

00361

1 2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

LA FILOGENIA ENTRE LAS TRIBUS DE LA SUBFAMILIA
PAPILIONOIDEAE (LEGUMINOSAE): UN
ESTUDIO QUIMIOSISTEMATICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)

P R E S E N T A :
BIOL. RAUL ARREDONDO PETER

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F.

1987



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE.

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCION.....	2
La Familia Leguminosae.....	2
La Subfamilia Papilionoideae.....	3
Número de Cromosomas.....	4
Morfología Modular.....	5
Grupos de Inoculación Cruzada.....	6
Estructura, Biosíntesis y Función de los Metabolitos Secundarios.....	7
Taxonomía y Filogenia de la Subfamilia Papilionoideae.....	10
II. MATERIALES Y METODOS.....	12
III. RESULTADOS Y DISCUSION.....	15
Relaciones Fenéticas entre las Tribus de la Subfamilia Papilionoideae..	15
Análisis Bivariante del Porcentaje de Derivación.....	23
Patrones de Evolución de los Metabolitos Secundarios.....	25
IV. CONCLUSIONES.....	31
V. APENDICES.....	33
A. Construcción de Fenogramas.....	33
B. Clave Dicotómica para las Tribus de la Subfamilia Papilionoideae (Leguminosae).....	36
VI. BIBLIOGRAFIA.....	40

RESUMEN.

Dentro de las Leguminosas, la subfamilia Papilionoideae ha recibido mucha atención ya que es la más numerosa y contiene a la mayoría de las especies de importancia económica. Morfológica y bioquímicamente se han obtenido una gran cantidad de datos que pueden aplicarse como criterios taxonómicos y filogenéticos; sin embargo, esta información se encuentra dispersa en la literatura y la integración de ella puede conducir al establecimiento de las relaciones filéticas existentes entre las tribus de esta subfamilia.

Los objetivos del presente trabajo se contemplan bajo los siguientes rubros: a) obtener los caracteres morfológicos tradicionales de las tribus de la subfamilia Papilionoideae que permitan establecer un esquema global que las relacione taxonómicamente; b) con base en el inciso anterior, establecer relaciones filogenéticas entre las tribus de la subfamilia considerando el estudio de caracteres tanto bioquímicos como metabolitos secundarios; y c) integrar los resultados obtenidos y discutir la filogenia del grupo.

Para ello se elaboró un esquema introductorio de las relaciones filogenéticas entre las tribus, para separar grupos de acuerdo con sus afinidades. Se consideró la profundidad en la que se han estudiado los caracteres, y su presencia o ausencia en dichas tribus para evaluar la utilidad de cada uno de ellos. A este respecto, se consideraron moléculas orgánicas como flavonoides, terpenoides, aminoácidos no proteicos, etc. Posteriormente, se elaboraron matrices de comparación entre las tribus que se tomaron en cuenta, para los diferentes caracteres y sus estados.

Con los resultados obtenidos se establecieron fenogramas que mostraron las relaciones fenéticas entre las tribus, y que se discutieron con base en la información disponible a partir del registro fósil y la biogeografía, lo cual permitió tener una idea más clara de sus relaciones filogenéticas, así como especular acerca de los posibles patrones de evolución de algunos de los caracteres bioquímicos estudiados.

I. INTRODUCCION.

La Familia Leguminosae.

Las Leguminosae, o Fabaceae, comprenden 650 géneros y 18 000 especies, lo que las ubica como la familia de plantas con flores más abundante después de Compositae y Orchidaceae (21). Comparada con estas familias y muchas otras, las Leguminosae son notablemente generalistas ya que abarcan desde formas arbóreas gigantes hasta hierbas pequeñas efímeras, con una gran diversidad en sus formas para adquirir los nutrientes esenciales para su crecimiento, y sus mecanismos de reproducción y defensa. Aunque la familia abarca todos los hábitats terrestres, desde el Ecuador hasta los desiertos secos y fríos, la mayor parte de su diversidad se concentra en áreas de topografía variada con climas estacionales. Casi un tercio de las especies están comprendidas en seis géneros -Acacia, Astragalus, Cassia, Crotalaria, Indigofera y Mimosa- las cuales son características de lugares abiertos y perturbados, hábitats que han predominado a partir del Mioceno, hace 26 millones de años. La versatilidad de las Leguminosae les confiere una gran importancia desde el punto de vista económico, por el incremento en las demandas alimenticias del ser humano, además de su capacidad de fijar el nitrógeno, conservar suelos, proporcionar combustible y energéticos, y de ser una fuente importante de carbohidratos, proteínas y aceites.

