CITOGENETICOS EN CACTACEAS
CARIOTIPO Y COMPORTAMIENTO CROMOSOMICO EN CACTACEAS 25
ABERRACIONES CROMOSOMICAS Y ANORMALIDADES
PREMEOITICAS EN CACTACEAS
POLIPLOIDIA E HIBRIDIZACION EN CACTACEAS
REPRODUCCION VEGETATIVA Y APOMIXIS
TAXONOMIA DEL GENERO Opuntia Mill
IMPORTANCIA ECONOMICA DEL NOPAL
ALIMENTACION HUMANA
FORRAJE 38
USOS MEDICINALES
OTROS USOS DEL NOPAL
OBJETIVOS 40
MATERIALES Y METODOS41
ANALISIS DE CROMOSOMAS MITOTICOS
METODO DE DIGITALIZACION DE IMAGENES
METODOS ESTADISTICOS
RESULTADOS 44
NUMERO CROMOSOMICO44
LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS
TAMAÑO DE LOS GENOTIPOS
CARIOTIPOS
INDICE DE ASIMETRIA 45
SATELITES 46
DISCUSION 59
CONCLUSIONES
BIBLIOGRAFIA 69

RESUMEN

El presente trabajo contribuye a la caracterización cariotípica de tres especies del género *Opuntia*, colectadas en el Valle de México.

En esta investigación se realizó el estudio cromosómico de *Opuntia cochinera*, *O. hyptiacantha* y *O. streptacantha*. Se determinó para las tres especies un número cromosómico somático de 2n=8x=88, presentando un nivel de poliploidía de 8x, corroborando el número básico x=11, ya informado para la familia Cactaceae.

Los cariotipo de las tres especies de *Opuntia* mostraron 88 cromosomas metacéntricos, sin embargo se evidenciaron variaciones interespecíficas en los genotipos de las tres especies estudiadas.

O. streptacantha presentó los cromosomas más grande y un tamaño del genoma (longitud total de la cromatina) LTC=210.99 μm. En O. cochinera se observó una LTC=1660.79 μm, mientras que O. hyptiacantha mostró el genotipo de menor tamaño de las tres especies con una LTC=152.49 μm.

También se observaron diferencias en la frecuencia de satélites. *O. cochinera* presentó dieciseis cromosomas con satélites, lo que hace suponer un origen autooctoploide para esta especie. *O. streptacantha* mostró veinte cromosomas con satélites y *O. hyptiacantha* seis cromosomas con constricciones secundarias, lo que permite suponer un origen alooctoploide para estas dos especies.

El nivel octoploide evidenciado en las tres especies estudiadas coincide con el observado para otras especies de *Opuntia* silvestres y cultivadas.

Las variaciones interespecíficas observadas pudieron deberse a rearreglos cromosómicos, como se han evidenciado en otras especies de *Opuntia*.

Las tres especies de *Opuntia* tienen importancia económica y se utilizan como alimento humano, especialmente en la producción de nopal tunero, así como forraje cuando las condiciones climáticas no permiten la proliferación de otras plantas forrajeras. Además dentro de la medicina tradicional estas plantas han sido utilizadas en el tratamiento de diabetes.

INTRODUCCION

CITOGENETICA

La Citogenética es la ciencia que resuelve problemas basados en la correlación de características citológicas y genéticas, con particular énfasis en las cromosómicas.

El conocimiento de los cromosomas y de los mecanismos implicados en su comportamiento, analizados en la mitosis y la meiosis, así como los procesos de reproducción fueron comprendidos antes del redescubrimiento de las leyes de Mendel; Wilson (1896) citado por Lacadena (1988) recopila las ideas que se tenían en esa época sobre la Citología y la Embriología poniendo de manifiesto lo que después habría de demostrar la Teoría Cromosómica de la Herencia; cuyos puntos esenciales son:

- 1.- Los genes están situados en los cromosomas.
- 2.- Su ordenamiento en ellos es lineal.
- 3.- El fenómeno de recombinación genética se corresponde con un evento citológico de intercambio de segmentos cromosómicos.

Uno de los principales corolarios de la teoría cromosómica de la herencia es que los cambios en número, estructura o comportamiento de los cromosomas deben presentar hasta cierto punto, cambios en el potencial genético de los organismos en cuestión. El estudio de la correlación entre el cambio cromosómico citológicamente observable y el cambio genético, constituye la disciplina de la Citogenética (Lacadena, 1988).

Dyer (1979), menciona que la citogenética es el estudio del cariotipo y el comportamiento de los cromosomas meióticos. Este comportamiento cromosómico incluye cualquier evento mitótico o meiótico que pueda afectar al genotipo de la línea germinal.

La Citogenética tiene un papel importante en investigaciones de estudios poblacionales de una especie cualquiera. En el estudio de los cromosomas mitóticos se obtiene el número cromosómico somático (2n) de una planta o un grupo de plantas relacionadas, la estructura de los cromosomas o cariotipos y los niveles de poliploidía. Con esta información se determina el número básico de grupos de ligamiento génico (x) y cuantas veces se repiten, proporcionando un indicador rápido de la similitud génica entre poblaciones o especies (Palomino, 1995). Además los datos que proporciona sirven como apoyo a estudios taxonómicos, filogenéticos y ecológicos de plantas y animales.

En biosistemática de plantas, la citogenética adquiere gran importancia. Los datos cromosómicos se enfocan de dos formas distintas, cuando se utilizan para la determinación en la Clasificación; en donde, el número cromosómico es tan importante como el número de cárpelos y la morfología o tipos de cromosomas, está considerada al mismo nivel que la forma de las hojas o pétalos o el tipo de compuesto fenólico presente. Por otro lado tenemos la uniformidad que determina el apareamiento durante la meiosis, la cual rige en parte el nivel de la fertilidad en híbridos y de aquí el comportamiento de la descendencia y el modelo de variación de las poblaciones. Ambos puntos de vista son válidos y necesitan ser llevados en mente cuando se interpretan datos cromosómicos. Evidentemente el segundo punto de vista adquiere gran importancia en estudios biosistemáticos, mientras que el primero es de mayor validez para la taxonomía (Stace, 1980).

La citogenética aplicada a la taxonomía, a menudo la conocemos como Citotaxonomía, la cual puede ser importante cuando se consideran las siguientes características; el número cromosómico, la estructura del cromosoma y su función.

Así mismo los estudios citogenéticos, que incluyen el análisis de los cromosomas durante la mitosis y la meiosis, contribuyen al conocimiento biológico de los recursos genéticos, mediante el estudio de la variabilidad y la determinación de la base genética de los mismos. Conocer esta variabilidad genética y determinar su estabilidad, resulta

primordial para llevar a cabo programas de fitomejoramiento mediante la manipulación de los genotipos (Kenton, 1986).

A la vez, mediante los estudios cromosómicos es posible esclarecer la unidad genética de las especies, particularmente cuando se realizan en conjunto con estudios que permiten determinar la variación morfológica, anatómica, fisiológica o de las diferencias geográficas donde se desarrollan las especies, para así establecer el ordenamiento de los niveles taxonómicos (Palomino, 1986, 1991, 1995). Los análisis cromosómicos en algunos casos permiten conocer la variabilidad genética y las relaciones evolutivas de los taxa (Lacadena, 1988).

El número cromosómico y su morfología son estudiados en preparaciones al microscópio, generalmente durante la metafase de la mitosis o meiosis, en tejidos meristemáticos, embriones o tejido esporogénico joven de plantas (Stace, 1980).

Los primeros conteos cromosómicos se realizaron a principios de este siglo. Sin embargo desde la introducción del uso de sustancias mitostáticas, como el alfabromonaftaleno, el p-diclorobenceno (Meyer, 1945), la colchicina, la 8-hidroxiquinoleina (Tjio y Levan, 1950), que impiden la formación del huso acromático en las células, deteniendo la división celular en la etapa de metafase y produciendo el acortamiento de los cromosomas (Sharma y Sharma, 1972), permiten su mejor observación. También la tinción específica del ADN con Feulgen y la adaptación de la técnica del aplastamiento con la utilización del hielo seco para la obtención de preparaciones permanentes (Conger y Fairchield, 1953), han hecho que la Citogenética haya tenido desde entonces hasta la actualidad un desarrollo extraordinario.

EL CROMOSOMA

El cromosoma es una estructura de ligamiento constituida por una secuencia específica de genes, los cuales determinan las características genotípicas y fenotípicas de los organismos (Rieger *et al.* 1982).

La palabra cromosoma significa "cuerpo coloreado". Los cromosomas eucarióticos, solo aparecen en el núcleo como cuerpos claramente definidos durante la mitosis o meiosis. En la interfase el material cromosómico de las células eucarióticas se denomina cromatina, la cual es amorfa y se encuentra dispersa por todo el núcleo. Sin embargo, cuando las células se preparan para su división, la cromatina se condensa y se agrupa en un número determinado de cromosomas.

La cromatina consta de fibras muy delgadas que contienen, aproximadamente un 60 % de proteína, un 35 % de ADN y alrededor de 5 % de ARN, (Lehninger, 1982).

Dentro del cromosoma, las fibras de cromatina están plegadas y curvadas formando muchos haces. En la cromatina el ADN se encuentra asociado a proteínas llamadas histonas, cuya función consiste en empaquetar y ordenar al ADN en unidades estructurales denominadas nucleosomas. Dichos nucleosomas están constituidos por un segmento de ADN dúplex, que contiene aproximadamente doscientos pares de bases, que gira un par de veces alrededor de una serie de moléculas de histonas. El ADN se encuentra enrollado por el exterior de cada nucleosoma núcleo, que consta de ocho moléculas de histonas. Los distintos nucleosomas están conectados entre si por medio de segmentos de ADN a los que se fija la histona Hl. Los nucleosomas son las unidades estructurales de la cromatina y desempeñan, principalmente una función de empaquetamiento. Además de la reducción neta de la longitud de las hebras del ADN, por su enrollamiento alrededor de las histonas, el ADN eucariótico experimenta un acortamiento y un empaquetamiento adicional, debido a la disposición espacial adoptada por los nucleosomas. (Lehninger, 1982).

Un cromosoma cuando se observa en la profase o metafase mitótica, está constituido por dos cromatidios o cromátidas idénticas, que pueden estar enrolladas una sobre otra o bien permanecer paralelas.

La forma del cromosoma se da por la posición de la constricción primaria o centrómero, de manera que divide a los cromosomas (y a las cromatidas) en dos brazos cromosómicos. Además es posible identificar las diferentes partes que lo constituyen como son: el centrómero, los brazos, los telómeros, los satélites o constricciones secundarias y en ocasiones el organizador nucleolar (Figura 1).

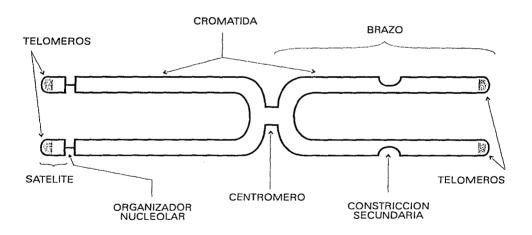


Fig. 1. Tomado de Lacadena (1988)

El centrómero, también llamado constricción primaria o cinetocoro, es la región del cromosoma que se asocia con las fibras del huso en la mitosis, facilitando la migración de las cromátidas o los cromosomas hacia los polos de la célula en los estados anafásicos.

Los telómeros son los extremos de los brazos cromosómicos (Muller, 1938), citado por Lacadena (1988). Estos no pueden entrar en contacto o fusionarse con otro segmento cromosómico; sin embargo, si pueden darse conexiones entre telómeros.

Se distinguen dos tipos de constricciones secundarias, las constricciones secundarias propiamente dichas, que son pequeñas estrangulaciones observables sobre las cromatidas y cuya función o significado son desconocidos. La otra clase de constricción secundaria es la relacionada con el organizador nucleolar, región muy especial que aparece sólo en algunos cromosomas del complemento y que en células somáticas aparece ópticamente vacía por no presentar avidez por los tintes normales utilizados para teñir el ADN. 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 cromatínica muy fina.

La misión del organizador nucleolar está bien definida: contiene repetidos muchas veces los genes que codifican para la síntesis del ARN 45s precursor del ARN ribosómico y es, así mismo, responsable de la organización del nucléolo en cada ciclo de división celular (Lacadena, 1988).

Stebbins (1971), propone tres funciones principales de los cromosomas. La primera consiste en el almacenamiento, duplicación y transmisión de la información hereditaria, contenida en los genes. La duplicación hace posible la existencia de dos juegos completos de los genes en el núcleo de cada célula hija, incluyendo a los órganos reproductores que forman a los gametos. La esencia de la duplicación, es la distribución de un código idéntico de la información genética en cada célula hija del organismo que las contiene.

La regulación genética es la segunda función y controla las reacciones bioquímicas individuales, o de un bloque de genes relacionados funcionalmente que inducirán una serie de reacciones para la producción de las enzima (proteínas) que controlan los procesos biosintéticos, metabólicos y catabólicos de las células.

La tercera función de los cromosomas es la regulación en la recombinación de los genes. Esta permite aumentar la variabilidad de una población al combinar en un individuo la información genética recibida de sus progenitores. Sobre esta variabilidad genética actúa la selección natural en el proceso evolutivo. Los rearreglos estructurales de los cromosomas, pueden jugar un rol importante en la evolución de las plantas.

La identificación morfológica de los tipos cromosómicos en relación a la posición del centrómero y la longitud relativa, proporciona datos fundamentales cuando se describe el cariotipo.

Una clasificación de los cromosomas en base a la posición del centrómero, es la de Levan et al. (1964), clasificándolos de la siguiente manera:

Metacéntrico; el centrómero se localiza a la mitad del cromosoma, siendo los brazos de la misma longitud.

Submetacéntrico; el centrómero se localiza más cerca de un extremo del cromosoma que del otro, siendo el brazo un poco más largo que el otro.

Subtelocéntrico; el centrómero se ubica cerca de uno de los extremos del cromosoma, por lo tanto, el cromosoma presenta un brazo largo y un brazo corto. También se le denomina Acrocéntrico.

Telocéntrico; el centrómero esta en uno de los extremos del cromosoma, formándose un solo brazo largo.

EL CARIOTIPO

Se define al cariotipo como el complemento cromosómico particular de un individuo o de un grupo relacionado de individuos. Según Dyer (1979), el cariotipo es el fenotipo del complemento, la suma total de todas las características estructurales detectables de los cromosomas incluyendo número, tamaño y morfología, lo cual se observa durante la metafase de la mitosis.

En este sentido Stebbins (1971), considera que las 6 características que deben ser tomadas en cuenta para llevar a cabo un análisis cariotípico son:

- 1.- Longitud absoluta de los cromosomas.
- 2.- Posición del centrómero.
- 3.- Longitud relativa de los cromosomas.
- 4.- Número básico.
- 5.- Número y posición de los satélites
- 6.- Grado y distribución de las regiones heterocromáticas y eucromáticas.

Además el cariotipo se registra en forma de un resumen diagramático o ideograma.

El ideograma puede mostrar todos los cromosomas o solo el juego cromosómico básico o complemento, cuando este está repetido dos o más veces.

Los estudios cariotípicos se caracterizan principalmente por presentar tres aspectos fundamentales: a) número cromosómico (2n) y número básico (x), b) morfología de los cromosomas y c) comportamiento de los cromosomas durante la mitosis.

El juego cromosómico básico se define como el complemento viable de cromosomas no homólogos e imprescindibles para el organismo, los cuales están representados cada uno, una sola vez (Dyer, 1979).

El número cromosómico en un juego básico es conocido como el número básico y se símboliza por "x". El número básico o x, representa el menor número cromosómico monoploide. Al cariotipo específico que comprende el número básico se le conoce como basicariotipo (Lacadena, 1988).

El número gamético "n" en las plantas indica la generación gametofítica, como un resultado de la meiosis y es igual a la mitad del número cigótico "2n", producido durante la fertilización. El número gamético de los organismos con ancestros no poliploides, es igual al número básico (Dyer, 1979).

Otro aspecto importante dentro de la descripción cariotípica lo constituye el número fundamental. Se define como el número de brazos de los cromosomas en un cariotipo, generalmente se simboliza como N F. Los cambios en el N F pueden ocurrir por mutaciones cromosómicas, por ejemplo las fusiones céntricas.

MUTACIONES

La mutación se define como cualquier cambio del material genético detectable y heredable, que no se debe ni a la segregación ni a la recombinación génica, que se transmite a las células hijas y en su caso, a las generaciones sucesivas, dando lugar a células o individuos mutantes.

Existen tres niveles mutacionales propuestos por Rieger *et al.* (1982), que a continuación se mencionan:

I) Mutación génica.- Cuando la variación genotípica afecta a simples genes. También se le conoce como mutación puntual. Dichas mutaciones pueden ser espontáneas, como consecuencia de la propiedad de un gen de experimentar un cambio. O pueden ser inducidas, por la acción de los agentes mutágenos, que pueden ser: físicos, químicos o biológicos.

Dentro de este tipo de mutación encontramos la mutación silenciosa, en la cual se producen cambios que modifican la secuencia de bases de un gen, sin provocar ninguna consecuencia en el fenotipo.

II) Mutación cromosómica o variación cromosómica estructural.- Cuando el cambio del genotipo afecta a algún segmento cromosómico que incluye más de un gen. Pueden producirse mutaciones cromosómicas, espontáneas o artificialmente, que afecten la estructura en la ordenación lineal de los genes (inversiones, translocaciones) o en el número (deleciones, duplicaciones).

La variación cromosómica estructural, consiste en un reordenamiento de la disposición lineal de los genes sobre los cromosomas, unas veces con pérdida, otras con ganancia y otras sin variación en el contenido total de la información genética. La variación cromosómica estructural puede afectar a un solo cromosoma, como ocurre en

las deleciones, duplicaciones o inversiones, también pueden afectar simultáneamente a dos o más cromosomas, como sucede en las translocaciones (Lacadena, 1988).

Deleción.- Es un cambio estructural que consiste en la pérdida de un segmento cromosómico y por consiguiente, de la información genética contenida en él. El tamaño de la deleción puede variar desde un simple nucleótido hasta una sección que contiene cierto número de genes o un segmento cromosómico. Cuando el segmento cromosómico perdido es terminal, se le llama deficiencia y cuando es intersticial, se le denomina típicamente deleción (Lacadena, 1988).

Evidentemente el efecto deletéreo producido por las deleciones está en razón directa con la importancia intrínseca del material genético que se pierde.

Duplicación.- Se define como el cambio estructural cromosómico que resulta de la repetición de una sección del genoma. El tamaño del segmento duplicado puede variar considerablemente.

Se considera que la duplicaciones juegan un papel en el origen de nuevos genes hacia la diversificación funcional de los miembros duplicados.

Inversión.- Es aquel cambio estructural cromosómico por el cual un segmento cromosómico cambia de sentido dentro del propio cromosoma y por lo tanto la secuencia de genes contenida en él (Dyer, 1979). De acuerdo al modelo ruptura-reunión, las inversiones son el resultado del rompimiento, en dos sitios, en un cromosoma, dicho segmento gira 180 grados sobre si mismo y se reúnen en los sitios del rompimiento.

Hay varios tipos de inversiones que a continuación se detallan:

- a) Inversiones paracéntricas; ambos puntos de ruptura se encuentran localizados en el mismo brazo del cromosoma.
- b) Inversiones pericéntricas; los dos sitios del rompimiento están localizados en diferentes brazos del cromosoma y el segmento invertido incluye al centrómero.

Translocación.- Es un cambio cromosómico estructural, caracterizado, por el cambio en posición de un segmento del cromosoma y por lo tanto de la secuencia de genes contenidas en él, dentro del complemento cromosómico (Rieger *et al.* 1982). Puede ser de dos tipos:

- a) Translocación interna o intracromosómica; cuando un segmento cromosómico cambia de posición dentro del propio cromosoma.
- b) Translocación intercromosómica; cuando se produce el cambio de posición de algún segmento cromosómico y este pasa a situarse en otro cromosoma.