Existen algunos caracteres diagnósticos que presentan en común las tres subfamilias que comprende (16): el principal de ellos es, a) el gineceo monocarpelar con placentación parietal, el cual se desarrolla en una legumbre dehiscente por una sutura dorsal; b) el androceo es de origen diplostaminado, pero muestra muchas variaciones; c) un receptáculo más o menos en forma de copa. Sin embargo, ninguna de estas características es constante ya que se presentan numerosas variaciones de este patrón.

Como su nombre lo implica, las Leguminosae se caracterizan por su fruto, al que se le denomina legumbre, el cual corresponde a un fruto básicamente dehiscente que se desarrolla a partir de un carpelo y se divide en dos valvas que rodean a las semillas. Aunque esta estructura general es uniforme en la mayoría de las especies, existen diferencias en algunas características de la estructura de las células del pericarpio. Además, no todos los miembros de esta familia tienen frutos que cumplen con la descripción tipológica de la legumbre; pueden ser globosas o comprimidas, aladas o no aladas, etc.

Se han acumulado evidencias que permiten relacionar a la familia con el grupo de las Sapindales (10), dentro de las cuales se encuentra más cercana a Sapindaceae que a Connaraceae. Los géneros más antiguos de las Leguminosae que pertenecen a Caesalpinoideae, Gleditsia-Gynocladus, Ceratonia-Zenia y Cercis, presentan una organización vegetativa, química y embriológica comparable con Sapindaceae, además de que la estructura de su madera es muy parecida.

El registro fósil proporciona pocas evidencias acerca de la evolución temprana de la familia. Las tres subfamilias se encuentran bien definidas y dispersas ampliamente en el Eoceno, hace 53 a 54 millones de años, pero los registros más antiguos son escasos y fragmentarios. Descartando las impresiones foliares, solamente la madera de Caesalpinoideae-Mimosoideae del Cretácico Tardío, hace 150 millones de años, y el pólen de Detarieae-Amherstieae de la misma era, se pueden aceptar con cierto grado de confianza (24). Las diferencias considerables entre géneros primitivos de las Leguminosas que han sobrevivido en la actualidad, aunado con su biogeografía y el registro fósil conocido, ubican el origen de las Caesalpinoideae en el Cretácico Superior, pero no hay ninguna evidencia de una antigüedad mayor dentro de ese período, como tampoco evidencias fósiles auténticas más antiguas a 70 millones de años.

La Subfamilia Papilionoideae.

La subfamilia Papilionoideae, o Faboideae, comprende aproximadamente 440 géneros y 12 000 especies (22), distribuidas ampliamente desde las selvas tropicales a los desiertos secos y fríos. Los árboles y lianas de las selvas tropicales se encuentran principalmente en el Amazonas y en el Golfo de Guinea, con algunas disyunciones en Asia tropical y Australia. La diversidad principal, en cuanto a la forma de vida y composición sistemática, se encuentra en el Brazil, la región Mexicana, E de Africa, Madagascar y la región Sino-Himalaya. La tribu Swartzieae es esencialmente sudamericana, las partes principales de Sophoreae y Dalbergieae son pantropicales con una tendencia hacia una mayor distribución en Occidente, mientras que Tephrosieae y Phaseoleae son igualmente pantropicales; las demás tribus tienden a ubicarse en regiones más o menos definidas con solamente disyunciones esporádicas. El elemento Euroasiático contribuye significativamente hacia Norteamérica, y en menor grado hacia Sudamérica, aunque la migración inversa es muy rara. A partir del patrón básico hay una colonización considerable, principalmente por formas herbáceas, en ecotonos y sitios pioneros, con la recurrencia de elementos de regiones templadas en tropicales, y de latitudes mayores a menores. Salatino y Gottlieb (28, 29) proponen cuatro rutas principales de dispersión a partir del centro de Africa, mediante el estudio de los patrones de sustitución de compuestos derivados de alcaloides de quinolizidina, lo que les permite sugerir, con base en el grado de derivación y toxicidad, que las tribus que contuvieron a los compuestos derivados más tóxicos pudieron radiar con mayor eficacia y colonizar un número mayor de regiones geográficas.

Cuando se compara con las otras dos subfamilias, las características principales de las Papilionoideae, son las flores papilionoides que son semejantes a las alas de las mariposas, de ahí su nombre, con un cáliz en forma de tubo, pétalos externos adaxiales y los inferiores cubriendo a las partes fértiles; además, la semilla presenta una valva hiliar, y un cambio en el

perfil químico, es decir, tienen la capacidad de sintetizar alcaloides de quinolizidina e isoflavonas. La mayoría de las Papilionoideae presentan una radícula curvada y muchas pueden sintetizar ciertos aminoácidos no proteicos, tales como la canavanina, exclusiva de estos vegetales. Regularmente presentan nódulos radicuales como en la mayoría de las Mimosoideae, y a diferencia de las Caesalpinoideae las cuales nodulan escasamente. Carecen de características típicas de Mimosoideae y algunas Caesalpinoideae, como son las hojas bipinadas, glándulas foliares complejas y los granos de polen compuestos.

El registro fósil proporciona evidencias poco confiables respecto a la edad u origen de esta subfamilia, sin embargo, la biogeografía sugiere que se encontró bien establecida en el Eoceno, hace 53 a 54 millones de años (24). La similitud entre el grupo Cadia de Sophoreae con el grupo Sclerobium de Caesalpinieae, la tribu basal de Caesalpinoideae, la cual también presenta relaciones cercanas con Mimosoideae, sugiere que la divergencia de las tres subfamilias ocurrió en el inicio del Terciario, hace 75 millones de años aproximadamente. Entre los representantes actuales, los que relacionan a Caesalpinoideae y Papilionoideae son más comunes en regiones de Sudamérica, Africa y Madagascar.

Número de Cromosomas.

Se ha propuesto que las tres subfamilias de las Leguminales derivaron de ancestros poliploides con procesos posteriores predominantes de aneuploidía descendiente (probablemente semejante a la polihaploidía sugerida por Briggs y Walter (3)), que ocurrieron durante el Cretácico Tardío hace aproximadamente 150 millones de años (13).

Aparentemente el número básico de cromosomas para Caesalpinoideae es de 7 (haploide), luego la poliploidía se estableció en la evolución temprana de la familia con el número básico de 14 por una línea y de 12 por la otra. Mimosoideae, de origen tetraploide, presenta un número básico de 13 ó 14, con una disminución en la aneuploidía para estabilizarse en 13. En cambio, Papilionoideae relacionada con Caesalpinoideae por medio de la tribu Swartzieae, presenta un número básico de 14, con una amplia gama de patrones de aneuploidía descendiente a partir de un ancestro poliploide.

Los números básicos de cromosomas (haploides) establecidos para las tribus de la subfamilia Papilionoideae son los siguientes: Swartzieae, 14, intermedia entre Caesalpinoideae y Papilionoideae; Sophoreae, 14, ancestro de las tribus de Papilionoideae, con procesos de aneuploidía temprana y poliploidía posterior; Dalbergieae, 11, aunque 10 se estableció en el inicio de la evolución de la mayoría de sus géneros; Abroae, 11; Tephrosieae, 12, aunque 11 es el más común, con procesos evidentes de aneuploidía; Robinieae, 10 u 11, disminuye la aneuploidía conforme aumenta la especialización; Indigofereae, 8, la aneuploidía ha jugado un papel importante en la evolución