III) Mutación genómica o variación cromosómica numérica.- Incluye cualquier cambio en el número total de cromosomas dando lugar a células o individuos heteroploides. Cuando afecta a los cromosomas como conjunto aumentando o disminuyendo el número de jugos cromosómicos presentes, se le conoce como poliploidía, Por otro lado cuando la variación cromosómica afecta a cromosomas individuales ya sea por exceso o defecto se le llama aneuploidía.

Poliploidía.- Se puede presentar en células somáticas, tejidos o a nivel individuo, teniendo tres 3x (triploides), cuatro 4x (tetraploides), cinco 5x (pentaploides) o más complementos (Lacadena, 1988). Los poliploides combinan tres o más genomas básicos del grupo taxonómico al cual pertenecen.

Los poliploides se clasifican tradicionalmente en base a su origen, en autopoliploides y alopoliploides. La autopoliploidía corresponde a una duplicación del genoma diploide y la aloploidía es la hibridización seguida por la duplicación de dos diferentes genomas haploides (DeWet, 1980).

Haploidía.- Condición de un organismo, tejido o célula con un solo complemento cromosómico. Existen en la naturaleza individuos haploides que pueden estar en un estado normal o anormal. Como individiuos haploides normales pueden considerarse las fases gametofíticas de las plantas inferiores, mientras que la haploidía anormal ocurre con cierta frecuencia dentro del reino vegetal donde la mayoría corresponden a plantas cultivadas (Lacadena, 1988). Existen tres procesos fisiológicos que pueden conducir a la formación de haploides: a) a partir de un gameto femenino no fecundado (partenogénesis); b) a partir de un gameto masculino (androgénesis) y c) a partir de una célula haploide del saco embrionario distinta del gameto femenino.

Aneuploidía.- Se define como la condición de células, tejido o individuo, cuya constitución cromosómica no comprende un número exacto del complemento cromosómico básico propio de la especie y puede presentarse por exceso, cuando tiene uno o más cromosomas o por ausencia, cuando le falta uno o más cromosomas al juego cromosómico. En general la aneuploidía puede referirse a la condición haploide, diploide o poliploide. En el caso de diploides Dyer (1979), propone diversos tipos de aneuploidía que a continuación se indican:

Nulisómico; individuo deficiente para un par de cromosomas (2n-2).

Monosómico; individuo deficiente para un cromosoma (2n-1).

Trisómico; individuo con un cromosoma de más (2n+1).

Tetrasómico; individuo con dos cromosomas de más (2n+2).

La mutación es la fuente de la variabilidad genética de los seres vivos. Estas ocurren espontáneamente o pueden ser inducidas, pero en cualquier caso suponen una respuesta a determinadas condiciones ambientales naturales o artificiales, respectivamente (Lacadena, 1988).

ESTUDIOS CITOGENETICOS EN CACTACEAS

A la fecha gran parte de los estudios citológicos están relacionados exclusivamente a conteos cromosómicos, en los cuales cabe notar la presencia de especies diploides y poliploides (Pinkava et al. 1985, 1992).

La mayoría de las investigaciones citogenéticas en las Cactáceas, establecen que el número básico es x=11 (Stockwell, 1935; Beard, 1937; Katagiri, 1953; Remski, 1954; Spencer, 1955; Sosa y Acosta, 1966; Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava *et al.* 1973, 1977, 1985, 1992; Pinkava y Parfitt, 1982; Yuasa *et al.* 1973; Weedin y Powell, 1978; Johnson, 1978, 1980; Grant y Grant, 1979; Ross, 1981). Existen conteos erróneos de n=9 y n=12 en algunas especies, los cuales han sido reinvestigados por Pinkava y McLeod (1971), y que presentan n=11. Sin embargo ha sido reportada una aneuploidía con n=12 en material meiótico de *Daemia testudo* por Bhattacharyya (1970), la cual no ha sido confirmada recientemente.

El x=11 parece ser muy constante en todos los representantes de la familia y la gran complejidad que presentan algunos de los taxa se origina de la hibridación y de la poliploidía.

El número básico en las Cactáceas x=11 parece haber tenido un origen tetraploide (Lewis, 1980), y aparece constante en el orden Myrtales que se sugiere ser el ancestro de las Cactales (Remski, 1954).

Existen conteos cromosómicos para 84 géneros, 529 especies y 104 variedades en el grupo de las cactáceas. Para la República Mexicana se han reportado un total de 66 géneros de cactáceas y se han realizado estudios citogenéticos en 40 géneros, 327 especies, 44 variedades y 7 híbridos (Cuadro 1).

La subfamilia Pereskioideae Schum., es considerada la más primitiva de las cactáceas, está representada por dos géneros, uno de ellos, *Pereskia*, con 20 especies aproximadamente de distribución anfitropical, y existen conteos cromosómicos para 15 de ellas, todos diploides con 2n=22, (Leuenberger, 1986).

En Opuntioideae, la mayoría de los taxa son poliploides. En Norteamérica, 75 de los 125 taxa registrados, es decir el 60% son poliploides, mientras que en América del Sur 32 de los 44, es decir el 72.7% lo son, (Pinkava *et al.* 1985). Dentro de los trabajos citogenéticos que se han llevado a cabo en esta subfamilia el género *Opuntia* ha sido el más estudiado, con 134 taxa, registrándose diferentes niveles de poliploidía para el género (2x, 3x, 4x, 5x, 6x, 8x, 10x, 11x, 12x, 13x, 19x, 20x y 30x) (Cuadro 2). Además los conteos cromosómicos para el género *Opuntia* indican que el 63.13% presentan poliploidía y el 36.87% son diploides (Cuadro 5) y en 26 taxa de este género, es decir el 19.40%, son tanto diploides como poliploides (Cuadro 3). También se ha encontrado una incidencia del 5.59% de taxa en el género con un nivel de poliploidía de 8x (octoploide), dentro de los cuales se encuentra *O. streptacantha* (Cuadro 2 y 4).

En las Cactoideae, considerada la subfamilia más avanzada de las cactáceas, 47 de 377 taxa registrados, corresponden a un 12.5% de poliploides (Pinkava *et al.* 1985). Dentro de esta subfamilia el género *Mammillaria* presenta individuos con diferentes niveles de poliploidía (2x, 4x, 6x, 8x, 12x y 24x), mientras que para el género *Echinocereus* se han reportado especies diploides (2x) y tetraploides (4x) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Números de taxa y sus niveles de poliploidía informados para los géneros de la Familia Cactaceae. Tomado de Cid (1995).

Taxa	Total de Taxa	Niveles de poliploidía	Referencias
Pereskioideae Pereskia	18	2	Nueman, 1935; Katagari, 1952, 1953; Remski, 1954; Gerald, 1973; Ross, 1981; Leuenberger, 1986.
Opuntioideae Austrocylindropuntia	8	2, 6, 10, 11, ca. 20	Pinkava <i>et al.</i> 1985.
Consolea	1	2, 12	Katagiri, 1952.
Corynopuntia	7	2, 4, 6	Pinkava et al. 1985.
Opuntia	137	2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 19, 20, 30	Bowden, 1945; Carpio, 1952; Katagiri, 1952, 1953; Spencer, 1955; Sosa y Acosta, 1966; Gerald, 1973; McLeod, 1975; Pinkava <i>et al.</i> 1977, 1985, 1992; Pinkava y Parfitt, 1982;
* Híbridos	24	3, 5, 7	Parfitt, 1978, 1980; Weedin y Powell, 1978, 1980; Grant y Grant, 1979; Sanjappa, 1979; Sampathkumar y Navaneetham, 1980; Ward, 1984; Baker y Pinkava, 1987.
Pereskiopsis	3	2, 10	Pinkava et al. 1985.
Pterocactus	2	2, 4	Schnack y Covas, 1947; Covas y Hunziker, 1954.
Quiabentia	1	2, 3, 6, 8, 13	Pinkava <i>et al</i> . 1985
Tephrocactus	14	ca.19, ca.30	Diers, 1961; Pinkava et al. 1985.
Cactoideae Acanthocereus	1	2	Beard, 1937; Takagi, 1938; Katagiri, 1953; Spencer, 1955.
Acanthorhipsalis	1	2	Peev, 1976
Ancistrocactus	3	2	Weedin y Powell, 1978; Pinkava <i>et al.</i> 1985; Ross, 1981.
Aporocactus	1	2	Gerald, 1973.
Ariocarpus	4	2, ca.4	Takagi, 1938; Anderson, 1962; Weedin y Powell., 1978.
Astrophytum	4	2	Beard, 1937; Takagi, 1938; Katagiri, 1952, 1953; Ross, 1981.
Bergerocactus	1	2	Pinkava <i>et al.</i> 1977.
Blossfeldia	1	6	Ross, 1981.
Borzicactus	1	_2	Katagiri, 1952, 1953.
Cactus	1	2	Spencer, 1955.
Carnegia	1	_ 2	Stockwell, 1935.
Cephalocereus	3	2, 4	Katagiri, 1952, 1953; Spencer, 1955.
Cereus	3	2	Takagi, 1938; Katagiri, 1952, 1953; Fenzl y Tschermak-Woess, 1954; Czeika, 1957; Sarkar <i>et al.</i> 1976.
Chamaecereus	1	2	Gerald, 1973; Sarkar et al. 1976.
Cleistocactus	1	2	Ross, 1981.
Coryphanta	35	2, 4	Stockwell, 1935; Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953; Remski, 1954; Pinkava <i>et al.</i> 1977; Weedin y Powell, 1978, 1980; Ross, 1981; Löve y Löve, 1982.

continúa

Cuadro 1. (continuación).

Taxa	Total de Taxa	Niveles de poliploidía	Referencias
Cryptocereus	1	2	Peev, 1976.
Discocactus	2	2	Kimnach, 1979.
Disocactus	6	2	Peev, 1976.
Dolichothele	2	2	Katagiri, 1952; Stockwell, 1935; Beard, 1937; Remski, 1954.
Echinocactus	9	2	Beard, 1937, Takagi, 1938; Katagiri, 1952, 1953; Remski, 1954; Pinkava <i>et al.</i> 1977; Weedin y Powell, 1978.
Echinocereus	53	2, 4	Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953; Pinkava <i>et al.</i> 1977; Pinkava y Parfitt, 1982; Parfitt, 1978; Cota y Philbrick, 1994.
Echinopsis	4	2	Stockwell, 1935; Katagiri, 1952, 1953; Czeika, 1957.
Epiphyllum	8	2	Sugiura, 1931, 1936; Beard, 1937; Takagi, 1938; Gerald, 1973; Peev, 1976; Peukert, 1976.
Epithelantha	2	2	Weedin y Powell, 1978; Ross, 1981.
Escobaria	2	2	Beard, 1937; Ross, 1981.
Espostoa	1	2	Diers, 1961.
Ferocactus	17	2	Stockwell, 1935; Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953; Pinkava <i>et al.</i> 1977, 1985; Pinkava y Parfitt, 1982; Parfitt, 1978.
Frailea	1	2	Ross, 1981.
Gymnocalycium	7	2, 4	Schnack y Covas, 1947; Katagiri, 1952, 1953; Kiesling, 1980; Ross, 1981.
Hamatocactus	2	2	Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953.
Harrisia	1	2	Spencer, 1955.
Hatiora	1	2	Peev, 1976; Gadella et al. 1979.
Heliocereus	1	2	Rowley, 1955.
Hylocereus	9	2	Beard, 1937; Spencer, 1955; Sarkar <i>et al.</i> 1976.
Lepismium	4	2	Peev, 1976; Gadella et al. 1979.
Leptocereus	1	2	Spencer, 1955.
Lobivia	2	2, 4	Diers, 1961
Lophocereus	2	2	Stockwell, 1935; Pinkava et al. 1985
Lophophora	1	2	Beard, 1937.
Loxanthocereus	1 1	2	Diers, 1961.
Machaerocereus	1	2	Pinkava et al. 1977.
Mammillaria	142	2, 4, 6, 8, 12, 24	Jaretzky, 1931; Beard, 1937; Sugiura, 1931, 1936; Stockwell, 1935; Katagiri, 1952, 1953; Remki, 1954; Spencer, 1955; Czeika, 1957; Satő, 1958; Sarkar et al. 1976; Pinkava et al. 1977, 1985; Pinkava y Parfitt, 1982; Johnson, 1978, 1980; Weedin y Powell, 1978; Ross, 1981; Gallagher y Parfitt, 1982; Gill y Goyal, 1985.

continúa . . .

Cuadro 1. (continuación).

Taxa	Total de Taxa	Niveles de poliploidía	Referencias	
Mediocactus	1	2	Beard, 1937.	
Melocactus	1	2, 4	Ross, 1981.	
Monvillea	1	2	Katagiri, 1952	
** Myrtgerocactus	1	3	Pinkava et al. 1985.	
Myrtillocactus	2	2, 4	Takagi, 1938; Katagiri, 1952, 1953; Pinkava <i>et al.</i> 1977, 1985; Ross, 1981. Cid, 1996.	
Neolloydia	9	2, 4	Weedin y Powell., 1978; Pinkava y Parfitt, 1982; Pinkava <i>et al.</i> 1985; Ross, 1981.	
Neoporteria	1	2	Pinkava et al. 1977; De Nordenflycht, 1981.	
Nopalxochia	2	2	Beard, 1937; Gerald, 1973.	
Notocactus	3	2, 4	Takagi, 1938; Katagiri, 1952, 1953; Ross, 1981.	
Nyctocereus	3	2	Beard, 1937; Takagi, 1938; Palomino <i>et al.</i> 1988.	
Pachycereus	3	2, 4	Katagiri, 1953; Spencer, 1955; Pinkava <i>et al.</i> 1977.	
Pediocactus	3	2	Reveal y Spellenber, 1976; Pinkava y Parfitt, 1982.	
Pelecyphora	2	2	Ross, 1981.	
Peniocereus	1	2	Sarkar et al., 1976.	
Pfeiffera	1	2	Peev, 1976.	
Rathbunia	1	2	Pinkava et al. 1977.	
Rebutia	5	2, 4	Ross, 1981.	
Rhipsalidopsis	1	2	Peev, 1976.	
Rhipsalis	42	2, 4, 8	Beard, 1937; Takagi, 1938; Spencer, 1955; Mangenot y Mangenot, 1962; Gadella <i>et al.</i> 1979; Ross, 1981.	
Schlumbergera	3	2	Stockwell, 1935; Takagi, 1938; Peev, 1976.	
Sclerocactus	2	2, 4	Pinkava et al. 1977.	
Selenicereus	8	2, 4	Beard, 1937; Spencer, 1955; Pinkava et al, 1977.	
Stenocactus	4	2	Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953; Ross, 1981; Pinkava y Parfilt, 1982.	
Stenocereus	5	2	Katagiri, 1952; Pinkava y Parfitt, 1982; Pinkava <i>et al.</i> 1985.	
Strombocactus	2	2	Ross, 1981.	
Thelocactus	2	2, 4	Beard, 1937; Weedin y Powell, 1978; Ross, 1981.	
Trichocereus	3	2, 4	Katagiri, 1952, 1953; Diers, 1961.	
Werckleocereus	1	2	Beard, 1937.	
Wilcoxia	2	2	Beard, 1937; Katagiri, 1952, 1953.	
Zygocactus	1	2	Stockwell, 1935; Remski, 1954.	

^{*} Híbridos intraespecíficos ** Híbrido intragenérico

Cuadro 2. Números cromosómicos y sus niveles de poliploidía informados para especies del género *Opuntia*.

ESPECIE	n	2n	DIPLOIDE	POLIPLOIDE
O, acanthocarpa	11	22	2x	
O. aciculata		44	<u> </u>	4x
O. alcahes		22		
O. alexanderi			22 2x	
O. amyclaea		88	L	8x
O. arbuscula	33	66		6x
O. arenaria	11	22	2x	
O. articulata		88, 330	<u> </u>	8x, 30x
O. atrispina	33	66		6x
O. aurantiaca		44		4x
O. aurea	33	66		6x
O. azurea		66	1	6x
O. barkleyana		22	2x	
O. basilaris	11, 44	22, 33	2x	3x, 8x
O. bergeriana		22	2x	L
O. bigelovii	11		2x	
O. boliviana		44, 66	<u> </u>	4x, 6x
O. brasiliensis		22	2x	
O. bravoana		66		6x
O. canina		22	2x	
O: cantabrigiensis		44, 66		4x, 6x
O. chihuahuensis	11		2x	
O. chaffeyi		44		4x
O. chlorotica	11	22	2x	
O. cholla	11	22	2x	
O. ciribe		22	2x	
O. clavata		22	2x	<u> </u>
O. clavigenera		44		4x
O. curvospina	22			4x
O. cylindrica		110		10x
O. dactylifera		44, 88	1	4x, 8x
O. dillenii		22, 44	2x	4x
O. dimorpha		ca 209		19x
O. discata		44, 66		4x, 6x
O. drumondii		44		4x
O: durangensis		44		4x
O. echinocarpa	11	22	2x	1
O. edwardsii		44, 66		4x, 6x
O. eichlamii	11	l	2x	
O. elata	11	44	2x	4x
O. elatior	22			4x
O. engelmannii	33	66		6x
O. erectoclada		44		4x
O. erinacea		22, 44	2x	4x
O. exaltata		121		11x
O. ficus-indica	11, 44	88	2x	8x

continúa

Cuadro 2. (continuación).

ESPECIE	n	2n	DIPLOIDE	POLIPLOIDE
O, floccosa		22	2x	
O. fragilis	33	66		6x
O. fulgida	11	22, 33	2x	3x
O. galapageia	_	66		6x
O. glomerata		22, 44, 66	2×	4x, 6x
O. gracilicylindrica		22	2x	
O: grandis		22	2x	1
O. guerrana		66		6x
O: imbricata	11	22	2x	
O. impedeta		44		4x
O. inaequilateralis		66		6x
O. inamoena		66		6x
O. invicta		22	2x	1
O. kelvinensis		22, 33	2x	3x
O: kleiniae	11, 22	44	2x	4x
O. kuehnrichiana		66		6x
O. kunzei		44		4x
O, laevis		22	2x	
O. lanceolata		88		8x
O. leptocaulis	11, 22	22, 33, 44	2x	3x, 4x
O. leucotricha	11, 22	44		4x
O. lindheimeri	11, 33	22, 44, 66	2x	
O. linguiformis	11, 33	66		4x, 6x
O. littoralis	33	66	 	6x
O. longispina		44, 66		6x
			 	4x, 6x
O. macrocentra	22	44	ļ	4x
O. macrorhiza	22	44		4x
O. martiniana	22			4x
O. maxima		88		8x
O. megacantha		66, 88		6x, 8x
O. microdasys	11	22	2x	
O. microdisca		44	ļ	4x
O. millspaughii		66		6x
O. miquelii		ca 220		20x
O. moelleri	11	44	2x	4x
O. molinensis		33		3x
O. monacantha		33		3x
O. nicholii	33	66		6x
O. opuntia		22, 44	2x	4x
O. orbiculata		22	2x	
O. oricola	33	66		6x
O. paraguayensis		44		4x
O. parishii	11		2x	
O. parryi	11		2x	T
O. pentlandii		22, 44	2x	4x
O.phaeacantha	22, 33	44, 66		4x, 6x

continúa

Cuadro 2. (continuación).