de esta tribu, donde los números más bajos se presentan en las especies anuales; Phaseoleae, 11 con aneuploidía a 10 y algunos géneros con cromosomas supernumerarios; Erythrineae, 11, formado por géneros primitivos; Amorpheae, 10; Aeschynomeneae, 10, con eventos de poliploidía y derivado de poliploides ancestrales, 20; Adesmieae, 10, con poliploidía en algunos géneros; Galegeae, 8, con procesos evidentes de aneuploidía y poliploidía; Hedysareae, 8, con aneuploidía escasa; Loteae, 7, con poliploidía y aneuploidía; Coronilleae, 7, con aneuploidía derivada; Vicieae, 7, con aneuploidía a partir de un número ancestral de 8; Cicereae, 8, intermedia entre Vicieae y Trifolieae; Trifolieae, 8, con poliploidía y aneuploidía bien desarrollados y con cromosomas supernumerarios; Mirbelieae, 9, aunque las especies con caracteres primitivos presentan el número de 8; Bossiaeeae, 9; Podalyrieae, 9, con procesos de hexaploidía; Liparieae, 9; Crotalarieae, 9, con aneuploidía en las especies más especializadas; Thermopsidaeae, 10, derivado de 9; y Genisteeae, 12, citológicamente muy compleja, con poliploidía y aneuploidía evidentes.

Morfología Nodular.

Los nódulos radicales son estructuras que se producen como consecuencia de la infección del tejido de la raíz por bacterias del género *Rhizobium*, en los cuales se establece una relación simbiótica bien definida y que tiene como fin el realizar la fijación del nitrógeno a formas asimilables como el NH_3 o NH_4^+ (amoníaco y amonio, respectivamente), proceso que requiere de esta relación intrínseca para que se pueda llevar a cabo ya que el microorganismo, el único capacitado para realizar dicho proceso, es incapaz de hacerlo en forma de vida libre.

La forma de los nódulos radicales normales se determina por la posición y el comportamiento de sus meristemos, de los cuales hay cuatro tipos (Fig. 1) (5): dos potencialmente ramificados y dos no ramificados. Entre estos últimos en algunos se desarrolla un meristemo más o menos esférico o continuo que genera nódulos ovalados o irregularmente globosos.

a) Nódulos potencialmente ramificados.

Nódulo Astragaloide. Es el mayor de los nódulos (10 mm o más); típicamente ramificado en tétradas; algunas veces aplanado; meristemos apicales; carente de lenticelas; es el más común de los nódulos.

Nódulo Crotalaroide. Típicamente ramificado; ramificaciones aplanadas lateralmente y muy lobulado; meristemos apicales y lenticelas ausentes; lóbulos mayores a 5 mm de longitud; se une a la raíz por un pedúnculo estrecho.

Nódulo Lupinoide. Semeja un nódulo único redondeado irregularmente, donde se presentan asociaciones de nódulos aplanados unos contra otros semejantes al cono de un Pino; lenticelas ausentes; agrupaciones con un diámetro de 8 mm; meristemos ecuatoriales o laterales (basilaterales); se une en una superficie amplia a la raíz; probablemente derivado del

Fig. 1. Nódulos radicales de las Leguminosas. 1) Nódulo astragaloides de *Acacia cavenia* de 88 días de desarrollo; 2) nódulos aesquinomenoides de *Arachis hipogea* de 42 días de desarrollo; 3) nódulo mucunoide de *Mucuna deeringiana* de 77 días de desarrollo; 4) nódulos desmodioides de *Desmodium tortuosum* de 63 días de desarrollo; 5) nódulos lupinoides de *Lupinus pubescens* de 112 días de desarrollo; 6) nódulo crotalaroide de *Trifolium semipilosum* de 77 días de desarrollo. Las figuras no se representan en la escala real. Tomado de Corby (5).