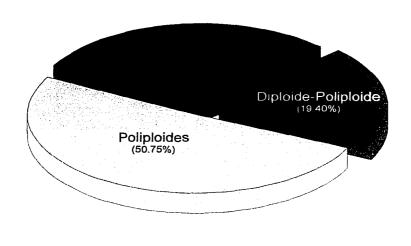
ESPECIE	n	2n	DIPLOIDE	POLIPLOIDE
O. pilifera		22	2x	
O. polyacantha	11	22, 44, 66	2x	4x, 6x
O. prolifera	11	33, 66	2x	3x, 6x
O. pulchella		22	2x	
O. pyrrhacantha		66	<u> </u>	6x
O. quimilo		22	2x	J
O. ramosissima	11, 22	22, 44	2x	4x
O. recondita		44		4x
O. repens		22	2x	
O. robusta	22	22, 44	2x	4x
O. rosarica	11	22	2x	
O. rubescens		132		12x
O. rufida	11	22	2x	
O. salmiana		44, 55		4x, 5x
O, santa-rita	11	22	2x	
O. schickendantzii		22	2x	
O. schotii	11,22	44, 66	2x	4x, 6x
O. shaferi		22, 44	2x	4x
O. soehrensii		44		4x
O. spinosior	11	22, 33	2x	3x
O. spinulifera		66		
O. stanley		22	2x	
O. stanlyi	22	44		4x
O. stenopetala	11		2x	1
O. streptacantha	44	22, 88	2x	8x
O. stricta	33			6x
O. strigit	11	22	2x	
O. subulata		66		6x
O. sulphurea		66		6x
O. tayapensis		44		4x
O. tenuispina		66		6x
O. tomentosa		44, 88		4x, 8x
O. tunicata		22, 44	2×	4x
O. verschaffeltii		44		4x
O. versicolor	11	22	2x	
O. vestita		22	2×	
O. violacea	11,22	22	2x	4x
O. vulgaris		22, 33	2x	Зx
O. weberi		22, 33, 44	2x	3x, 4x
O: whiplei	11		2x	
O. wolfii		66		6x
O. zehenderi		143		13x

Ref: Bowden, 1945; Carpio, 1952; Katagiri, 1952, 1953; Spencer, 1955; Sosa y Acosta, 1966; Gerald, 1973; McLeod, 1975; Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava et al. 1973, 1977, 1985, 1992; Pinkava y Parfitt, 1982; Parfitt, 1978, 1980; Weedin y Powell, 1978, 1980; Grant y Grant, 1979; Sanjappa, 1979; Sampathkumar y Navaneetham, 1980; Ward, 1984; Baker y Pinkava,1987.

Cuadro 3. Frecuencia de poliploidía en las especies del género Opuntia.

	Especies Diploides	Especies Poliploides	Especies Diploide-Poliploide	Total de Especies
No. de especies	40	68	26	134
%	29.85	50.75	19.40	100

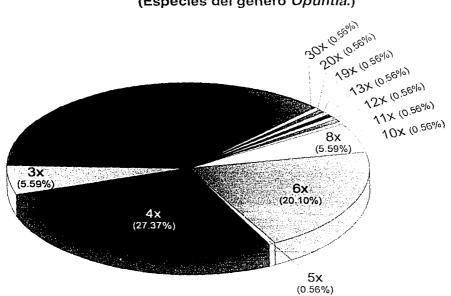
FRECUENCIA DE POLIPLOIDIA (Especies del género *Opuntia*)



Cuadro 4. Frecuencia de los diferentes niveles de poliploidía para especies del género *Opuntia*.

	Nivel de Poliploidía													
	2х	3x	4x	5x	6x	8x	10x	11x	12x	13x	19x	20x	30x	Total
Número de conteos cromosámicos	66	10	49	1	36	10	1	1	1	1	1	1	1	179
%	36.87	5.59	27.37	0.56	20.10	5,59	0.56	0.56	0.56	0.56	0.56	0.56	0.56	100

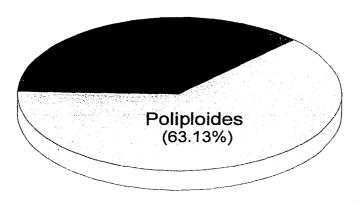
FRECUENCIA DE NIVELES DE POLIPLOIDIA (Especies del género Opuntia.)



Cuadro 5. Frecuencia de diploides y poliploides de especies del género Opuntia.

	Diploides	Poliploides	Total
Número de conteos cromosómicos	66	113	179
%	36.87	63.13	100

FRECUENCIA DE DIPLOIDIA Y POLIPLOIDIA (Especies del género *Opuntia*)



CARIOTIPO Y COMPORTAMIENTO CROMOSOMICO EN CACTACEAS

La información acerca de la morfología de los cromosomas y/o representación cariotípica es aún escasa dentro de la familia. Lo anterior probablemente refleja la dificultad para preparar cromosomas de cactáceas, lo cual, aunado al pequeño tamaño de los cromosomas hace el análisis más difícil (Cota y Wallace, 1996).

Existen pocas referencias de estudios cariotípicos para esta familia, el primer reporte lo realizó Johnson (1980). Esta autora al analizar el cariotipo de varias especies de *Mammillaria* y tres variedades de *Mammillaria prolifera*, encontró algunas poblaciones diploides (2x) y otras poliploides (6x) pero en todas ellas el x=11 fue constante. Los cromosomas fueron metacéntricos en todos los taxa analizados, es decir los brazos cromosómicos fueron casi del mismo tamaño aunque observó en los poliploides algunos pares de cromosomas acrocéntricos. Su talla fue también similar, aunque en las especies poliploides se incrementó ligeramente en relación a su nivel de poliploidía. En las especies diploides observó un par de cromosomas con satélite, al igual que en las especies hexaploides (6x), lo que la hace suponer un origen alopoliploide en estas plantas.

Palomino *et al.* (1988), informó el cariotipo de dos especies y una variedad de *Nyctocereus*, los 3 taxa presentaron 2n=22 y x=11, no se observaron poliploidías. En general los cariotipos fueron parecidos, observando solamente metacéntricos para *N. castellanosi* y *N. serpentinus*, mientras que en *N. serpentinus* var. *splendens* se observaron 2 pares de submetacéntricos, que podrían ser el resultado de inversiones pericéntricas y de translocaciones desiguales de porciones de brazos de los cromosomas (Stebbins, 1971) o por pérdida de segmentos heterocromáticos o

deleciones que ocurrieron durante el proceso de evolución (Sihna y Roy, 1979). En los tres taxa se presentaron 3 pares de cromosomas con satélites.

En 1995 (Cota y Wallace) realizaron estudios cariotípicos para 12 especies y diversas variedades de Echinocereus, obtienen como resultado que en 11 especies de este género el número cromosómico fue de 2n=22, mientras que para 5 variedades de E. engelmannii se observó un 2n=4x=44. En general el género mostró cariotipos relativamente simétricos, presentando la mayoría de los cromosomas metacéntricos. Sin embargo se observó variación a nivel interespecífico e intraespecífico en términos de longitud del genoma, tamaño cromosómico y fórmula cariotípica. También hubo variabilidad en el número de satélites, localizándose en la parte terminal del brazo corto de los cromosomas. La variación en número, tipo y posición de los satélites puede aplicarse como marcadores citogenéticos para caracterizar a las especies. Sin embargo estos autores estudiaron diferentes poblaciones de E. engelmannii var. engelmannii, E. maritimus, E. triglochidiatus var. mojavensis y E. cinerascens, encontrando citotipos asimétricos en estas especies. Las diferencias en el tamaño de los cromosomas probablemente indican rearreglos cromosómicos crípticos y la especiación dentro del género puede ser a consecuencia de cambios cromosómicos estructurales no detectados en meiosis. Las diferentes técnicas como el bandeo y el análisis meiótico podrían dilucidar en determinado momento estos rearreglos.

Cid y Palomino (1996), analizaron cromosomas mitóticos y meióticos en tres poblaciones de *Myrtillocactus geometrizans* var. *geometrizans*, todas las plantas estudiadas fueron diploides, presentando un número cromosómico de 2n=22, n=11 y x=11. Los cariotipos obtenidos mostraron 11 pares de cromosomas metacéntricos, encontrando variación en el tamaño de los cromosomas, la longitud total de la cromatina, y el número y posición de las constricciones secundarias. Dos de las

poblaciones presentaron el mismo citotipo, con satélites en el par 1, una longitud cromosómica de 2.19-3.69 μm y una longitud total de la cromatina (LTC) de 32 μm. La tercera población se caracterizó por presentar el segundo citotipo, el cual tiene satélites en los pares 1 y 2, una longitud cromosómica de 1.75-2.95 μm y una LTC de 25.40 μm. No encontraron evidencias de rearreglos cromosómicos estructurales.

Remski (1954) y Johnson (1980), en especies diploides de *Mammillaria*, observaron algunas raíces tetraploides, suponiendo que estas variaciones en el número cromosómico se debieron a la ocurrencia local de poliploidía durante la formación del callo, por lo cual es recomendable como también lo propone Ross (1981), que para confirmar el número cromosómico de los taxa en cactáceas se utilice material meiótico.

ABERRACIONES CROMOSOMICAS Y ANORMALIDADES MEIOTICAS EN CACTACEAS

El comportamiento meiótico en taxa diploides generalmente es normal, formando 11 bivalentes en metafase-I (MI). Las anormalidades en las divisiones premeióticas en las cactáceas son raras pero ocasionalmente producen meiocitos conteniendo cromosomas adicionales, principalmente en plantas poliploides. Johnson (1980), observó en plantas tetraploides de Mammillaria prolifera var. texana, comportamientos irregulares en meiosis. Algunas células mostraron dificultad en el apareamiento, mostrando homología limitada, algunos cromosomas no se aparearon, resultando univalentes los cuales no se incorporaron a los núcleos de las células hijas, produciendo segregación anormal de los cromosomas en anafase-II (AII) y en algunas de ellas formación de puentes con fragmentos y cromosomas retardados. Estas irregularidades originaron núcleos telofásicos de tamaños diferentes y aun micronúcleos. Esta autora observó pocas tétradas normales conteniendo 4 granos de polen, la mayoría contenían de 5 hasta 20 segmentos, que se convierten en microgranos de polen estériles. Como resultado de la segregación irregular de los cromosomas el polen maduro de estas plantas es variable en tamaño y altamente estéril.

Otras aberraciones cromosómicas han sido registrados para otros taxa. Pinkava y McLeod (1971), informaron una no disyunción en una planta tetraploide de *Opuntia violacea* var. *violacea*. Pinkava *et al.* (1973), registraron en una planta tetraploide de *Opuntia curvospina*, especie híbrida de origen interespecífico, un puente y fragmento en Al, lo que evidenció inversiones en estas plantas. Estos autores también informaron la existencia de una planta trisómica del complejo *O. phaeacantha*, híbrido intermedio entre las variedades *discata* y *mayor*. En esta planta se observó la separación de 33 y 34 cromosomas en Al. El univalente también pudo ser observado por estos autores en Ml, el cual presentaba comportamiento aberrante en su migración. Por otro lado estos autores sugieren que el origen trisómico de esta planta se pudo deber a una disyunción anormal en la anafase I como lo han observado en otras plantas similares.

Pinkava *et al.* (1985), registran dos especímenes triploides (3x) de *O. leptocaulis* con 2 translocaciones, esta planta mostró un 35.4% de polen teñido (viable). En estudios más recientes (Pinkava *et al.* 1992) encontró que en híbridos interespecíficos triploides de *Opuntia* la capacidad de tinción del polen (viable) fue alrededor del 20 al 25%, y para otros híbridos interespecíficos con diferentes niveles de poliploidía (2x, 4x, 5x y 6x) el porcentaje de tinción fue del 60-65%, mientras que para taxa no híbridos el polen se tiñó en un 85-95%. Diversos factores pueden afectar el porcentaje de tinción, por ejemplo las inversiones, las translocaciones y los alelos gametofíticos letales, de esta manera los resultados son difíciles de interpretar. Este mismo autor reporta para cromosomas meióticos, en híbridos interespecíficos triploides de *Opuntia*, la presencia en forma regular de 11 trivalentes por célula, en contraste con la combinación de bivalentes y univalentes observada para híbridos interespecíficos en otras familias.

POLIPLOIDIA E HIBRIDIZACION EN CACTACEAS

La poliploidía se desarrolla como uno de los mayores procesos filogenéticos que afecta la evolución de las angiospermas (Stebbins, 1971). Por otro lado la poliploidía ayuda a definir líneas evolutivas y promueve combinaciones genéticas en los organismos (DeWet, 1980).

Varios autores han señalado la relevancia que tiene la poliploidía en la evolución de las cactáceas (Remski, 1954; Johnson, 1980 y Ross, 1981) y algunos otros han señalado el hecho de que la complejidad representada particularmente en las Opuntioideae, se origina del gran potencial que tienen para hibridizarse y el grado tan alto en que este mecanismo se presenta a nivel inter y aun intraespecífico (Pinkava y McLeod, 1971 y Pinkava *et al.* 1985). Este hecho es evidente y se refleja en el sentido de que, de 169 taxa en las Opuntioideae, 107 es decir el 63.3% son poliploides y en 24

de ellos se presentan taxa híbridos originados por cruzamientos interespecíficos e intraespecíficos dando lugar a individuos con niveles de poliploidía intermedios (Pinkava et al. 1985). Grant y Grant (1982), reportaron híbridos pentaploides (5x) naturales en los cuales intervinieron tres taxa: Opuntia lindheimeri con individuos 4x y 6x; O. phaeacantha var. major, con un representante hexaploide (6x) y O. edwardsii, con organismos 4x y rara vez 6x, este autor sugirió tres orígenes independientes: O. lindheimeri (6x) X O. edwardsii (4x), O. phaeacantha var. major (6x) X O. edwardsii (4x) y O. edwarsii (6x) X O. edwardsii (4x). También es importante señalar que en el género Opuntia de 134 taxa registrados, 94 especies tiene individuos poliploides, de los cuales 26 especies presentan tanto individuos diploides como poliploides y 68 especies son exclusivamente poliploides (Cuadro 2 y 3). De los individuos poliploides el 27.37% son tetraploides, el 20.10% son hexaploides, el 5.59% son triploides, el 5.59% son octoploides y el porcentaje restante (4.48%) lo constituyen los niveles de poliploidía 5x, 10x, 11x, 12x, 13x, 19x 20x y 30x (Cuadro 4). Existen además 24 taxa que son híbridos intraespecíficos, con niveles de poliploidía de 3x, 5x y 7x (Cuadro 1).

Ross (1981), menciona que el probable origen poliploide en la familia Cactaceae se debe a anormalidades premeióticas análogas a las observadas en *Pereskia diaz-romeroana*. En *Opuntia* se ha reportado el probable origen poliploide de dos especies (Pinkava *et al.* 1985), el origen de *O. fulgida* var. *fulgida* (3x=33) se piensa que fue por la vía autotriploide, mientras que para *O. kelvinensis* (3x=33) fue autoalotriploide. Ambos procesos pudieron ocurrir por la fusión de gametos reducidos con gametos no reducidos.

Otro posible origen de autopoliploides en cactáceas es la duplicación somática. Aunque este evento se presenta en forma rara en la naturaleza (DeWet, 1980), dentro de la familia se ha reportado en *Mammillaria*, citotipos diploides y tetraploides provenientes de las raíces típicas del mismo individuo (Remski, 1954).

En *Echinocereus* todos los poliploides son tetraploides y estos taxa poliploides se distribuyen generalmente entre altitudes medias (400 m) y altas (1500 m) y en latitudes relativamente altas. Un ejemplo de esta distribución ocurre en *E. engelmannii* var *engelmannii* (Cota y Philbrick, 1994). Además estas plantas ocupan áreas en donde los cambios climáticos son extremos (bajas temperaturas y escasez de agua), lo cual concuerda con lo expuesto por Stebbins (1971) y DeWet (1980), en donde explican que los poliploides tiene la habilidad de colonizar nuevas zonas geográficas y persistir en hábitats con diferentes condiciones ambientales que sus precursores diploides. Por otro lado, la existencia de citotipos diploides y tetraploides fenotípicamente similares en *E. fendleri* var. *bonkerae*, *E. chisoensis* var. *chisoensis*, *E. chlorantus* var. *cylindricus* y variedades de *E. pectinatus* y *E. triglochidiatus* son indicadores de que la poliploidía, en estas plantas, puede tener un origen reciente y que tales cambios numéricos juegan un papel importante en la evolución del género (Cota, 1991).

Los gametos no reducidos en plantas de *Echinocereus*, como en *Opuntia*, son producto de una anomalía meiótica. La fusión de estos gametos no reducidos podría resultar en la formación de individuos poliploides. La mayoría de los cariotipos de los genomas observados en los taxa tetraploides de este género son similares, lo que sugiere un origen autopoliploide (Cota, 1991).

Es interesante mencionar que aunque la mayor frecuencia de taxa poliploides se ha registrado en *Opuntia*, también se han informado auto o alopoliploides en otros 24 géneros de cactáceas. Entre los que se encuentran los géneros *Echinocereus* con 37.2% y *Mammillaria* con 11.8% de taxa poliploides. En *Mammillaria*, se han reportado taxa tetraploides (4x) y hexaploides (6x) por Johnson, (1978 y 1980) y uno de los niveles de poliploidía más altos de los registrados en cactáceas, para *M. capensis* con x=24 (Remski 1954). Johnson, (1980) estudiando el comportamiento cromosómico de varias poblaciones de *M. prolifera*, encuentra una serie poliploide de esta especie. *M. prolifera* var. *arachnoidea* que es diploide (2x), con 2n=22 y esta distribuida en Hidalgo

v Tamaulipas; M. prolifera var texana esta representada por plantas tetraploides (4x) y fue colectada cerca de Nuevo Laredo y en Texas; M. prolifera var. haltiensis, es una población hexaploide (6x) y se distribuye en la isla de Santo Domingo; mientras que M. prolifera var. prolifera también hexaploide, se distribuye en Cuba. También es interesante resaltar que esta investigadora, encuentra otros 15 taxa de Mammillaria diploides, distribuidos en localidades de los Estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Jalisco, Sonora, Tamaulipas y Baja California, lo que hace suponer que en México se encuentra uno de los centros de origen y diversificación del género. En el caso de M. dioica, Johnson (1980), analiza una población tetraploide de Baja California, confirmando este registro informado por Remski (1954), aunque también observa poblaciones hexaploides. Las dos poblaciones parecen diferir en ciertas características morfológicas. En las poblaciones tetraploides de M. prolifera, encuentra también individuos de M. blossfeldiana, todas de nivel poliploide y conviviendo con M. dioica. Observaciones preliminares de estos materiales relacionadas con las diferencias en el polen y la microestructura del estigma, hacen suponer que evitan la hibridación entre estos taxa.

REPRODUCCION VEGETATIVA Y APOMIXIS

La reproducción asexual o reproducción vegetativa es aquella que no implica un proceso sexual. Mucha de las plantas se reproducen en forma vegetativa o por semillas, ésta última es el resultado de un proceso de reproducción sexual.

Las hojas, tallos y raíces pueden llevar a cabo la reproducción vegetativa en varios tipos de plantas, pero los tallos están mucho más frecuentemente involucrados que las raíces o las hojas. Excepto por la posibilidad de mutaciones, todos los individuos derivados de la reproducción vegetativa son genéticamente idénticos.

Algunas plantas dan lugar a semillas sin fecundación, regularmente o como una alternativa del proceso sexual normal. La formación de semillas sin fecundación se llama apomixis (Cronquist, 1986). Rieger et al.(1982) define la apomixis como la sustitución de la reproducción sexual por varias clases de reproducción asexual que no termina con la fusión de los gametos, evitándose la fecundación y omitiendo generalmente la meiosis. El embrión resultante tiene normalmente el mismo número cromosómico y el mismo genotipo que el individuo que lo formó. La semilla que se origina es genéticamente equivalente a una reproducción vegetativa. Sin embargo, algunos tipos de apomixis permiten cierta variación entre la progenie.

Las causas de la apomixis están poco entendidas, pero hay una clara correlación entre apomixis y la ocurrencia de más de dos complementos cromosómicos en el núcleo (Cronquist, 1986).

las semillas apomícticas con cierta frecuencia dan origen a más de un embrión, esta condición se le denomina poliembrionía y Rieger et al. (1982) la define como la producción de más de un embrión a partir de una solo célula huevo, de células gametofíticas o esporofíticas. Se puede formar dos o más sacos embrionarios, dando lugar cada uno a un embrión. Algunas veces un saco embrionario se desarrolla en la forma sexual normal, mientras que los otros lo hacen adventiciamente de tejido nucelar no reproducido. A veces los embriones se desarrollan directamente del tejido nucelar, sin relación con sacos embrionarios (Cronquist, 1986).

TAXONOMIA DEL GENERO Opuntia Mill.

Las Cactáceas son autóctonas del Continente Americano, en donde se encuentran distribuidas especialmente en las regiones áridas y semiáridas (Bravo-Hollis, 1978).

Dentro de esta familia el género *Opuntia* esta representado por más de 200 especies, distribuidas desde Canadá hasta Chile (Hunt y Taylor, 1986).