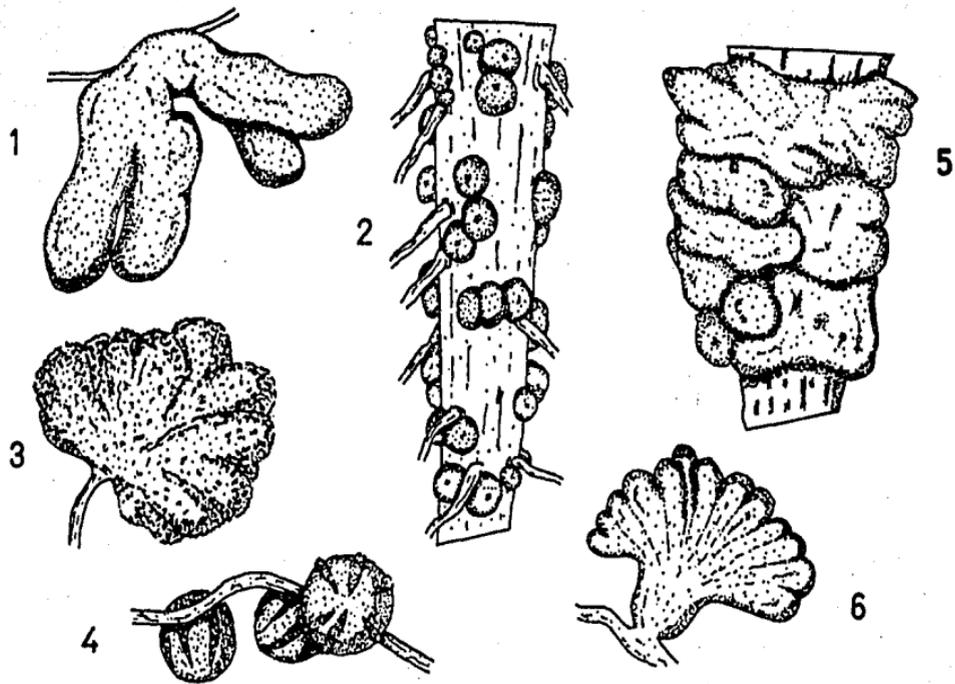


Fig. 1. Nódulos radicales de las Leguminosas.

crotalaroide.

b) Nódulos no ramificados.

Nódulo Aesquinomenoide. Es el más pequeño de los nódulos (menor a 3 mm); de forma ovalada; liso y carente de lenticelas; meristemo esférico; cada nódulo se une a la raíz por un pedúnculo delgado (en *Arachis* por una superficie amplia).

Nódulo Desmodioide. Forma redonda o globosa; semejante al aesquinomenoide pero con lenticelas, aunque tiende a ser mayor (menor o igual a 4.5 mm); meristemo esférico.

Nódulo Mucunoide. Forma masiva mayor a 5 mm de diámetro; meristemo esférico; lenticelas ausentes.

c) Grupo dimórfico.

Algunas tribus presentan proporciones diferentes de nodulación radical mixta, es decir, desarrollan tanto nódulos potencialmente ramificados como no ramificados, por ejemplo, Dalbergieae y Phaseoleae contienen nódulos predominantemente no ramificados, aunque un 20 % de los géneros que comprenden presenta tipos ramificados; en Caesalpinoideae, Bossiaeeae, Tephrosieae y Thermopsidae, predominan los nódulos ramificados, aunque se presentan substancialmente los no ramificados; Abreae y Robinieae presentan cantidades equivalentes de los dos tipos.

Las tendencias evolutivas de la forma de los nódulos sigue el esquema que se describe a continuación. Las dos subfamilias típicamente tropicales, Caesalpinoideae y Mimosoideae, tienen nódulos predominantemente astragaloides, al igual que muchos grupos arbóreos tropicales de la subfamilia Papilionoideae. Se supone que este tipo de nódulo es el más primitivo semejante al nódulo ancestral. Las tendencias toman dos caminos: 1) nódulos ramificados sin lenticelas, disomáticos (Astragaloide); aplanamiento de las ramificaciones (Crotalaroide); pérdida de la ramificación y dispersión de los meristemos (Lupinoide). 2) Nódulos no ramificados con lenticelas y monosomáticos (Mucunoide); reducción en el tamaño del nódulo y en el número de meristemos (Desmodioide); cambio recíproco en el tamaño y número de nódulos, pérdida de lenticelas (Aesquinomenoide). El carácter dimórfico pudiera constituir el estado ancestral para las dos clases de nódulos, no ramificados y ramificados, debido a su escasa especialización en este sentido.

Grupos de Inoculación Cruzada.

Se les denomina grupos de inoculación cruzada a las diferentes especies de *Rhizobium* con la capacidad de infectar y nodular eficazmente en un grupo de Leguminosas. Esta característica del microorganismo y su huésped es la base de la taxonomía a nivel de especie de la bacteria, y se mencionan ambos organismos, el micro y el macrosimbionte respectivamente, debido a que este fenómeno simbiótico es el resultado del complemento de los productos génicos de ambos.

Con base en ello se han establecido siete grupos de inoculación cruzada (1), los cuales pueden nodular a diferentes especies de Leguminosas: a) grupo del Frijol, nodulado por

Rhizobium phaseoli; b) grupo del Lupino, nodulado por *Rh. lupini*; c) grupo del Trébol, nodulado por *Rh. trifolii*; d) grupo de la Alfalfa, nodulado por *Rh. meliloti*; e) grupo de la Soya, nodulado por *Rh. japonicum*; f) grupo del Chicharo, nodulado por *Rh. leguminosarum*; y g) grupo del Chicharo de Vaca (Cow Pea), nodulado por *Rh. sp.* De estos grupos, el último es el más promiscuo, es decir, el complejo de rizobios que comprende nodula a una mayor cantidad de especies de Leguminosas, comparado con los rizobios de los grupos restantes los cuales nodulan de dos a cuatro especies aproximadamente.

El grado de promiscuidad en estas bacterias es un carácter muy importante para determinar los estados primitivos y avanzados dentro de ellas, si se parte del hecho de que una asociación simbiótica se deriva de un parasitismo más o menos obligado, como se ha postulado en esta asociación (30), y que la tendencia es hacia una especialización y especificidad mayor tanto del micro como del macrosimbionte. De esta manera, los grupos más promiscuos serán los primitivos y los específicos los avanzados.

Esta relación entre *Rhizobium* y la Leguminosa es muy específica ya que involucra componentes moleculares producidos por ambos. El reconocimiento y la fijación del micro al macrosimbionte se realiza por medio de glucoproteínas conocidas con el nombre de lectinas o fitohemaglutininas (PHA) (4) que se proyectan a través de la pared celular del vegetal para reconocer ciertos polisacáridos capsulares del microorganismo, y de esta manera fijarlo a su superficie para que se realice posteriormente la infección y formación del nódulo. Como se puede apreciar, las lectinas juegan un papel muy importante en este proceso ya que determinan la infección de una u otra especie de *Rhizobium*, aunado con otros factores de naturaleza diversa.

Estructura, Biosíntesis y Función de los Metabolitos Secundarios.

Los metabolitos secundarios de los vegetales corresponden a una serie de compuestos de naturaleza orgánica relativamente simples, comparados con las biomoléculas complejas esenciales para los procesos vitales de cualquier organismo, tales como proteínas y ácidos nucleicos. Estos metabolitos secundarios se sintetizan mediante rutas metabólicas poco conocidas y derivadas del metabolismo primario celular (Fig. 2), por ejemplo la síntesis de los diversos aminoácidos esenciales, a partir de algunos de los cuales se biosintetiza una amplia gama de compuestos secundarios. Presentan una gran diversidad en cuanto a su estructura y conformación, y ello se debe a que se originan de rutas metabólicas diferentes entre sí, para las cuales existe una gran cantidad de precursores, como aminoácidos, ácidos orgánicos, bases nitrogenadas, etc. Su clasificación se basa en la estructura esencial de la molécula debido al escaso conocimiento de las rutas metabólicas que los generan, y por esta razón su clasificación es muy subjetiva ya que por medio de fenómenos de convergencia se pueden originar estructuras