En México, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y climas, es propicio para el desarrollo de estas plantas. Bravo-Hollis (1978), reportó 65 especies del género *Opuntia* localizadas a lo largo del país. Mientras que para el Valle de México se han encontrado 15 especies silvestres de estos organismos (Scheinvar, 1982).

Los nopales (*Opuntia* y *Nopalea*), presentan como resultado de su adaptación al medio árido, determinadas modificaciones estructurales. Las especies del género *Opuntia* presentan las siguientes características:

Las hojas, en la mayoría de los casos, presentan el limbo subulado, muy reducido, o están atrofiadas como rudimentos vestigiales. Tallo fotosintético suculento engrosado, lo que les da la condición de plantas crasicaules. Parénquima acuífero muy desarrollado, siendo el responsable de la suculencia, en donde las células acumulan una gran cantidad de agua en la época de lluvias y aprovechan en la temporada seca. Tallos con parénquima clorofiliano desarrollado. La epidermis puede presentar cutículas gruesas cutinizadas frecuentemente recubiertas de cera o provistas de tricómas. Todo esto las protege de los rayos ultravioletas y de la resequedad del ambiente. Además presentan un sistema radical muy desarrollado en donde las raíces fibrosas, muy extendidas, son casi superficiales, lo cual les permite abarcar una mayor superficie de absorción, ya que en estas zonas las lluvias se presentan en forma de rápidos aquaceros y se benefician del aqua del rocío y de las granizadas.

Las tres especies estudiadas en el presente trabajo se clasificaron de acuerdo a Bravo-Hollis (1978) y Scheinvar (1982).

Familia CACTACEAE Lindley.
Subfamilia OPUNTIOIDEAE Schum.
Tribu OPUNTIEAE (Britt. y R.) Backbg.
Género Opuntia (Tourn.) Mill.
Subgénero Opuntia
Serie streptacanthae Britt. y R.
Especie O. cochinera Griff.
Especie O. hyptiacantha Web.
Especie O. streptacantha Lem.

Algunas características diagnósticas de estas especies se muestran en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Características diagnósticas de tres especies de (Opuntia) Nopal.

ESPECIE	ARTICULO	ESPINAS	AREOLA	FLOR	FRUTO
Opuntia hyptiacantha	Adultos circulares hasta anchamente obovados, de 30 a 40 cm., de largo, de 26 a 29 cm., de ancho y de 1.2 a 1.8 cm., de espesor. Color verde claro grisáceo	De 5 a 6, siendo 1 rigida, erecta y de 4 a 5 adpre- sas al artículo rigidas hasta de 2 cm., de largo	Dispuestas en 11 a 12 series de espirales en el articulo. Distantes 2.3 cm., entre sí. Glóquidas de color amanillo rojizo caducas. con dos pelos cerdosos negros en la parte inferior de la aréola.	Yema floral globosa con el ápice casi obtuso. Amarilla pasando a anaranjato al segundo día, de 5 cm., de largo. Los estambres alcanzan la milad del largo de los segmentos interiores, erectos, los secundarios introsos. Estido blanco, lóbulos del estigma 8, emergentes sobre los estambres, verdes.	Globoso o subgloboso de 2.5 a 3 cm., de diámetro con cicatriz floral algo hundida, color rojo purpúreo oscuro, recubierto de 8 series de espirales de areolas, con abundante fieltro castaño rojizo y gióquidas cortas rojizas. Comestible.
Opuntia streptacantha	Adultos angostamente obovados de 20 a 30 cm., de largo, 12 a 23 cm., de ancho y 3 a 4 cm., de espesor. Color verde oscuro grisáceo.	1 a 4 rígidas, ausentes en algunas de las areolas inferiores, hasta de 3 cm., de largo color blanco con la base grisácea amarillenta y el ápice ambarino.	Dispuestas en 11 series de espirales en el artículo. Distantes aprox 3 cm., entre si. Glóquidas de color castaño amarillento algo rojizo.	Yema florat con el ápice agudo y pericarpelo 3 veces más targo que el perianto. Flores de 5 a 6 cm., de largo. Filamentos de aproximadamente 1.1 cm., de largo, de color amanllo con ligeros tintes verdosos en la parte inferior. Estilo cuneiforme de aprox., 1.9 cm., de largo, blanco, lóbulos del estigma de 8 a 12.	Elipsoide con cicatriz floral profunda, de color rojo carmesi, de aprox., 6 cm., de largo y 4 cm., de diámetro. Con 6 series de espirales de areolas, sin espiras con lana y glóquidas cortas rojizas. Comestible.
Opuntía cochinera	Adultos obovados o casi circulares de 20 a 28 cm., de largo, de 15 a 20 cm., de ancho y de 3 a 3.5 cm., de espesor. Color verde oscuro.	Hasta 6 blancas, opacas con la edad. Adpresas al artículo, la inferior es más larga, descendente hasta 2.5 cm., de largo.	En el articulo de 10 a 13 series de espirales. Distantes de 1.5 a 4 cm., entre sí. Lana negra, gióquidas dispuestas en la parte superior de la aréola, de color anaranjado rojizo.	Yema floral con el ápice obtuso, recubierta con espinas cetosas del pericarpelo, flor amarilla de aprox., 6 cm., de largo. Estambres cortos. Estilo rosado en parte superior, tóbulos del estigma 10, emergentes sobre las anteras.	Subgloboso de aprox., 4 cm., de largo y 3.5 cm., de ancho. Color rojo purpúreo con aprox., 13 senes de espirales de areolas. Sin espinas con glóquidas amarillas. Comestible.

Bravo-Hollis (1978); Scheinvar (1982).

IMPORTANCIA ECONOMICA DEL NOPAL

El nopal (*Opuntia* sp.) presenta una amplia distribución en las regiones semiáridas de México en condición cultivada y silvestre. El uso que el humano le ha dado a estas plantas es variado, se utiliza como alimento humano, como plantas forrajeras y para uso medicinal entre otras.

ALIMENTACION HUMANA

Una buena cantidad de especies de nopal (*Opuntia* y *Nopalea*) se han utilizado como alimento humano desde que el hombre americano primitivo llegó a las zonas desérticas

Con el advenimiento de la agricultura, los pueblos primitivos comenzaron a seleccionar las variedades que fueron más de su agrado y provecho reproduciéndolas vegetativamente. Las partes de la planta que más se aprovechan para la alimentación humana son los tallos tiernos, generalmente conocido como nopalitos, los frutos, llamados tunas, xoconostles o joconostles y las semillas (Bravo-Hollis y Sánchez, 1991).

Entre los tallos (nopalitos) más utilizados como alimento humano destacan los de las especies pertenecientes a las series *Phaecanthae*, *Ficus-indicae*, *Streptacanthae* y *Robustae*. La serie *Streptacanthae* incluye a *O. streptacantha*, *O. hyptiacantha* y *O, cochinera*.

Los frutos de la mayoría de las especies de *Opuntia* son comestibles, dentro de las cuales están incluidas: *O. cochinera, O. hyptiacantha* y *O. streptacantha*. La pulpa, integrada por los funículos de las semillas que al madurar el fruto se llenan de líquidos azucarados, constituyen un alimento fresco y dulce, muy gustado en nuestro país.

Las tunas con mayor demanda en el mercado son las producidas por las especies agrupadas en las series *Ficus-indicae*, *Streptacanthae* y *Robustae*. Dentro de la serie *Streptacanthae* destacan las especies de *O. streptacantha* (que forma la tuna cardona), *O. hyptiacantha* y *O. cochinera*, las cuales se distribuyen de manera extensa en los estados de San Luis Potosí, Zacatecas, Aguascalientes, Guanajuato, Jalisco, Queretaro, México, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Distrito Federal.

Las semillas teóricamente son todas comestibles, pero debido a la dureza de su testa sólo pueden ser aprovechadas como alimento cuando son previamente trituradas. La producción de aceite de la semilla de tuna "Cardona" *O. streptacantha*, puede llegar a ser hasta de 8.8 kilos por hectárea, pero el aprovechamiento del aceite no es posible económicamente, a pesar de que es de buena calidad (Pimienta, 1990).

FORRAJE

El nopal constituye un magnifico sustituto alimenticio para el ganado, cuando escasean los forrajes de otra clase. En el norte del país, en época de sequía , el nopal salva a los ganaderos de la ruina segura. Las especies espinosas del nopal deben darse al ganado después de haber chamuscado las pencas, evitando así que los animales, sufran de diarreas y lesiones en el hocico, males que ocurren cuando ingieren nopales con aguates y espinas (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

El escaso valor alimenticio del nopal puede ser incrementado mezclándolos con otros forrajes con tunas y semillas. Dentro del plan piloto para el aprovechamiento integral del nopal, en el estado de Zacatecas, se han realizado pruebas muy satisfactorias para el ensilado de pencas y tunas de "nopal cardón" *Opuntia streptacantha* y de las semillas es posible obtener una pasta cuyo contenido proteico la hace muy apreciada como forraje (Bravo-Hollis y Sánchez, 1991).

En casos aislados se ha registrado el uso de la tuna para alimentar ganado bovino, aparentemente con resultados satisfactorios; de hecho, el consumo de la tuna por el ganado ocurre en forma natural, cuando los animales comen los frutos maduros que se desprenden de la planta. (Pimienta, 1990).

USOS MEDICINALES

El uso medicinal de las cactáceas entre las tribus indígenas mesoamericanas ha quedado registrado en los códices. En México existen varios informes sobre el uso de las pencas de nopal para mitigar el dolor y curar inflamaciones (Pimienta, 1990).

El uso popular de los nopales como remedio contra la diabetes, ha intrigado a médicos y farmacólogos. Las diversas recetas populares para disminuir los síntomas diabéticos incluyen desde el tomar tallos crudos machacados en agua hasta el beber sus jugos, extractos acuosos o infusiones de los mismos (Bravo-Hollis y Sánchez, 1991).

No ha sido posible determinar el principio activo del nopal que tiene acción sobre el metabolismo de los glúcidos.

OTROS USOS DEL NOPAL

En el centro de la República Mexicana, principalmente en los estados de Puebla, México, Hidalgo, y Tlaxcala, se emplean plantaciones de diversas especies de *Opuntia*, principalmente de los miembros de las series *Streptacanthae*, *Ficus-Indicae* y *Macdougalianae* para protección de los suelos en zonas erosionadas. (Bravo-Hollis y Sánchez, 1991).

También se obtienen pigmentos de las tunas de diversas especies de *Opuntia*, para colorear, entre otras cosas, pinturas, alimentos, medicinas, juguetes y cosméticos (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

OBJETIVOS

Esta investigación tuvo como finalidad contribuir a la caracterización cromosómica de las siguientes especies; *Opuntia cochinera* Griff., *O. hyptiacantha* Web., y *O. streptacantha* Lem., del Distrito Federal y el Estado de México, para lo cual se propuso:

- 1.- Obtener el número cromosómico (2n), se corroboró el número básico (x) y el nivel de poliploidía de las especies mencionadas.
- 2.- Determinar los cariotipos de cada una de las especies antes citadas.
- 3.- Analizar las semejanzas y diferencias entre los cariotipos de las especies estudiadas para dilucidar que mecanismos citogenéticos están involucrados en su evolución.
- 4.- Proporcionar información Citológica para integrar estudios taxonómicos, biosistemáticos y filogenéticos en *Opuntia*.

MATERIALES Y METODOS

Las plantas que se estudiaron para llevar a cabo el presente trabajo, se colectaron en estado vegetativo en diferentes localidades del Valle de México (Cuadro 4). El material fue colectado y determinado por la Dra. Leia Scheinvar, comparándolos con los ejemplares de las especies depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU). Los ejemplares que sirvieron de respaldo a este estudio pertenecen a la colección de plantas vivas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM).

Cuadro 4. Localidad y datos de colecta de tres especies de Opuntia.

Especie	No. de Colecta	Colector	Localidad
O. streptacantha Lem.	1	Heras	Cerro Vicente Gro. Gustavo A. Madero, D.F.
O. hyptiacantha Web.	1405-a	Scheinvar	Tepotzotlán , Edo. de México.
O. cochinera Griff	1991	Scheinvar	Sierra de Guadalupe, Edo. de México.

ANALISIS DE CROMOSOMAS MITOTICOS

La determinación del número cromosómico y la elaboración del cariotipo se llevaron a cabo en células mitóticas en metafase. De cada una de las especies de *Opuntia* se cortaron ocho artículos (cladodios) de cinco plantas, conservándolos en el invernadero del Jardín Botánico del IBUNAM. A los 21 días aproximadamente se colocaron en bandejas con tierra volcánica húmeda para permitir su enraizamiento.

Se eligieron 10 raíces secundarias de cada artículo las cuales presentaron una longitud de 1.5 a 2 cm., éstas fueron cortadas entre las 7 y 8 hrs., para ser pretratadas en una solución saturada de Alfa-bromonaftaleno durante 3 horas a 18°C, y en completa

oscuridad. Posteriormente se lavaron en agua destilada y se fijaron en una solución Farmer (alcohol etílico y ácido acético glacial, 3:1).

Una vez fijadas las raíces se hidrolizaron en HCl 1N durante 12 min. a 60°C, sumergiéndolas en una solución de Feulgen durante 2 horas para su tinción, ya teñido el tejido se cortó el meristemo apical y se colocó sobre un portaobjetos, se le agregó una gota de aceto-orceína al 1% y se procedió a la separación del tejido utilizando la técnica del aplastamiento, revisando posteriormente las preparaciones al microscopio óptico.

Las preparaciones donde se observaron células con cromosomas en metafase, nítidos y separados, se hicieron permanentes empleando el método del "hielo seco", propuesto por Conger y Fairchield (1953).

Una vez obtenidas las preparaciones permanentes se analizaron con detalle aproximadamente 20 células de cada especie y se procedió al conteo de los cromosomas de células en metafase. Se seleccionaron los mejores campos de cada preparación para ser fotografiados en un fotomicroscopio Carl Zeiss tipo II. Para obtener las fórmulas cromosómicas se trabajaron con los tres mejores campos fotografiados de cada una de las especies.

METODOS DE DIGITALIZACION DE IMAGENES

Las impresiones fotográficas se digitalizaron mediante un scaner (ScanJet 3P HP) en blanco y negro a 300 dpi, con el fin de lograr su imagen a través de una computadora personal, los archivos así obtenidos fueron incorporados a un paquete de diseño gráfico llamado Corel Draw, en donde fueron utilizados como plantillas para poder dibujar los cromosomas.

De los cromosomas dibujados de las tres células por especie, se obtuvieron las longitudes (µm) de los brazos cortos y largos, así como la longitud total de cada cromosoma; también se obtuvieron otros parámetros, como la relación de brazos, la cual está dada por el cociente del brazo largo entre el brazo corto de cada cromosoma. Para llevar a cabo la clasificación de los cromosomas se utilizó el método propuesto por Levan *et al.* (1964). Una vez obtenidos estos parámetros y la clasificación de los cromosomas se procedió a la elaboración de los cariotipos correspondientes a cada una de las especies sujetas a este estudio.

Además se determinó el índice de asimetría (TF%) de acuerdo a Gupta y Gupta (1978) a través de la siguiente ecuación:

METODOS ESTADISTICOS

Con la finalidad de determinar si las longitudes cromosómicas totales (LTC), es decir el tamaño de los genotipos, en los cariotipos de las tres especies presentaban una variación significativa, se llevó a cabo la comparación de sus medias aplicando la prueba estadística llamada "t de Student".

RESULTADOS

NUMERO CROMOSOMICO

Las tres especies del género *Opuntia* incluidas en este estudio corresponden a *O. cochinera, O. hyptiacantha* y *O. streptacantha*, presentaron un número cromosómico de 2n=88 (Fig. 2, 3 y 4). Se observó de manera constante que las tres especies analizadas presentaron células con 2n=8x=88, mostrando todas ellas un nivel de poliploidía de 8x, por lo que se puede determinar que los individuos fueron octoploides.

LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS

A partir de la longitud relativa porcentual obtenida para cada especies (Tablas 1, 2 y 3) se ordenaron los cromosomas en forma decreciente. En este sentido, una característica de las tres especies fue el presentar en la posición final (cromosoma 88) e inicial (cromosoma 1) longitudes relativas porcentuales muy parecidas. En *O. cochinera* estas medidas fueron de 0.71 μm y 1.63 μm respectivamente, para *O. hyptiacantha* fue de 0.70 μm y 1.63 μm, mientras que para *O. streptacantha* fue de 0.71 μm y 1.67 μm.

Al analizar las longitudes absolutas se observaron diferencias entre las tres especies (Tabla 4). De éstas la que presentó los cromosomas más largos fue *O. streptacantha*, con un rango de longitud del cromosoma más corto al más largo de 1.55 a 3.57 µm, una longitud cromosómica menor se observó en *O. cochinera* con un rango de 1.19 a 2.72 µm. Los cromosomas más pequeños fueron los de *O. hyptiacantha* con un rango de 1.07 a 2.50 µm.

TAMAÑO DE LOS GENOTIPOS

Las diferencias observadas en las longitudes cromosómicas de las tres especies también se reflejaron en los promedios de las longitudes totales de la cromatina (LTC), *O. streptacantha* presentó la longitud mayor con 210.99 µm, seguida por *O. cochinera* con una LTC de 166.79 µm y finalmente la que mostró menor LTC fue *O. hyptiacantha* con 152.49 µm. Por otro lado las medias de la LTC obtenidas para las tres especies fueron significativamente diferentes al aplicarles la prueba de t de Student a un nivel de significación del 5% (p< 0.05) (Tabla 5).

CARIOTIPOS

Las tres especies presentaron únicamente cromosomas metacéntricos (Tabla 1, 2 y 3). Los cariotipos obtenidos de las tres especies estuvieron constituidos por 88 cromosomas metacéntricos (Figs. 5, 6 y 7), lo que representa una fórmula cariotípica de 88 metacéntricos (m) para *O. cochinera*, *O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* (Tabla 4).

INDICE DE ASIMETRIA

Al estudiar el índice de asimetría (TF%) obtenido para las tres especies (Tabla 4), no se observaron diferencias significativas al aplicarles la prueba t de Student a un nivel de significancia del 5% (p<0.05), dado que los resultados obtenidos fueron muy similares (Tabla 6). El valor de TF% para *O. hyptiacantha* correspondió a TF%=45.60, *O. cochinera* presentó un TF%=45.31 y *O. streptacantha* mostró un TF%= 44.68.

SATELITES

En las tres especies de *Opuntia* estudiadas, los satélites fueron terminales y se presentaron en el brazo corto de los cromosomas. Se determinaron diferencias en el número y posición de los satélites entre los complementos cromosómicos de las tres especies (Tabla 4). En *O. cochinera* se observaron dieciseis cromosomas metacéntricos con satélites en las posiciones 2, 4, 5, 7, 10, 12, 14, 19, 20, 24, 30, 36, 40, 41, 57 y 64 (Figs., 2 y 5), mientras que en *O. hyptiacantha* se encontraron seis cromosomas metacéntricos con satélites en las posiciones 3, 6, 10, 14, 19 y 30 (Figs., 3 y 6), y en *O. streptacantha* se presentó el mayor número de satélites con veinte cromosomas metacéntricos en las posiciones 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 12, 15, 17, 21, 23, 26, 31, 34, 36, 42, 47 y 71 (Figs. 4 y 7).

Tabla 1. Longitudes cromosómicas promedio de O. cochinera (2n=88).

CROMOSOMA	LONG. REL.	LONG	TUDES ABSOLUTA	S (um)	RELACION	CLASIFICACION
No.	PORCENTUAL	BRAZO CORTO	BRAZO LARGO	LONG TOTAL	BRAZOS (r)	CROMOSOMICA
1	1 630	1.16	1.56	2.72	1.34	m
2 .	1.561	1.17	1.43	2.60	1.22	m
3	1.542	1.15	1.42	2.57	1.23	in
4 '	1.542	1 22	1.35	2 57	1 10	m
5 .	1.528	1.22	1.33	2 55	1.09	m
6	1.488	1.13	1.35	2.48	1 20	m
7 .	1.452	1 08	1.34	2 42	1.24	m
8	1 431	1.09	1.30	2 39	1.20	m
9	1 407	1.00	1 35	2 35	1.35	m
10 '	1 390	0.98	1.34	2.32	1 36	m
11	1 383	1.07	1.24	2 31	1.16	m
12	1.372	1.02	1.27	2 29	1 25	m
13	1.366	1.01	1 27	2 28	1.26	m
14 '	1.330	1.03	1 20	2 23	1.16	m
15	1.335	1.01	1.22	2.23	1 20	- in
16	1.331	1.07	1.15	2.22	1 07	m
17	1.322	1.06	1.15	2.21	1.08	m
18	1.307	1.00	1.18	2.18	1.18	m
19	1.301	0.92	1.25	2.17	1 36	m
20 .	1 288	0.94	1.21	2.15	1 29	m
21	1.286	0.97	1.18	2.15	1 22	th
55	1 284	0.85	1.29	2 14	1 52	m
23	1 280	1.00	1.14	2 13	1 14	<u>""</u>
24	1 264	0.82	1.14	211	1.58	
25	1 248	0.82	1.19	2.08	1.34	m
26	1.239	0.89	1.16	2.08	1.34	m
27	1.228	0.92	1.15	2 05	1 23	m
28	1.228	0.92	1.13	2.02	1.27	m m
	1 211		1.13			
29		0.94		2 02	1.16	m
30	1.201	0.86	1.14	2 00	1 33	m
31	1.194	0.91	1.08	1 99	1.18	m
32	1.186	0.88	1.10	1.98	1 26	- Bi
33	1.184	0.94	1.04	1.97	1.11	tn
34	1.177	0 91	1.05	1.96	1.15	m
35	1.169	0.89	1.06	1.95	1.18	n
36 .	1.168	0.82	1.13	1.95	1.38	m
37	1.167	0.95	1.00	1.05	1.06	in in
38	1.162	0.87	1.07	1.94	1 23	m
39	1.156	0.89	1.04	1 93	1.17	m
40 *	1.154	0.85	1.08	1.92	1 27	n
41 .	1.152	0.84	1.08	1.92	1.28	, tt _t
42	1.152	0 87	1.05	1 92	1.20	m
43	1.143	0.82	1.09	1.91	1.32	m
44	1.139	0.88	1 02	1 90	1.17	m
45	1.120	0.85	1.01	1 87	1.19	fh .
46	1.118	0.84	1 02	1 87	1.22	m
47	1.110	0.62	1.03	1.85	1.26	m
48	1,106	0.86	0.98	1 84	1.13	m
49	1 099	0.85	0.98	1.83	1.16	m
50	1.093	0.88	0 95	1 82	1.08	m
51	1.093	0.83	0 99	1.82	1.19	m
52	1,091	0.89	0.93	1.82	1.05	10
53	1.078	0.79	1.01	1.80	1.27	m
54	1.073	0.84	0.95	1.79	1.12	
55	1.072	0.87	0.91	1.79	1.12	m m
56	1.065	0.87	0.91	1.79	1.11	m m
57 *	1.065	0 84	1.05	1.78	1.11	m
58	1.048	0.78	0 97	1.75	1.25	m
59	1.046	0.83	0.91	1.74	1.10	
60	1.040	0.76	0.97	1.73	1.28	m
61	1.027	0.84	0.88	1.71	1.05	m
62	1.016	0.81	D 88	1.69	1 08	m
63	1.016	0.77	0.92	1.69	1.20	m
64	1.013	0.71	0.98	1.69	1.37	m
65	1.012	0.77	0 92	1 69	1.19	m
60	0.999	0.77	0.90	1 67	1.18	m
	0.984	0.78	0 86	1 64	1.10	m
67						
68	0.973	0.74	88 0	1 62	1.18	. nı
68 68	0 973 0 973	0.76	0.86	1.62	1.12	10
68 69 70	0 973 0 973 0 971	0.76	0.86	1.62 1.62	1.12	m m
68 69 70 71	0 973 0 973 0 971 0 965	0.76 0.78 0.76	0.86 0.84 0.85	1.62 1.62 1.61	1.12 1.07 1.12	m m
68 69 70 71 72	0 973 0 973 0 971 0 965 0 956	0.76 0.78 0.76 0.67	0.86 0.84 0.85 0.93	1.62 1.62 1.61 1.60	1.12 1.07 1.12 1.40	m m
68 69 70 71 72 73	0 973 0 973 0 971 0 965 0 956 0 956	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77	0.86 0.84 0.65 0.93 0.83	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07	m m m m
68 69 70 71 72 73 74	0 973 0 973 0 971 0 965 0 956 0 956 0 930	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74	0.86 0.84 0.85 0.93 0.83	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10	m m
68 69 70 71 72 73 74 75	0.973 0.973 0.971 0.965 0.956 0.956 0.956 0.930	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77	0.86 0.84 0.65 0.93 0.83	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07	m m m m
68 69 70 71 72 73 74	0 973 0 973 0 971 0 965 0 956 0 956 0 930	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74	0.86 0.84 0.85 0.93 0.83	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10	m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75	0.973 0.973 0.971 0.965 0.956 0.956 0.956 0.930	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.77 0.74	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59 1.55	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10	m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76	0 973 0 973 0 971 0 965 0 966 0 956 0 930 0 924	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81 0 82 0 87	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59 1.55 1.54	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.12 1.29 1.10	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76 77	0 973 0 973 0 971 0 965 0 965 0 956 0 956 0 930 0 924 0 921 0 907	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67 0.72	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59 1.55 1.54 1.54	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.12 1.29 1.10	m m m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78	0 973 0 973 0 971 0 965 0 965 0 956 0 930 0 924 0 921 0 907 0 503 0 880	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67 0.72 0.70	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 80 0 80	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59 1.55 1.54 1.54 1.51	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.12 1.20 1.10 1.15	m m m m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79	0.973 0.973 0.971 0.965 0.956 0.956 0.956 0.924 0.924 0.907 0.907 0.800 0.880	0.76 0.78 0.79 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67 0.72 0.72 0.79 0.07	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 90 0 90	1.62 1.62 1.61 1.60 1.59 1.55 1.54 1.51 1.51 1.51	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.10 1.12 1.20 1.10 1.15 1.15 1.20 1.18	m m m m m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81	0 973 0 973 0 973 0 971 0 965 0 956 0 956 0 930 0 921 0 921 0 907 0 860 0 869 0 859	0.76 0.78 0.76 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67 0.72 0.72 0.79 0.07 0.07 0.07	0 86 0 84 0 85 0 95 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 89 0 80 0 80	1.02 1.02 1.01 1.00 1.50 1.55 1.54 1.54 1.51 1.51 1.47	112 107 112 140 107 110 110 112 129 110 115 120 118 120 118	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
68 69 70 71 71 72 73 74 75 76 77 78 80 81	0.973 0.973 0.971 0.965 0.966 0.956 0.930 0.924 0.924 0.927 0.907 0.907 0.860 0.868 0.868	0.76 0.78 0.78 0.79 0.67 0.77 0.73 0.67 0.72 0.70 0.70 0.70 0.70 0.70 0.67 0.67	0 86 0 84 0 85 0 95 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 80 0 80 0 80 0 80	1 02 1 62 1 61 1 60 1 59 1 55 1 54 1 54 1 51 1 51 1 51 1 47 1 47 1 43 1 44	112 107 112 140 107 112 120 112 120 110 115 120 110 118 133 121	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
68 69 70 71 71 72 73 74 75 76 77 78 80 81 82	0.073 0.973 0.971 0.965 0.065 0.056 0.056 0.030 0.024 0.024 0.007 0.907 0.903 0.800 0.880 0.880 0.885 0.859	0.76 0.78 0.79 0.67 0.77 0.74 0.73 0.67 0.77 0.70 0.70 0.70 0.70 0.00 0.00	0 86 0 84 0 85 0 93 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 80 0 80 0 80 0 78	1 02 1 02 1 01 1 01 1 00 1 109 1 109	112 107 112 1.40 1.07 1.10 1.10 1.12 1.20 1.15 1.20 1.15 1.20 1.18 1.33 1.21	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 80 80 81 82 83 84	0 073 0 973 0 973 0 973 0 965 0 965 0 956 0 956 0 920 0 921 0 927 0 903 0 803 0 803 0 803 0 803 0 803 0 803 0 805 0 805	0.76 0.77 0.77 0.77 0.77 0.73 0.67 0.72 0.72 0.70 0.67 0.72 0.70 0.67 0.66 0.66 0.66 0.66	0 86 0 84 0 85 0 95 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 80 0 80 0 78 0 77 0 60 0 77 0 77	1 02 1 02 1 01 1 00 1 100 1 159 1 154 1 154 1 154 1 151 1 147 1 147 1 143 1 142 1 143	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.10 1.12 1.10 1.110 1.15 1.20 1.19 1.33 1.21 1.21 1.21	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
68 69 70 71 71 72 73 74 75 76 77 78 80 81 82 83 84	0 073 0 973 0 973 0 973 0 975 0 965 0 966 0 966 0 924 0 927 0 907 0 907 0 908 0 869 0 859 0 859 0 861 0 864	0.76 0.78 0.79 0.67 0.67 0.77 0.77 0.73 0.67 0.72 0.72 0.79 0.79 0.60 0.60 0.60 0.62 0.63	0 86 0 84 0 85 0 95 0 63 0 63 0 63 0 67 0 77 0 80 0 77 0 77 0 73	1.02 1.02 1.01 1.01 1.00 1.00 1.00 1.00	1 112 1 07 1 12 1 12 1 140 1 107 1 10 1 112 1 170 1 110 1 110 1 120 1 120 1 133 1 121 1 23 1 123 1 123 1 120 1 120	In I
68 69 70 71 71 72 73 74 75 76 77 78 80 80 81 82 83	0 073 0 973 0 973 0 973 0 965 0 965 0 956 0 956 0 920 0 921 0 927 0 903 0 803 0 803 0 803 0 803 0 803 0 803 0 805 0 805	0.76 0.77 0.77 0.77 0.77 0.73 0.67 0.72 0.72 0.70 0.67 0.72 0.70 0.67 0.66 0.66 0.66 0.66	0 86 0 84 0 85 0 95 0 83 0 81 0 82 0 87 0 79 0 80 0 80 0 78 0 77 0 60 0 77 0 77	1 02 1 02 1 01 1 00 1 100 1 159 1 154 1 154 1 154 1 151 1 147 1 147 1 143 1 142 1 143	1.12 1.07 1.12 1.40 1.07 1.10 1.10 1.12 1.10 1.110 1.15 1.20 1.19 1.33 1.21 1.21 1.21	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m

* CROMOSOMAS CON SATELITES

Tabla 2. Longitudes cromosómicas promedio de O. hyptiacantha (2n=88).

CROMOSOMA	LONG, REL.	BRAZO CORTO	GITUDES ABSOLUTA	L LOUG TOTAL	RELACION	CLASIFICACI
No.	PORCENTUAL	BRAZUCUHTU	BRAZO LARGO	LONG. TOTAL	BRAZOS (t)	
	1.636	1.13	1.37	2.50	1.21	m
2	1 607	1.14	1 31	2.45	1.14	m
3 '	1 525	1.04	1 29	2.33	1.24	
4	1 516	1 01	1 30	231	1 29	m
5	1.470	1.08	1 16	2 24	1.07	m
6	1 449	1.05	1.16	221	1 10	/n
7	1.447	0.95	1 26	221	1 32	m
8	1.433	1.02	1.16	2.18	1.13	m
9	1,413	1.00	1.15	2.16	1 15	m
			117			
10	1 383	0 04		2.11	1.24	
- 11	1 383	0 93	1,18	2.11	1 28	m
12	1.391	0 98	1.13	211	1.15	, tp
13	1.378	0.84	1.26	2.10	1 50	in .
14	1.357	0.83	1 24	2 07	148	m
15	1.345	0 90	1.15	206	1.28	m
16	1.325	0 64	1.08	5.05	1 15	m
17	1.312	0.89	1.11	2 00	1.26	tri
18	1.300	0.91	1.07	1.98	1.18	ITI
19	1 294	0.82	1.15	1.97	1.41	m
20	1.292	0.90	1.07	197	1.19	m
21	1 268	0 90	1.03	1.93	1.14	10
	1 268					
22	1.248	0.88	1 02	1 90	1.16	m
23	1 245	0.00	1.00	1.90	1.11	m
24	1 234	0.87	1.01	1.88	1 16	
25	1.231	0.87	1.00	1.RB	1.15	- th
26	1.229	0.85	1.03	1 87	121	m
27	1 220	0.86	1 00	1.86	1.16	m
28	1 213	0.88	0.97	1 85	1 11	m
29	1 205	0.87	0 97	1.84	1.12	m
30	1.192	0.81	1.01	1 82	1.26	m
31	1.191	0.85	0.96	182	1.13	
32	1.189	0.80	1.02	1.81	1 27	
33		0.86	0.93	1 79	109	
	1.172					
34	1.172	0.82	0.97	1.79	1.19	<u></u>
35	1.170	0.85	0.94	1.78	1 10	
36	1.169	0 84	0.94	1 78	1.11	m
37	1.157	0.84	0.92	1.76	1 09	fn
38	1.155	0.78	0.98	1.76	1.25	m
39	1.149	0.81	0.94	1 75	1.17	m
40	1 147	0.74	1.00	1.75	1.35	m
41	1.139	0.82	0.92	1.74	1.12	rth .
42	1.139	0 77	0.96	1.74	1.24	Tri .
43	1.132	0.78	0.95	1.73	1 22	m
44	1.131	0.73	1.00	1.72	137	
				1.70	1.11	
45	1.113	0.80	0.89			m
46	1,111	0.78	0 91	1 69	1.17	
47	1.111	0.76	0 94	1.69	1.24	m
48	1.108	0.78	0.91	1.69	1.16	m
49	1.108	0.76	0.93	1 69	1.22	fn
50	1.098	0.81	0.86	1.67	1.06	m
51	1.098	0.79	0.88	1.67	111	(II)
52	1.090	0.78	O 88	1.66	1.12	10
53	1.087	0 76	0.90	1 66	1.18	n,
54	1 079	0.77	0.88	1 65	1.15	m
	1.078	074	0.90	1.64	1.21	
55						m
56	1.076	0.73	0.91	1 64	1.24	rn
57	1.065	0.77	0.85	1 62	1.10	- III
58	1.060	0.71	0.90	1 62	1.27	m
59	1.051	0 77	0.84	160	1 09	m
60	1 046	0.72	0.88	1.60	1.22	m
61	1.041	0.73	0.86	150	1.19	Li Li
62	1.041	0.66	0 93	1 59	1.40	m
63	1.038	0 73	0.86	1.58	1.18	, m
64	1.028	0 70	0.87	1 57	124	fn
65	1 016	0.75	0.80	1.55	1.07	m
66	1.016	071	0.84	1.55	1.18	m
67	1.011	0.71	0.83	1.54	1 17	
68	1.007	0.64	0.83	1.54	141	
						m
69	0 005	0 71	0.81	1.52	1.15	m
70	0 986	0.69	0.81	1.50	1.17	n
71	0.970	0.69	0.79	1.48	1.15	m
72	0.968	0 67	0.81	1.48	1 21	m
73	0 966	0.65	0.83	1 47	1.27	m
74	0.948	0.63	D 81	1.45	1.28	m
75	0.939	0.68	0.75	1 43	1.10	m
76	0.930	0.65	0.73	142	120	
77	0 927	0 67	0.75	141	1.12	
						<u></u>
78	0.913	0 64	0.75	1.39	1.17	
70	0.889	0.63	0 73	1.36	1 16	m
BO	0.870	0 63	0.70	f 33	1.12	m
81	0 868	0.59	0.74	1,32	1.26	m
A2	0.865	0.62	0.70	1 32	1.14	m
83	0.842	0.59	0.69	1 28	117	m
84	0.823	0.58	0.68	1.26	1 18	<u>m</u>
		0.57				
85	0.806	0.57	0.66	1.23	1.15	m
86	0.765	0.56	0.61	1 17	1.09	m
87	0.710	0.50	0.58	1 08	1.15	ın .
BA .	0.699	0.45	0 62	1.07	1.37	m

Tabla 3. Longitudes cromosómicas promedio de *O. streptacantha* (2n=88).

No. 1 1 2 3 4 4 5 5 5 6 6 7 7 8 9 7 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9 9	PORCENTUAL 1 693 1 693 1 647 1 612 1 647 1 612 1 573 1 538 1 540 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1 440 1	RHAZO CORTO 1 07 1 07 1 07 1 07 1 07 1 07 1 07 1 08 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 1	BRAZO LARGO 1 90 1 91 1 91 1 94 1 191 1 94 1 192 1 166 1 192 1 172 1 176 1 164 1 177 1 177 1 171 1 155 1 167 1 167 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169	LONG TOTAL 3 57 3.47 3.40 3.10 3.10 3.10 3.11 3.08 3.07 3.04 3.00 2.00 2.00 2.00 2.00 2.00 2.00 2.00	BRAZOS (r) 114 122 118 122 118 121 105 105 1.61 121 125 134 117 136 137 136 137 137 136 129 131 135 136 137 136 137 137 137 137 137 137 137 137 137 137	CROMOSOMICA m m m m m m m m m m m m m m m m m m
2 ' 3 ' 4 ' 5 ' 6 ' 7 ' 8 ' 9 ' 10 ' 11 ' 12 ' 13 ' 14 ' 15 ' 16 ' 17 ' 18 ' 19 ' 20 ' 21 ' 22 ' 24 ' 24 ' 27 ' 28 ' 29 ' 30 ' 31 ' 32 ' 33 ' 34 ' 36 ' 37 ' 38 ' 39 ' 40 '	1.647 1.612 1.673 1.618 1.510 1.473 1.465 1.473 1.465 1.473 1.465 1.351 1.369 1.351 1.362 1.351 1.362 1.351 1.362 1.352 1.351 1.362 1.352 1.353 1.323 1.323 1.324 1.293 1.293 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279 1.279	1 66 1 55 1 55 1 56 1 59 1 59 1 59 1 59 1 39 1 37 1 31 1 40 1 77 1 25 1 34 1 26 1 27 1 29 1 27 1 29 1 29 1 29 1 29 1 29 1 29 1 29 1 29	1 91 1 84 1 183 1 66 1 192 1 172 1 172 1 174 1 164 1 172 1 171 1 165 1 162 1 163 1 163 1 164 1 1	3.47 3.40 3.12 3.25 3.20 3.11 3.08 3.07 3.04 3.07 3.04 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05	1.23 1.23 1.23 1.24 1.25 1.25 1.25 1.25 1.25 1.25 1.25 1.25	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
3 ' 4 ' 5 ' 6 ' 7 ' 7 ' 8 ' 7 ' 7 ' 8 ' 7 ' 7 ' 8 ' 7 ' 7	1 612 1 573 1 538 1 516 1 473 1 462 1 455 1 439 1 1415 1 390 1 362 1 351 1 362 1 362 1 373 1 304 1 304 1 304 1 307 1 307	1.56 1.59 1.59 1.59 1.59 1.77 1.37 1.31 1.40 1.77 1.35 1.34 1.40 1.77 1.25 1.34 1.20 1.21 1.20 1.21 1.20 1.21 1.20 1.21 1.20 1.21 1.20 1.21 1.20 1.21 1.21	1 84 1 82 1 163 1 162 1 172 1 172 1 176 1 177 1	3 40 3 12 3 25 3 20 3 11 3 08 3 07 3 08 3 07 3 00 2 00 2 00 2 00 2 00 2 00 2 00 2 00	1 18 19 19 19 19 19 19 19 19 19 19 19 19 19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
4	1.573 1.518 1.518 1.518 1.510 1.473 1.462 1.455 1.435 1.435 1.300 1.360 1.360 1.360 1.360 1.360 1.361 1.361 1.361 1.362 1.363 1.362 1.363 1.363 1.363 1.363 1.363 1.365 1.365 1.365 1.365 1.365 1.365 1.365 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.273 1.274 1.274 1.274 1.274 1.274 1.274	1 58 1 58 1 77 1 77 1 77 1 77 1 37 1 31 1 40 1 77 1 31 1 40 1 77 1 31 1 55 1 34 1 55 1 34 1 55 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1	1 66 1 192 1 72 1 72 1 76 1 164 1 172 1 76 1 164 1 172 1 176 1 165 1 167 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169 1 169	3.95 3.97 3.11 3.08 3.09 3.00 3.00 3.00 3.00 2.00 2.00 2.00 2.00	1 05 1.61 1.71 1.72 1.75 1.75 1.34 1.17 1.16 1.16 1.19 1.11 1.19 1.11 1.11 1.12 1.13 1.14 1.15 1.14 1.15 1.14 1.15 1.15 1.15 1.15 1.15 1.15 1.15 1.15 1.15 1.16 1.17 1.17 1.17 1.16 1.17 1.17 1.16 1.17 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.16 1.17 1.17 1.18 1.18 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19 1.19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
0 0 7 7 7 8 9 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 538 1 516 1 473 1 462 1 473 1 4462 1 439 1 415 1 390 1 390 1 392 1 393 1 394 1 393 1 394 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 293 1 294 1 1 293 1 1 293 1 1 293 1 1 294 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1 58 1 58 1 77 1 77 1 77 1 77 1 37 1 31 1 40 1 77 1 31 1 40 1 77 1 31 1 55 1 34 1 55 1 34 1 55 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1 57 1	1 192 172 172 176 1 164 1 77 1 185 1 182 1 162 1 163 1 160 1	3.70 3.11 3.08 3.07 3.08 3.07 3.04 2.07 2.05 2.06 2.07 2.07 2.06 2.70 2.70 2.70 2.70 2.70 2.70 2.70 2.70	1.51 1.71 1.71 1.72 1.34 1.34 1.36 1.36 1.37 1.16 1.29 1.31 1.33 1.28 1.33 1.28 1.13 1.24 1.15 1.17 1.17 1.17 1.13 1.17 1.17 1.17 1.17	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
7 8 9 10 11 11 12 12 13 14 15 15 16 17 17 17 18 18 18 18 18 18 18 18 18 18 18 18 18	1.473 1.462 1.455 1.415 1.319 1.315 1.350 1.351 1.352 1.351 1.346 1.323 1.317 1.304 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203 1.203	1 196 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197 1 197	172 172 172 176 164 177 185 186 162 163 163 163 163 164 165 165 165 165 165 165 165 165 165 165	3 11 3 008 3 008 3 007 2 005 2	1.71 1.72 1.25 1.34 1.17 1.36 1.37 1.16 1.29 1.31 1.35 1.35 1.35 1.33 1.28 1.28 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31 1.3	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
8 ' 0 ' 10 ' 11 ' 11 ' 11 ' 11 ' 11 ' 11	1.462 1.455 1.439 1.415 1.390 1.360 1.362 1.363 1.363 1.363 1.363 1.363 1.363 1.364 1.293 1.293 1.293 1.293 1.293 1.293 1.255 1.255 1.255 1.255 1.252 1.252 1.252 1.252 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253 1.253	1 37 1 31 1 31 1 40 1 27 1 25 1 34 1 24 1 22 1 22 1 22 1 22 1 22 1 22 1 2	1.72 1.76 1.64 1.77 1.76 1.64 1.77 1.75 1.62 1.62 1.63 1.60 1.55 1.60 1.55 1.46 1.46 1.46 1.46 1.46 1.47 1.48 1.44 1.44 1.44 1.45 1.39 1.47 1.47	3 08 3 07 3 08 3 07 3 04 3 07 3 04 3 07 3 04 3 07 3 04 3 07 3 04 3 07 3 07	1 25 1 25 1 25 1 25 1 136 1 137 1 136 1 137 1 136 1 139 1 131 1 13	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
0 \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \	1.455 1.439 1.415 1.319 1.350 1.350 1.352 1.351 1.346 1.323 1.317 1.304 1.203 1.279 1.279 1.279 1.275 1.265 1.255 1.225 1.225 1.226 1.226 1.226 1.227 1.221 1.226 1.226 1.226 1.227 1.227 1.228 1.228	1 31 1 40 1 27 1 25 1 25 1 26 1 24 1 25 1 34 1 34	1 76 1 164 1 77 1 164 1 77 1 155 1 162 1 162 1 163 1 160 1 159 1 155 1 46 1 146 1 146 1 146 1 148 1 148 1 148 1 148 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149	3 07 3 04 2 09 3 04 2 09 5 2 05 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09 5 2 09	1 34 1 17 1 16 1 17 1 16 1 129 1 11 1 15 1 135 1	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 21 22 24 24 25 26 27 28 29 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 20 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 20 20 20 20 20 20 20 20 20 20	1.439 1.445 1.399 1.360 1.362 1.363 1.366 1.365 1.365 1.323 1.323 1.323 1.324 1.327 1.308 1.308 1.309 1.297 1.297 1.297 1.297 1.279 1.265 1.250 1.252 1.252 1.252 1.253 1.216 1.212 1.212 1.216 1.212 1.216 1.114 1.1172	140 177 127 128 134 129 124 121 120 119 121 129 121 129 121 129 122 127 128 128 129 131 140 140 140 140 140 140 140 140 140 14	1 64 1 72 1 71 1 55 1 162 1 62 1 60 1 150 1 150 1 150 1 150 1 151 1 140 1 151 1 140 1 151 1 148 1 148 1 148 1 149 1 149	3 0.4 2 0.9 2 0.5 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0 2 0.0	1.17 1.36 1.37 1.16 1.29 1.31 1.34 1.33 1.28 1.13 1.28 1.15 1.17 1.17 1.17 1.17 1.17 1.17 1.17	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
11 11 12 13 14 14 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15	1 446 1 399 1 369 1 369 1 369 1 381 1 383 1 384 1 323 1 317 1 308 1 309 1 297 1 293 1 279 1 265 1 265 1 265 1 262 1 262 1 262 1 263 1 272 1 272 1 272 1 273 1 274 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275 1 275	127 127 128 134 134 134 129 129 120 120 120 121 120 121 120 121 121 122 122	1.72 1.77 1.55 1.62 1.63 1.63 1.63 1.63 1.63 1.63 1.63 1.63	2 yus	1 36 1 37 1 16 1 29 1 31 1 35 1 35 1 33 1 29 1 13 1 29 1 13 1 29 1 13 1 24 1 15 1 15 1 15 1 15 1 15 1 15 1 15 1 1	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
12 ' 13 ' 14 ' 15 ' 15 ' 16 ' 17 ' 18 ' 19 ' 19 ' 19 ' 19 ' 19 ' 19 ' 19	1 399 1 360 1 362 1 361 1 362 1 381 1 384 1 323 1 317 1 308 1 309 1 297 1 297 1 296 1 279 1 265 1 250 1 252 1 223 1 221 1 223 1 221 1 223 1 221 1 221 1 225 1 1 246 1 1 221 1 1 205 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	1.75 1.74 1.76 1.76 1.76 1.76 1.72 1.72 1.70 1.19 1.72 1.72 1.72 1.72 1.75 1.75 1.75 1.75 1.75 1.75 1.75 1.75	1.71 1.55 1.62 1.62 1.63 1.60 1.60 1.50 1.50 1.50 1.50 1.40 1.40 1.40 1.42 1.40 1.44 1.44 1.44 1.44 1.45 1.39 1.42 1.44 1.45 1.39 1.42 1.44 1.45 1.49 1.44 1.44 1.45 1.49 1.44 1.44 1.44 1.44 1.44 1.44 1.44	2 05 2 08 2 07 2 07 2 05 2 05 2 05 2 05 2 05 2 05 2 05 2 05	1 37 1 17 1 16 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
13 14 15 15 17 17 17 17 17 17 17 17 17 17 17 17 17	1.1569 1.362 1.363 1.346 1.346 1.323 1.317 1.308 1.309 1.293 1.293 1.293 1.293 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265	1.54 1.56 1.24 1.21 1.21 1.20 1.20 1.21 1.21 1.22 1.22	1 155 1 162 1 162 1 163 1 163 1 163 1 163 1 165 1 155 1 146 1 146 1 146 1 146 1 146 1 148 1 148 1 148 1 148 1 148 1 149 1 149	2.80 2.80 2.85 2.85 2.29 2.78 2.78 2.76 2.75 2.74 2.73 2.70 2.07 2.07 2.07 2.04 2.03 2.04 2.03 2.04 2.03 2.04 2.04 2.04 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05 2.05	1 16 129 1 131 1 135 1 136 1 137 1 138 1 129 1 115 1 124 1 15 1 17 1 13 1 13 1 13 1 17 1 17 1 10 1 17 1 10 1 17 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
14 15: 16: 17: 18 19 20 21: 22: 23: 24 24 26: 26: 27 28 30: 30: 31: 34: 35: 36: 37 38 39 40	1.345 1.345 1.345 1.323 1.323 1.323 1.323 1.323 1.323 1.323 1.324 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225	1 76 1 24 1 24 1 27 1 20 1 19 1 22 1 22 1 22 1 27 1 24 1 25 1 27 1 24 1 16 1 16 1 16 1 17 1 17 1 17 1 17 1 17	1 162 1 62 1 63 1 60 1 50 1 55 1 46 1 55 1 46 1 46 1 42 1 40 1 42 1 44 1 44 1 44 1 44 1 44 1 44 1 44	2.87 2.86 2.84 2.79 2.70 2.75 2.75 2.75 2.74 2.75 2.70 2.60 2.61 2.61 2.61 2.61 2.61 2.61 2.61 2.61	1.29 1.31 1.35 1.35 1.33 1.29 1.13 1.24 1.15 1.17 1.13 1.33 1.32 1.30 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31 1.31	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
15 ' 16 ' 17 ' 18 ' 19 ' 20 ' 21 ' 21 ' 22 ' 23 ' 24 ' 25 ' 26 ' 27 ' 28 ' 29 ' 30 ' 31 ' 31 ' 33 ' 34 ' 35 ' 37 ' 38 ' 39 ' 40 '	1.354 1.326 1.327 1.317 1.308 1.317 1.308 1.304 1.297 1.279 1.279 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.265 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270 1.270	124 121 121 120 130 149 129 129 129 127 124 127 125 146 146 146 146 146 147 147 148 149 149 149 149 149 149 149 149 149 149	1 62 1 63 1 60 1 59 1 55 1 46 1 51 1 46 1 146 1 146 1 146 1 146 1 146 1 147 1 148 1 148 1 148 1 149 1	2 85 2 84 2 294 2 278 2 276 2 275 2 275 2 274 2 270 2 67 2 64 2 64 2 64 2 64 2 65 2 61 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65	1 31 1 35 1 35 1 33 1 28 1 133 1 28 1 124 1 15 1 17 1 13 1 13 1 13 1 17 1 17 1 17 1 19 1 19 1 19 1 19 1 19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
16, 17 18 19 20 20 21 22 22 22 24 24 25 25 26 27 28 29 29 29 29 29 29 29 29 29 29 29 29 29	1.346 1.023 1.017 1.008 1.008 1.008 1.297 1.293 1.279 1.265 1.255 1.255 1.255 1.223 1.223 1.223 1.223 1.224 1.223 1.224 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225 1.225	121 120 119 121 122 122 122 127 124 125 124 125 124 125 127 124 116 116 117 117 118 108	1.63 1.60 1.50 1.55 1.55 1.44 1.55 1.46 1.46 1.42 1.72 1.72 1.88 1.48 1.40 1.34 1.40 1.34 1.45 1.30 1.45 1.45 1.45 1.46 1.47 1.46 1.47 1.46 1.46 1.47 1.46 1.47 1.46 1.46 1.46 1.46 1.46 1.46 1.46 1.46	2 94 2 279 2 276 2 276 2 275 2 275 2 275 2 275 2 67 2 66 2 64 2 64 2 64 2 65 2 64 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65 2 65	1 35 1 33 1 33 1 28 1 13 1 24 1 15 1 15 1 17 1 13 1 31 1 27 1 30 1 17 1 30 1 17 1 30 1 17 1 30 1 17 1 19 1 10 1 10 1 10 1 10 1 10 1 10 1 10	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
17. 18 19 19 20 21. 21. 22. 21. 24. 25. 26. 27. 28 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40.	1 323 1 317 1 308 1 394 1 394 1 297 1 293 1 279 1 265 1 265 1 265 1 262 1 273 1 216 1 216 1 217 1 216 1 217 1 217 1 218 1 218	1.70 119 121 129 129 122 127 124 125 114 116 110 120 121 113 113 114 110 110 111 111 111 111 111 111 111	1 60 1 59 1 159 1 146 1 146 1 146 1 146 1 146 1 142 1 148 1 148 1 148 1 149 1 134 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149 1 149	2 79 2 78 2 78 2 75 2 75 2 74 2 73 2 70 2 66 2 66 2 64 2 63 2 63 2 61 2 58 2 58 2 58 2 69 2 69 2 69 2 69 2 69 2 69 2 69 2 69	1 34 1 33 1 28 1 128 1 13 1 24 1 15 1 17 1 13 1 33 1 33 1 27 1 30 1 17 1 109 1 109 1 199	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
18 19 20 21 21 22 23 24 24 26 26 27 28 30 30 31 32 32 34 36 37 38 39 40	1 3078 1 3098 1 3094 1 3094 1 3097 1 2097 1 279 1 279 1 279 1 275 1 275 1 275 1 275 1 223 1 223 1 223 1 221 1 221	119. 119. 121. 122. 122. 127. 127. 128. 114. 116. 114. 120. 120. 120. 121. 131. 131. 131. 131. 131. 131. 131	1.59 1.55 1.46 1.46 1.40 1.40 1.40 1.42 1.47 1.48 1.44 1.40 1.34 1.34 1.34 1.34 1.34 1.34 1.34 1.34	2.78 2.76 2.75 2.74 2.73 2.73 2.70 2.67 2.66 2.64 2.63 2.64 2.65 2.61 2.58 2.58 2.58 2.58 2.58 2.58 2.58 2.58	1.33 1.28 1.13 1.24 1.15 1.17 1.13 1.33 1.27 1.30 1.17 1.09 1.29	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
19 20 21 21 22 21 24 25 26 27 28 29 30 31 31 33 34 35 36 37 38 39 40	1 308 1 304 1 297 1 293 1 279 1 275 1 265 1 282 1 282 1 282 1 293 1 293	1.21 1.29 1.22 1.27 1.27 1.24 1.25 1.16 1.16 1.16 1.10 1.20 1.20 1.13 1.14 1.14 1.14 1.10 1.00 1.00 1.00 1.00	1 45, 1.51 1.40 1.46 1.42 1.52 1.52 1.52 1.48 1.48 1.49 1.33 1.45 1.33 1.45 1.39 1.47	2 76 2 275 2 74 2 73 2 70 2 07 2 06 2 06 2 03 2 01 2 58 2 58 2 58 2 58 2 58 2 58 2 58 2 58	1.13 1.24 1.15 1.17 1.13 1.33 1.27 1.30 1.17 1.09 1.24 1.19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
21 , 22 , 23 , 24 , 25 , 26 , 27 , 28 , 29 , 20 , 30 , 31 , 33 , 34 , 35 , 36 , 37 , 38 , 39 , 40 , 40 , 40 , 40 , 40 , 40 , 40 , 4	1 394 1 297 1 293 1 279 1 265 1 250 1 250 1 250 1 223 1 223 1 223 1 224 1 223 1 224 1 225 1 225 1 225 1 225 1 226 1 227 1 227 1 227 1 228 1 228	129 122 127 127 128 128 128 114 116 116 117 120 120 113 117 118 108 100 119 100 117 100 100 100 100 100 100 100 100	1 45, 1.51 1.40 1.46 1.42 1.52 1.52 1.52 1.48 1.48 1.49 1.33 1.45 1.33 1.45 1.39 1.47	2 75 2.74 2 73 2 70 2 67 2 66 2 64 2 63 2 61 2 63 2 61 2 68 2 68 2 68 2 68 2 68 2 68 2 68 2 68	1.13 1.24 1.15 1.17 1.13 1.33 1.27 1.30 1.17 1.09 1.24 1.19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
22 24 24 24 24 25 26 27 27 28 29 30 31 32 33 34 33 36 37 38 39 40 0	1.293 1.279 1.265 1.265 1.252 1.245 1.236 1.223 1.223 1.223 1.223 1.212 1.212 1.212 1.212 1.212 1.214 1.215	1 27 1 24 1 25 1 14 1 15 1 14 1 16 1 13 1 12 1 12 1 13 1 17 1 14 1 108 1 107 1 107	1.51 1.48 1.48 1.49 1.52 1.48 1.48 1.48 1.49 1.34 1.45 1.39 1.45 1.47 1.47	2.74 2.73 2.70 2.67 2.66 2.64 2.63 2.61 2.58 2.58 2.59 2.59 2.59 2.59 2.50	1 24 1 15 1 17 1 13 1 33 1 127 1 30 1 17 1 09 1 .29	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
23 * 24 * 24 * 25 * 26 * 27 * 28 * 29 * 30 * 31 * 32 * 33 * 34 * 35 * 36 * 37 * 38 * 39 * 40	1,279 1,765 1,250 1,250 1,252 1,245 1,226 1,226 1,223 1,216 1,212 1,212 1,205 1,114 1,181 1,172	1.24 1.25 1.14 1.16 1.14 1.20 1.24 1.17 1.14 1.08 1.07 1.17	1.46 1.42 1.52 1.48 1.48 1.40 1.34 1.45 1.39 1.42 1.47	2 70 2 67 2 66 2 64 2 03 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1.17 1.13 1.33 1.27 1.30 1.17 1.09 1.29 1.19	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
23 * 24 * 24 * 25 * 26 * 27 * 28 * 29 * 30 * 31 * 32 * 33 * 34 * 35 * 36 * 37 * 38 * 39 * 40	1,279 1,765 1,250 1,250 1,252 1,245 1,226 1,226 1,223 1,216 1,212 1,212 1,205 1,114 1,181 1,172	1.24 1.25 1.14 1.16 1.14 1.20 1.24 1.17 1.14 1.08 1.07 1.17	1 42 1 52 1 48 1 48 1 40 1 34 1 45 1 39 1 47 1 47	2 70 2 67 2 66 2 64 2 03 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1.13 1.33 1.27 1.30 1.17 1.09 1.29	m m m m m m m m m m m m m m m m m m m
26 26 27 28 29 30 31 32 33 3 3 5 36 37 38 39 40	1.765 1.759 1.252 1.245 1.236 1.236 1.223 1.223 1.224 1.212 1.212 1.205 1.194 1.181	1 25 1 14 1 16 1 16 1 1.14 1 20 1 24 1 13 1 17 1 1.14 1 1.08 1 0.07 1 1.07	1 52 1.48 1.48 1.40 1.34 1.45 1.39 1.42 1.47	2 67 2 66 2 64 2 63 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1 33 1 27 1 30 1 17 1 109 1 1.24 1 .19	m m m m m m
26 ' 27	1 252 1 245 1 236 1 236 1 223 1 223 1 216 1 212 1 212 1 205 1 194 1 181 1 172	1.16 1.14 1.20 1.24 1.13 1.17 1.14 1.08 1.07 1.17	1.48 1.48 1.40 1.34 1.45 1.39 1.42 1.47 1.47	2 64 2 63 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1 27 1 30 1 17 1 09 1.24 1.19	m m m m
27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 36 39	1,245 1,236 1,223 1,223 1,216 1,212 1,212 1,225 1,104 1,181 1,172	1.14 1 20 1 24 1 13 1 17 1 .14 1 .08 1 .07 1 .17	1 48 1 40 1 34 1 .45 1 .39 1 .42 1 .47 1 48	2 63 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1 30 1 17 1 09 1 29 1 19	m m m
28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 39 39	1,236 1,223 1,223 1,216 1,217 1,217 1,205 1,194 1,181 1,172	1 20 1 24 1 13 1 17 1 14 1 108 5 107 5 17	1 40 1 34 1 .45 1 .39 1 .42 1 .47 1 48	2 63 2 61 2 58 2 58 2 57 2 56	1 17 1 09 1.29 1.19	m m m
29 30 31 1 32 33 34 3 35 36 36 37 37 38 39	1 273 1 223 1 216 1 216 1 212 1 212 1 205 1 194 1 181 1 172	1.24 1.13 1.17 1.14 1.08 1.07 1.17	1 34 1.45 1.39 1.42 1.47 1.48	2 58 2 58 2 57 2 56	1 09 1.29 1.19	m m
30 31 - 32 33 34 - 35 36 - 37 38 39	1 223 1 216 1 212 1 212 1 212 1 205 1 194 1 181 1 172	1.13 1.17 1.14 1.08 1.07 5.17	1.45 1.39 1.42 1.47 1.48	2 58 2 57 2 56	1.29	en en
31 32 33 34 33 34 35 36 37 38 39 40	1,216 1,212 1,212 1,205 1,164 1,181 1,172	1.17 1.14 1.08 1.07 1.17 1.07	1.39 1.42 1.47 1.48	2 57 2 56	1.19	rn .
32 33 34 * 35 36 * 37 28 39	1 212 1 212 1 205 1 194 1 181 1 172	1.14 1.08 1.07 1.17 1.07	1.42 1.47 1.48	2 56		
33 34 35 35 36 37 38 39 40	1,212 1,205 1,194 1,181 1,172	1.08 1.07 1.17 1.07	1.47		1.25	I in
34 * 35 36 * 37 38 39 40	1,205 1,194 1,181 1,172	1.07 1.17 1.07	1 48			
35 36 37 38 39 40	1.194 1.181 1.172	1.17 1.07		2.56	1.36	m
36 ° 37 38 39 40	1 181	1 07		2 54	1.39	- m
37 38 39 40	1.172		1.35	2.57	1.15	<u></u>
38 39 40		1.17	1 42	2.49	1.33	in in
39 40		1.11	1.34	2 45	1 20	In In
40	1 154	1.08	1.35	2 43	1 25	m
	1,149	1.10	1 33	2.42	1.21	m
	1.145	1.02	1.40	2 42	1.38	m
42 1	1.136	1.10	1 30	2 40	1 19	mi mi
43	1 131	1.08	1 32	2 39	1.20	m
44	1.122	1.09	1.28	2.37	1.18	tri
45	1.115	0.98	1.37	2.35	1.39	m
46	1.109	1.06	1.28	2 34	1.21	tm .
47 *	1.107	1 02	1.31	2 33	1.28	m
48	1.100	0.99	1.33	2 32	1 34	m
49	1.087	1.02	1 27	2.29	1.24	m
50	1 073	0.96	1.31	2 26	t 37	m
51	1 068	0 649	1.28	2 25	1.30	m
52	1.058	0.98	1 26	2 23	1.29	m
53	1.053	1 01	1.22	2 22	1 21	in
54	1 053	1 03	1 19	2 22	1.16	1 m
55	1 046	0.97	1 24	2 21	1 27	m
56	1 038	0.95	1 15	2 19	1 10	m
57	1.025	100	1.15	2.16	1 15	m m
59	1.022	0 97	1.15	2.16	1 15	m
60	1 018	0.95	1 20	2 15	126	m m
61	1 016	0.95	1.17	2.14	1 21	m m
62	1.005	0 96	1 16	2 12	1.20	in
63	1 000	0.88	1.23	2.11	1.41	in
64	0 993	0.97	1.13	2.10	1.16	ın
65	0 978	0.98	1 08	2 06	1.09	m
66	0.973	0.95	1.10	2 05	1.16	m
67	0.966	0.90	1.14	2 04	1.26	ın
68	0 966	0.89	1.15	2 04	1.29	
69	0.960	0.90	1.12	2 03	1.25	m
70	0 949	0.93	1.07	2 00	1.15	m
71 *	0 942	0.86	1.13	1 99	1 31	m
72	D 93H	0.93	1 05	1.98	1.14	m
73	0.031	0.90	1.06	1 96	1 18	
74	0.959	0.86	1 10	1,96	1.28	<u>m</u>
75	0.924	0.85	1 10	1 95	1.30	m
76	0.915	0.85	1 08	1.93	1 27	
77	0.890	0 86	1.02	1.88	1.18	m
78 79	0.882	0 H5 0.78	101	1 86	1.19	m
79 RD	0 871	0.78	106	1.84	1 36	
80		0.79	101		1 24	m
82	0.851 0.810	0.77	0.96	1.80	1.27	m m
83	0.801	0.73	0.96	1.73	1.32	m
84	0 786	0.75	0.89	1.66	1.17	#n
85	0 776	0.75	0.89	1 64	1.19	in in
86	0.745	0.76	0.81	1.57	1 07	115
87	0.741	0.69	0.87	1 56	1.27	m
88	0.734	0.71	0.84	1 55	1.17	m

• CROMOSOMAS CON SATELITES

Tabla 4. Análisis Cariotípico de tres especies octoploides (8x) 2n=88 de *Opuntia*.

ESPECIE	2n	FORMULA	CONSTRICCIONES	INTERVALO DE	LONGITUD TOTAL	INDICE DE
	İ	CARIOTIPICA	SECUNDARIAS	LONGITUD	DE LA CROMATINA	ASIMETRIA
	1			DE LOS CROMOSOMAS	(hw)	TF %
				(µm)		
					X + EE	_X + EE
O. cochinera	88	88 m	16 m	1.19 - 2.71	166.79 0.04	45.31 0.11
O. hyptiacantha	88	88 m	6 m	1.07 - 2.50	152.49 0.03	45.60 0.17
O. streptacantha	88	88 m	20 m	1.55 - 3.57	210.99 0.05	44.68 0.42

Tabla 5. Comparación de medias de la Longitud Cromosómica Total de tres especies de *Opuntia*.

ESPECIE	LONGITUD CROMOSOMICA TOTAL 	<i>t</i> calculada
Opuntia cochinera vs.	166.79	15.30 *
Opuntia hyptiacantha	152.49	
Opuntia cochinera	166.79	36.90 *
Opuntia streptacantha	210.99	30.90
Opuntia streptacantha	210.99	50.90 *
vs. Opuntia hyptiacantha	152.49	30.90

Se utilizó la t de "Student" a un nivel de significancia del 5%, los valores indican que las medias (\bar{x}) de la longitud cromosómicas total son diferentes.

Tabla 6. Comparación de medias del Indice de Asimetría (TF %) de tres especies de *Opuntia*.

ESPECIE	INDICE DE ASIMETRIA TF % X	<i>t</i> calculada
Opuntia cochinera vs.	45.31	0.31 *
Opuntia hyptiacantha	45.60	
Opuntia cochinera	45.31	0.53 *
vs. Opuntia streptacantha	44.68	0.33
Opuntia streptacantha	44.68	0.80 *
vs. Opuntia hyptiacantha	45.60	0.80

Se utilizó la t de "Student" a un nivel de significancia del 5%, los valores indican que las medias (\bar{x}) del TF% son similares.

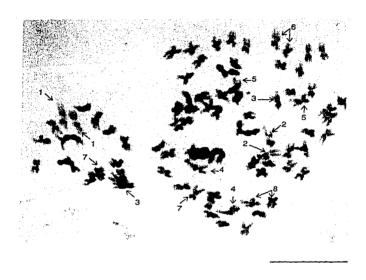


Figura 2. Cromosomas en metafase de célula somática de *Opuntia cochinera*, con un 2n = 88. Los números indican los cromosomas homólogos con satélites. Escala 10 µm.

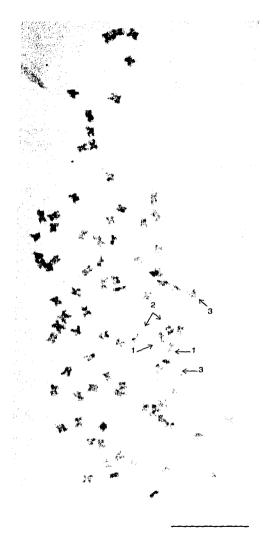


Figura 3. Cromosomas en metafase de célula somática de *Opuntia hyptiacantha*, con un 2n = 88. Los números indican los cromosomas homólogos con satélites. Escala 10 μm.

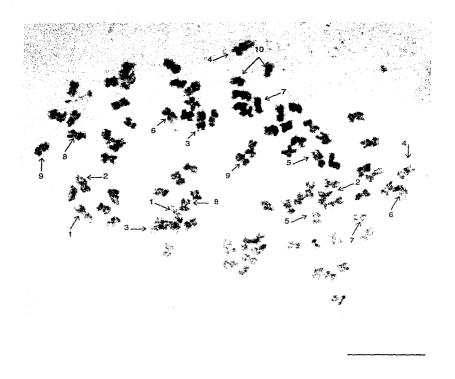


Figura 4. Cromosomas en metafase de célula somática de *Opuntia streptacantha*, con un 2n = 88. Los números indican los cromosomas homólogos con satélites. Escala 10 μm.



Figura 5. Cariotipo de Opuntia cochinera con un 2n=88. Escala 10 µm.



Figura 6. Cariotipo de Opuntia hyptiacantha con un 2n=88. Escala 10 µm.



Figura 7. Cariotipo de Opuntia streptacantha con un 2n≈88. Escala 10 μm

DISCUSION

Las poblaciones de *Opuntia cochinera*, *O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* analizadas, mostraron un número cromosómico octoploide de 2n=8x=88. Para *O. cochinera* y *O. hyptiacantha* este número cromosómico se reporta por primera vez. Para *O. streptacantha* existen reportes de Yuasa *et al.* (1973) de 2n=22 (diploide) y 2n=88 (octoploide). Sin embargo para poblaciones de *O. streptacantha* Pinkava y Parfitt, (1982) determinaron un n=44 en anafase-I que corresponde a la meiosis de plantas octoploides de dos localidades de la República Mexicana, la primera de San Luis Potosí y la segunda de Zacatecas, lo que coincide con el nivel octoploide obtenido para *O. streptacantha*, colectada en el Valle de México, en este estudio.

Los reportes de números cromosómicos informados para el género *Opuntia* van desde 2n=22 hasta 2n=330. La gama de estos conteos y la diversidad de niveles de poliploidía muestran una amplia variación dentro de las especies que conforman a este género, por ejemplo: *O. acanthocarpa* 2n=22 (2x), *O. basilaris* 2n=33 (3x), *O. curvospina* 2n=44 (4x), *O. salmiana* 2n=55 (5x), *O. arbuscula* 2n=66 (6x), *O. ficus-indica* 2n=88 (8x), *O. cylindrica* 2n=110 (10x), *O. exaltata* 2n=121 (11x), *O. rubescens* 2n=132 (12x), *O. zehenderi* 2n=143 (13x), *O. dimorpha* 2n=209 (19x), *O. miquelii* 2n=220 (20x) y *O. articulata* 2n=330 (30x) (Cuadro 2).

De las investigaciones previas en *Opuntia* y en base a los resultados obtenidos en este estudio para *O. cochinera*, *O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* con 2n=88=8x, se corrobora el x=11 en cactáceas y el nivel octoploide de las especies estudiadas. El nivel octoploide (8x) obtenido para *O. streptacantha* coincide por lo informado por Yuasa *et al.* (1973) y por Pinkava y Parfitt (1982). Otros autores también han obtenido en sus investigaciones x=11, para diversos géneros de las Cactaceae (Stockwell, 1935; Beard, 1937; Katagiri, 1953; Remski, 1954; Spencer, 1955; Sosa y Acosta, 1966; Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava *et al.* 1973, 1977, 1985, 1992; Pinkava y Parfitt, 1982; Yuasa *et al.* 1973; Weedin y Powell, 1978; Johnson, 1978, 1980; Grant y Grant, 1979,1982; Ross, 1981).

En *Opuntia* los estudios citológicos relacionados con la obtención de su número cromosómico muestran un índice de poliploidía del 63.13% (Cuadro 5). En el subgénero *Opuntia* el 73.7 % de los taxa suramericanos son poliploides y se observa este fenómeno en el 67.5 % de los reportados para Norte América (Pinkava *et al.* 1985). Por otro lado la distribución general de poliploides del género *Opuntia* en el continente Americano es del 63.13 % y el restante, 36.87 % son plantas diploides (Cuadro 5). Sin embargo existen plantas que presentan sólo individuos poliploides, y éstas representan el 50.75 % de las especies, mientras que los organismos diploides abarcan el 29.85 %. El 19.40 % restantes son especies que comprenden individuos tanto diploides como poliploides (Cuadro 3), algunos ejemplos de estas últimas son; *O. leptocaulis* con 2n=22, 2n=33 y 2n=44; *O. polyacantha* con 2n=22, 2n=44 y 2n=66; *O. robusta* con 2n=22 y 2n=44, entre otras (Cuadro 2).

Dentro del nivel de poliploidía evidenciado en el género observamos que la mayor incidencia corresponde al nivel tetraploide (4x) con un porcentaje del 27.37 %, siguiendole las plantas hexaploides (6x) con un 20.10 %, para los individuos 3x y 8x su frecuencia de aparición fue del 5.59 % para cada uno y para el resto de los niveles de poliploidía, 5x, 10x, 11x, 12x, 13x, 19x, 20x y 30x, su porcentaje de distribución fue del 0.56% para cada uno de ellos (Cuadro 4). Las tres especies investigadas en el presente estudio presentaron un nivel de poliploidía de 8x, es decir que son plantas octoploides, y deben incluirse dentro del porcentaje de especies de *Opuntia* estudiadas con este nivel de poliploidía.

En las plantas la manera más común de que ocurra la poliploidía se debe a la producción de gametos no reducidos (DeWet, 1980), causados quizás por factores ambientales (Jackson, 1976). A la fecha existen pocos trabajos que traten de dilucidar el origen poliploide dentro de la familia.

Sin embargo Sosa y Acosta (1966) reportaron para *Opuntia robusta* plantas autotetraploides y para *O. amyclaea* y *O. megacantha* plantas autoalooctoploides. Por

otro lado Pinkava y Parfitt (1982), encontraron en *Opuntia* individuos autotetraploides y autoalotetraploides, estos dos últimos procesos posiblemente ocurrieron por la fusión de gametos reducidos y no reducidos.

En Echinocereus existe poca evidencia para indicar, en los taxa poliploides, si su origen es auto o alopoliploide. La fusión de gametos no reducidos podría resultar en la formación de poliploides. Por otro lado, la semejanza de los cariotipos observados en los taxa tetraploides del género sugieren un origen autopoliploide (Cota, 1991). Para el género *Opuntia* no existen antecedentes de estudios cariotípicos, pero en base a los resultados obtenidos en el presente trabajo se puede sugerir el origen autopoliploide o alopoliploide de las especies poliploides estudiadas.

Al investigar 55 taxa de cactáceas Ross (1981), observó que en 44 (80%) de ellas se reproducían por autopolinización y sólo 11 (20%) de ellos lo hicieron por polinización cruzada. Pinkava et al. (1992), encontró que en híbridos interespecíficos en 3x la capacidad de tinción de polen viable fue de alrededor del 20 al 25 %, en híbridos interespecíficos de 2x, 5x y 6x la capacidad de tinción fue del 60 al 65 % y en taxa no híbridos el polen teñido fue del 90 al 95 %. Por otro lado el género *Opuntia* presenta una alta frecuencia de reproducción vegetativa, embriones adventicios y en general sus especies son autofértiles.

DeWet (1980) menciona que la duplicación somática es un evento que ocurre rara vez en la naturaleza. Sin embargo, existen reportes en *Mammillaria* de citotipos diploides y tetraploides observados en las raíces típicas de la misma planta (Remski, 1954).

Las plantas de *Opuntia* tienen la facultad de reproducirse asexualmente y es muy común su propagación vegetativa. De esta manera, si llegara a ocurrir duplicación somática en alguna parte de la planta, ésta podría perpetuarse vegetativamente, lo cual se podría interpretar como gametos no reducidos. La duplicación de los cromosomas somáticos de estas células podría ser el resultado de

una vía independiente de la polinización. Resultando un autoploide que puede originarse mediante la formación de quimeras (Cota, 1991). En el presente estudio no se observó este fenómeno ya que los citotipos obtenidos de *Opuntia cochinera, O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* fueron octoploides, manteniéndose el número cromosómico constante en todas las células analizadas.

El establecimiento de poliploides en *Opuntia* puede explicarse en base a su habilidad para reproducirse asexualmente. La capacidad de reproducción asexual es relativamente común en este género, especialmente en aquellas plantas que son cultivadas por el hombre. Una vez que se originan los individuos poliploides y quedan establecidos también son capaces de reproducirse sexualmente. Como resultado, los individuos poliploides tiene oportunidad de multiplicarse y perpetuarse. La reproducción vegetativa puede presentar ventajas en la colonización de nuevos hábitats. Consecuentemente, en nuevos hábitats ocupados por descendencia producida sexualmente puede ser desventajoso porque las presiones de selección actúan genéticamente en contra de la progenie, sin embargo los individuos genéticamente uniformes producidos asexualmente pueden adaptarse mejor como individuos morfológicamente maduros (Cota, 1991).

Es importante señalar que puede ocurrir propagación asexual por semilla cuando se presenta el fenómeno de apomixis, o la formación de embriones sin fecundación del saco embrionario. Este fenómeno se ha registrado en algunas especies de *Opuntia*. Lo anterior se percibe por la manifestación de poliembrionía, cuando se forman dos o más embriones a partir de una semilla, donde al menos uno de estos embriones es de origen sexual. Trujillo (1986), evalúa la presencia de apomixis en cinco especies silvestres de *Opuntia*, encontrando la mayor incidencia de poliembrionía para *O. streptacantha* con un porcentaje del 18.3 %.

Opuntia cochinera, O. hyptiacantha y O. streptacantha presentan una gran importancia económica para el hombre y se encuentran consideradas dentro de la categoría de los nopales tuneros. Estas especies se distribuyen en forma silvestre y

cultivada en una basta porción de la República Mexicana. Las formas silvestres se pueden reproducir sexual o asexualmente, mientras que las plantas cultivadas se reproducen exclusivamente por la vía asexual a través del uso de cladodios (Pimienta, 1990).

Cota y Philbrick (1994), indican que los citotipos poliploides en *Echinocereus* se encuentran distribuidos en elevaciones y latitudes mayores que los ancestros diploides. Sin embargo para el género *Opuntia*, por su alta frecuencia de poliploidía y por su gran variedad de especies no ha sido posible determinar si existe este tipo de relación (altitud-latitud : poliploidía).

El presente trabajo constituye uno de los pocos estudio cariotípico dentro de la familia de las cactáceas y el primero de este tipo para el género *Opuntia*. En las tres especies investigadas de este género se obtuvo un complemento de 2n=88, presentando cromosomas pequeños y homomórficos, por lo que pueden considerarse como especies citológicamente homogéneas, lo cual es una característica común en otras cactáceas, como lo reportan Johnson (1978) para *Mammillaria*; Palomino, *et al.* (1988) en *Nyctocereus*; Cota (1991) para *Echinocereus*; Cid y Palomino (1996) para *Myrtillocactus* y Cota *et al.* (1996) en *Ferocactus*.

Aunque los cariotipos definidos para *Opuntia cochinera, O. hyptiacantha y O. streptacantha* están formados por 88 cromosomas metacéntricos, se pudieron apreciar variaciones interespecíficas. Las más evidentes fueron en relación a las variaciones en el rango del tamaño de los cromosomas, la diferencia en la longitud total cromosómica (LTC) y el número de las constricciones secundarias.

Se encontraron variaciones al establecer las comparaciones del tamaño de los cromosomas entre las tres especies estudiadas. En *O. streptacantha* se encontraron los cromosomas más largos con un rango de longitud de 1.55 - 3.57 µm, para *O. cochinera* el rango es de 1.19 a 2.72 µm y en *O. hyptiacantha* de 1.07 a 2.50 µm, lo cual indica que en esta especies los cromosomas son más pequeños en relación a

las dos primeras especies. La variación en la longitud cromosómica también fue evidente en el género *Nyctocereus* (Palomino *et al.* 1988) en especies cercanamente relacionadas, las cuales presentaron variabilidad en el tamaño de los cromosomas. Cota y Wallace (1995) observaron variabilidad interespecífica de la longitud cromosómica en *Echinocereus*. Estas diferencias en el tamaño de los cromosomas indican probablemente rearreglos cromosómicos y pueden ser utilizados en sistemática para distinguir especies estrechamente relacionadas.

Al analizar la longitud total de la cromatina (LTC) de las tres especies de *Opuntia* estudiadas, el valor más alto correspondió al genotipo de *O. streptacantha* con 210.99 μm, el valor intermedio a *O. cochinera* con 166.79 μm y el valor más bajo se presentó en *O. hyptiacantha* con una longitud de 152.49 μm. La variación interespecífica en este parámetro (LTC) a un nivel de significancia del 5% (p<0.05) (Tabla 5), indica que cada genoma tiene un tamaño y estructura particular pero diferente en las tres especies estudiadas.

Es evidente que los cariotipos de *Opuntia cochinera, O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* son homogéneos, esta simetría en los cariotipos lo explica Stebbins (1971) en su hipótesis de la frecuencia de tipos cromosómicos en plantas, en donde la condición más común en las plantas es la presencia de cromosomas metacéntricos, lo cual se origina por la fusión de dos cromosomas telocéntricos con poco efecto predecible en contenido y secuencia de genes. La presencia de cromosomas metacéntricos y la uniformidad en los cariotipos es común en representantes de la familia Cactaceae y ha sido observada en especies de: *Mammillaria* (Johnson, 1980), *Nyctocereus* (Palomino *et al.* 1988), *Echinocereus* (Cota, 1991), *Myrtillocactus* (Cid y Palomino, 1996) y *Ferocactus* (Cota *et al.* 1996).

La variabilidad en el número, tipo y posición de satélites ha sido utilizada como carácter citotaxonómico en Solanaceas, donde los satélites polimórficos han servido para distinguir algunas especies de *Capsicum* (Moscone, 1990; Pickersgill, 1971). Cota y Wallace (1995) encontraron variaciones de uno a tres pares de cromosomas

con satélites en diferentes especies de *Echinocereus*, donde la presencia de 3 satélites se manifestó en las especies menos especializadas de este género, esto también se presentó en *Nyctocereus* (Palomino *et al.* 1988), por lo que Cota y Wallace (1995) sugieren que la presencia de satélites puede considerarse como marcadores citológicos útiles en estudios sistemáticos.

El número de constricciones secundarias observadas en las tres especies de Opuntia estudiadas fue diferente. En O. hyptiacantha se observó la presencia de seis cromosomas con satélites, en O. cochinera dieciseis y en O. streptacantha veinte. De igual manera la ubicación en las posiciones de los satélites en las tres especies tuvo variaciones, en O. hyptiacantha los satélites se presentaron en las posiciones 3, 6, 10, 14, 19 y 30, en O. cochinera la ubicación de los satélites fue en las posiciones 2, 4, 5, 7, 10, 12, 14, 19, 20, 24, 30, 36, 40, 41, 57 y 64, para O. streptacantha la posición de las constricciones secundarias fue en los cromosomas 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 12, 15, 17, 21, 23, 26, 31, 34, 36, 42, 47 y 71. La ubicación de las constricciones secundarias de O. hyptiacantha concuerdan en dos posiciones de O. streptacantha y en cuatro posiciones de O. cochinera y esta última comparándola con la posición de los satélites de O. streptacantha coinciden en la posición de cinco cromosomas. La variación en el número y posición de las constricciones secundarias pudieron ser el resultado de inversiones pericéntricas como ya lo observó Pinkava et al. (1985), en O. leptocaulis y Johnson (1980) en Mammillaria prolifera, o a rearreglos estructurales crípticos en sus cromosomas, que no se evidencian en la microesporogénesis, como Cota y Wallace (1995) observaron en especies de Echinocereus.

La variabilidad en el número de satélites presentes es estas tres especies de *Opuntia*, nos puede proporcionar su probable origen autopoliploide o alopoliploide. *O. cochinera* tiene dieciseis cromosomas con constricciones secundarias, lo que puede sugerir un probable origen autooctoploide en dicha especie ya que se puede considerar como una planta euploide, conformada por una repetición en forma de múltiplo del número básico, como ha observado Sosa y Acosta (1966) para *O. robusta*. La presencia de seis cromosomas con satélites en *O. hyptiacantha* y veinte

cromosomas con constricciones secundarias en *O. streptacantha* nos hacen suponer que tengan un probable origen alooctoploide, resultado de genomios con homología parcial, como lo ha observado Sosa y Acosta (1966) al reconocer el origen autoalooctoploide de especies cultivadas de *O. amyclaea* y *O. megacantha*, al evidenciar en la meiosis de estas plantas la formación de multivalentes (tetravalentes, hexavalentes y un anillo octavalente) en metafase-I, aunque en la metafase-II se formaron 44 díadas normales.

Para poder esclarecer el origen autopoliploide o alopoliploide de las especies sujetas al presente trabajo, es necesario realizar futuras investigaciones en donde se incluyan estudios en meiosis, así como la utilización de técnicas de bandeo cromosómico para poder documentar los rearreglos cromosómicos y tratar de entender cuales han sido los mecanismos de la evolución cromosómica en el género *Opuntia*.

CONCLUSIONES

Con la información obtenida en el presente trabajo resultado del análisis del cariotipo de tres especies de nopal, *Opuntia cochinera, O. hyptiacantha* y *O. streptacantha*, las cuales se utilizan como alimento humano, forraje y en la medicina tradicional, se llegó a las siguientes conclusiones:

- 1.- En las tres especies estudiadas, Opuntia. cochinera, O. hyptiacantha y O. streptacantha, se observó un número cromosómico de 2n=88. Se muestra en las tres especies una condición octoploide 8x y se corrobora el número básico x=11 informado para la familia Cactaceae.
- 2.- Los cariotipos obtenidos para las tres especies de Opuntia sujetas a la presente investigación, mostraron solamente cromosomas metacéntricos, sin embargo se observaron variaciones interespecíficas.
 - a) Estas variaciones se observaron en el número de constricciones secundarias, de esta manera O. cochinera presentó dieciseis cromosomas con satélites, O. hyptiacantha seis cromosomas y O. streptacantha veinte cromosomas, lo que permite suponer un origen autooctoploide en O. cochinera y alooctoploide en O. hyptiacantha y O. streptacantha.
 - b) También se determinaron variaciones en la longitud total de la cromatina (LTC) en las tres especies estudiadas. El genotipo de mayor tamaño lo presentó *Opuntia streptacantha* con una LTC de 210.99 μm; el intermedio *O. cochinera* con una LTC de 166.79 μm y el menor en *O. hyptiacantha* con una LTC de 152.49 μm.
 - c) La variación interespecífica en los cariotipos de estas tres especies, se puede deber a rearreglos estructurales crípticos que se han llevado a cabo durante la evolución de estas plantas.

3.- Con los resultados obtenidos en el presente trabajo podemos proponer que el fenómeno de la poliploidía presente en estas especies, ha sido relevante en la evolución cromosómica del género Opuntia, proporcionando a estas plantas un mayor potencial de colonización y distribución de nuevos hábitats, condición que puede ser aprovechada para una explotación masiva.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E. F. 1962. A revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). II. The status of the proposed genus *Neogomeswia*. Am. J. Bot. **49**: 615-622.
- Baker, M. A. y Pinkava, D. J. 1987. A cytological and morphometric analysis of a triploid apomict, *Opuntia kelvinensis* (subgenus *Cylindropuntia*, Cactaceae). Brittonia 39: 387-401.
- Beard, E. C. 1937. Some Chromosome Complements in the Cactaceae and a study of meiosis in *Echinocereus papillosus*. Bot. Gaz. **99**: 1-21.
- Bhattacharyya, P. K. 1970. Cytological study of *Deamia testudo* (Karw.) Britt & Rose: A cactus growing wild in West Bengal. Sci. & Culture **36**: 108.
- Bowden, W. N. 1945. A list of Chromosome numbers in higher plants. I. Acanthaceae to Myrtaceae. Am. J. Bot. 32: 81-92.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. en Colaboración con Hernándo Sánchez Mejorada R. México: UNAM. 2ª. ed Vol. I: 743 p.
- y Sánchez, M. H. 1991. Las Cactáceas de México. UNAM. Vol. III: 643 p.
- y Scheinvar, L. 1995. El Interesante Mundo de las Cactáceas. CONACYT. 1ª. ed. 233 p.
- Carpio, M. D. A. 1952. Notas sobre la cariología de dos especies del género *Opuntia*. Genética Ibérica 4: 47-62.

Cid. R. 1995, Estudio Citogénetico de Myrtillocactus geometrizans (Martius) Console. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 60 p. y Palomino, G. 1996. Cytotypes and Meiotic Behavior in Mexican Population of Myrtillocactus geometrizans var. Geometrizans (Cactaceae). Cytologia 61. Conger, A. D. y Fairchield, L. M. 1953. A quick Freeze Method for Making Smear Slides Permanent. Stain tech. 28: 281-283. Cota, H. J. 1991. Karyotype Evolution in the genus Echinocereus (Cactaceae). Thesis: the Claremont Graduate School, Arizona, 89 p. y Philbrick, C.T. 1994. Chromosome number variation and polyploidy in the genus Echinocereus (Cactaceae), Am. J. Bot. 81: 1054-1062. y Wallace, R. S. 1995. Karyotypic studies in the genus Echinocereus (Cactaceae) and their taxonomic significance. Caryologia 48: 105-122. Cactaceae. Cact. Suc. Mex. 41: 27-46. _, Rebman, J. P. y Wallace, R. S. 1996. Chromosome Numbers in Ferocactus (Cactaceae: Cactoideae), Cytologia 61: 431-437. Covas, G. y Hunziker. 1954. Estudios cariológicos en Antófitas. IV. Parte. Rev. Invest. Agric. 8: 249-253.

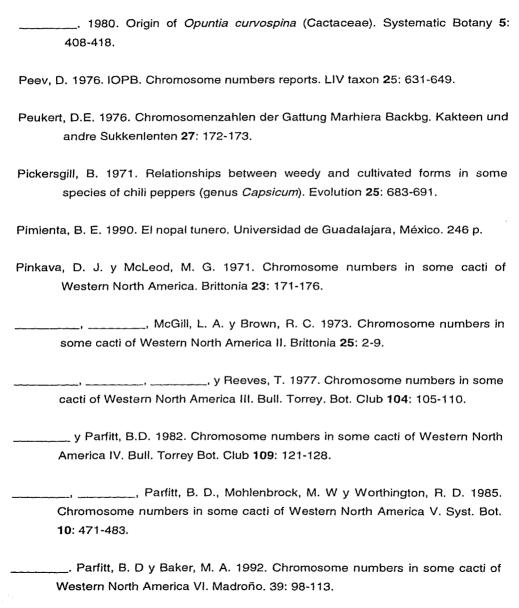
Cronquist, A. 1986. Introducción a la Botánica. CECSA, México. 2ª De. 848 p.

- Czeika, G. 1957. Strukturveränderungen endopolyploider Ruhekerme im zusammenhang mit wechselnder Bündelung der Tochter-Chromosomen und Karyologisch-anatomische Untersuchungen an Sukkulent.- österreich. Bot. Zeitschr. 103: 536-566.
- De Nordenflycht, G. 1981.IOPB. Chromosome numbers reports LXXII. Taxon **30**: 696-697.
- DeWet, J. M. 1980. Origin of Polyploids. *In*: Polyploidy biological relevance. W. H. Lewis, plenum press, New York.
- Diers, L. 1961. Der Anteil an Polyploiden inden vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. Zeitschr. Bot. **49**: 437-488.
- Dyer, A. J. 1979. Investigating Chromosomes. Edward Arnold. London. 1ª.edición. 215 p.
- Fenzl, E. y Tschermak-Woess, E. 1954. Untersuchungen zur Kariologischen Anatomie der Achse der Angiospermen.- österreich. Bot. Zeitschr. 101: 140-164.
- Gadella, T. W. J., Kliphuis, E. y Naber, J. 1979. Chromosome numbers in the tribe Rhipsalinae (Cactaceae). Bot. Not. 132: 294.
- Gallagher, M. L. y Parfitt, B. D. 1982. IOPB. Chromosome numbers reports LXXVII. Taxon 31: 761-762.
- Gerald. K. 1973. IOPB. Chromosome number reports XXXIX. Taxon 22: 115-118.
- Gill, B. S. y Goyal, V. 1985. Variation in Chromosome number in *Mammillaria elongata* (Cactaceae). Sci. And Culture **51**: 17-118.

Grant, V. y Grant, K. A. 1979. Systematics of the <i>Opuntia phaeacantha</i> group in texas Bot. Gaz. 140 : 199-207.
y 1982. Natural pentraploids in the <i>Opuntia lindheimeri Phaeacantha</i> group in texas. Bot. Gaz. 143 : 117-120.
Gupta, R. y Gupta, P. K. 1978. Karyotypic Studies in the genus <i>Crotalaria</i> Linn. Cytologia, 43 : 357-369.
Hunt, D. y Taylor, N.(Eds) 1986. The genera of the Cactaceae: to wards a new consensus. Bradleya 4: 65-78.
Jackson, R. C. 1976. Evolution and systematic significance of poliploidy. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 209-234.
Jaretzky. 1931. <i>In</i> Tischler, G. 1931. Pflanzliche Chromosomen-zahlen Tabul. Biol. Periodicae 7 : 109-226.
Johnson, M. A. T. 1978. Diploid cytotypes in <i>Mammillaria prolifera</i> and tree other <i>Mammillaria</i> species. Cact. Succ. J. Gr. Brit. 40 : 9-12.
1980. Further cytological investigation in <i>Mammillaria prolifera</i> and other <i>Mammillaria</i> species. Cact. Succ. J. Gr. Brit. 42 (2): 43-47.
Katagiri, S. 1952. Studies on the Chromosome number in some Cactaceae species. Jap. J. Breed. 1: 233.
1953. Chromosome numbers and polyploidy in ciertain Cactaceae. Cact. Succ. J. Gr. Brit. 25 (5): 141-143.

- 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. In G. Palomino (ed.), 11-36. III Seminario Maximino Martínez, 1986. La aplicación de la citogenética en el conocimiento biológico de los recursos vegetales en México. Jardín Botánico UNAM, México.
- Kiesling, R. 1980. *Gymnocalycium mesopotamicum* sp. nov. Cact. Succ. J. Gr. Brit. **42** (2): 39-42.
- Kimnach, M. 1979. Two new discocacti from Costa Rica. Cact. Succ. J. (U.S.) 51: 166-171.
- Lacadena, J. R. 1988. Genética. A.G.E.S.A., Madrid, España. 1303 p.
- Lehninger, A. L. 1982. Bioquímica. Ediciones Omega. Barcelona. 1117 p.
- Leuenberger, B. E. 1986. Pereskia (Cactacea). Mem. New York Bot. Gard. 41:1-141.
- Levan, A., Fredga, K. y Sandberg, A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosome. Hereditas. **52**: 201-219.
- Löve, A. y Löve, D. 1982. IOPB. Chromosome numbers reports LXXV. Taxon 31: 244-360.
- Lewis, W. H. 1980. Polyploidy. Plenum Press. N. Y. 583 p.
- Mangenot, S. y Mangenot, G. 1962 Enquête sur les nombres Chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales. Rev. Cyt. Et Biol. Vég. 25: 411- 447.
- McLeod, M. G. 1975. A new Hybrid fleshy-prickly pear in California. Madroño 23: 96-98.

- Meyer, J. R. 1945. Prefixing with para dichlorobenzene to facilitate chromosome study. Stain Tech. **20**: 121-125.
- Moscone, E. A. 1990. Chromosome studies in *Capsicum* (Solanaceae). I. Karyotype analysis in *C. chacoense*. Brittonia **42**: 147-154.
- Neumann, M. 1935. Die Entwicklung des pollens, der samenanlage und des Embryosackes von *Pereskia amapola* var. *argentina*. OsTerreich. Bot. Zeitchr. **84**: 1-130.
- Palomino, H. G. 1986. Estudios citogenéticos como apoyo al conocimiento de los recursos genéticos. *In:* La aplicación de la citogenética en el conocimiento de los recursos vegetales en México. *III* Seminario Maximino Martínez. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM, pp 1-10.
- _____. 1991. La importancia en el enfoque interdisciplinario en el conocimiento de los recursos vegetales de México. *In* Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México. Ortega P. R., Palomino G., Castillo F., González U. A. y livera M. (Eds.) SOMEFI. Chapingo, México. pp 63-68.
- _____. 1995. Estudios Citogenéticos de Plantas Mexicanas. *In* Plantas. Biotecnología, Agronomía, Nutrición. Bermúdez K. Y Jiménez A. (Eds.) COFAA-IPN. México. pp 1-11.
- Parfitt, B. D. 1978. IOPB. Chromosome numbers reports LIX. Taxon 27: 53-61.



- Remski, M. F. 1954. Cytological investigations in *Mammillaria* and some associated genera. Bot. Gaz. **116**: 163-171.
- Reveal, J. L. y Spellenber, R. 1976. Miscellaneous Chromosome counts of western American plants III. Rhodora **78**: 37-52.
- Rieger, R., Michaelis, A. y Green, M. M. 1982. Diccionario de Genética y Citogenética Clásica y Molecular. Ed. Alhambra. España. 647 p.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, Cytology and reproduction in the Cactaceae. Am. J. Bot. **68**: 463-470.
- Rowley, G. D. 1955. *In*: Darlington, C. D. , Wylie, A. P. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. G. Allen an Unwin Ltd (ed.) London 520 p.
- Sampathkumar, R. y Navaneetham, N. 1980. Karyomorphological studies in *Opuntia*. Proc. Indian Sci. Congr. Assoc. (III,C) 67:59.
- Sanjappa. M. 1979. IOPB. Chromosome numbers reports. LXIV. Taxon 28:393-395.
- Sarkar, A.K., Datta, N., Mallick, R. y Chatterjee, U. 1976. IOPB. Chromosome numbers reports. LVI. Taxon 25: 631-642.
- Satô, D. 1958. *In* Index to plant chromosome numbers for Cave M.S. (ed.). Published by the California Botanical Society, Berkeley. **1958**: 1-68.
- Scheinvar, L. 1982. Las Cactáceas del Valle de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 724 p.
- Schnack, B. v Covas, G. 1947. Estudios cariológicos en antófitas. Haumania 1: 32-41.

- Sharma, A. K. y Sharma, A. 1972. Chromosome Techniques. Butter worths London. 575 p.
- Sihna, S. S. N. y Roy, H. 1979. Cytological studies in the genus *Phaseolus* I. Mitotic analysis in fourteen species. Cytologia **44**: 191-199.
- Sosa, R. y Acosta, A. 1966. Poliploidia en Opuntia spp. Agrociencia 1: 100-106.
- Spencer, J. L. 1955. A citological study of the Cactaceae of Puerto Rico. Bot-Gaz. 117: 33-37.
- Stace, C. A. 1980. Plant taxonomy and biosistematics. Edward Arnold, Pitman Press, Bath. 279 p.
- Stebbins, G. 1971. Chromosomal Evolutión in Higher Plants. Edward Arnold.Ltd., London. 215 p.
- Stockwell, P. 1935. Chromosome numbers of some of the Cactaceae. Bot. Gaz. 96: 565-570.
- Sugiura, T. 1931. A list of chromosome numbers in angiospermous plants. Bot. Mag. (Tokio). **45**: 353-355.
- _____. 1936. Studies on the chromosome numbers in high plants, with special reference to cytokinesis I. Cytologia 7: 544-595.
- Takagi, N. 1938. A list of Chromosome number in some ornamental plants. Bull. Miyazaki Coll. Agri. Forest. 10: 83-87.

- Tjio, J. H., y Levan, A. 1950. The use of oxyquinoline in chromosome analysis. Anal, Est. Exp. Aula Dei 2: 21-64.
- Trujillo, A. S. 1986. Hibridización, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados Chapingo, México, 79 p.
- Ward, D. E. 1984. Chromosome counts from New Mexico and Mexico. Phytologia **56**: 55-60.
- Weedin, J. F. y Powell, A. M. 1978. Chromosome number in Chihuahua desert Cactaceae. Trans Pecos Texas. Am. J. Bot. 65: 531-537.
- _____ y ____. 1980. Chromosome number reports. LXIX. Taxon. 29: 716-718.
- Yuasa, H., Shimizu, H., Kashiwai, S. y Kondo, N. 1973. Chromosome numbers and their bearing on the geographic distribution in the subfamily Opuntioideae (Cactaceae). Report of the Institute for Breeding Research. Tokyo University of Agriculture 4: 1-10.