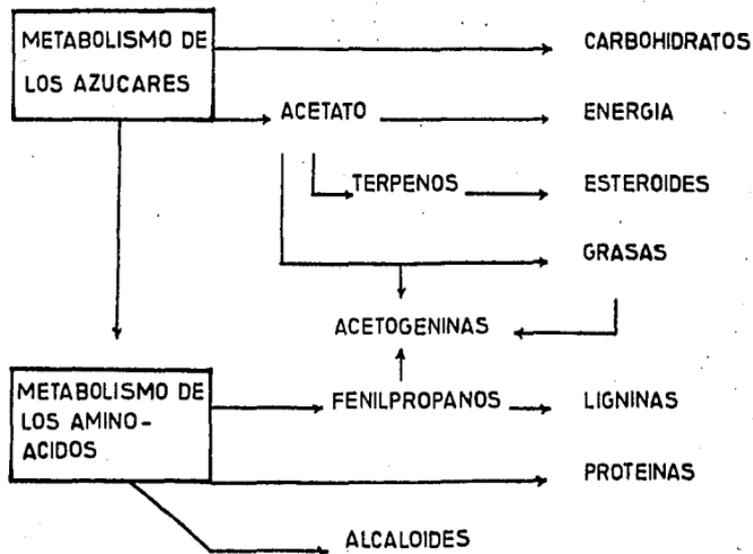


Fig. 2. Relación entre el metabolismo primario y los grupos principales de compuestos secundarios (33).

B.

similares con rutas biosintéticas distintas. De igual manera, su función dentro del vegetal es muy poco conocida, y salvo en algunos casos, ésta se ha inferido a partir del efecto que tienen sobre otros organismos, como alelopáticos, inhibidores de la germinación de esporas de microorganismos, hipertrofia en larvas de insectos, etc (33). Muchos otros aparentemente tienen funciones de reserva como en el caso de aceites y grasas, y diversos azúcares, que se encuentran en abundancia en las semillas de la mayoría de los vegetales. A continuación se presenta un resumen breve de las características más importantes de los grupos principales de metabolitos secundarios que se consideran en este trabajo (obtenidas de 11, 14, 15).

Alcaloides.

Los alcaloides constituyen un grupo muy heterogéneo de bases nitrogenadas vegetales, con acción fisiológica más o menos intensa sobre otros organismos. Su estructura comprende cuando menos un nitrógeno en un heterociclo, hay unos cuantos con nitrógeno amidico que son neutros, aunque la mayoría se hallan como sales de ácidos orgánicos. En ciertas plantas puede haber un ácido especial asociado a los alcaloides, otros se encuentran en forma de glucósidos de la ramnosa, galactosa y glucosa; también se presentan en forma de ésteres de ácidos orgánicos de complejidad variable. Las bases púricas y pirimídicas se excluyen del grupo de los alcaloides por carecer de acción fisiológica notable y por sus relaciones bioquímicas con los ácidos nucleicos.

Generalmente son incoloros, a menudo ópticamente activos; la mayoría son cristalinos pero algunos cuantos son líquidos a temperatura ambiente. Sus precursores más comunes son aminoácidos (Fig. 3), aunque su biosíntesis es compleja y escasamente conocida.

Funcionalmente, se les ha considerado como productos terminales del metabolismo del nitrógeno, también se les ha asociado con la protección del vegetal frente a los actos de depredación por insectos y animales herbívoros, aunque hay alcaloides que son tóxicos tanto para el hombre como para otros animales superiores, pero no para los insectos. Algunos alcaloides intervienen en el crecimiento vegetal, ya sea por su capacidad de formar quelatos o de participar en fenómenos de óxido-reducción. En lo que concierne a su distribución en la planta, en ocasiones se hallan restringidos a cierto órgano o a ciertas partes de la planta; a veces se los encuentra en todo el vegetal. Hay casos en los cuales sólo aparecen en alguna etapa de crecimiento o época del año, o en determinadas condiciones ecológicas.

Los alcaloides se encuentran en familias de plantas muy diversas, además de hongos, bacterias y algas. Con frecuencia se agrupan de acuerdo con su procedencia botánica, sin embargo es más práctico clasificarlos de acuerdo con alguno de los 254 tipos estructurales en que se los ha dividido.

En la figura 6 se puede apreciar la estructura de algunos

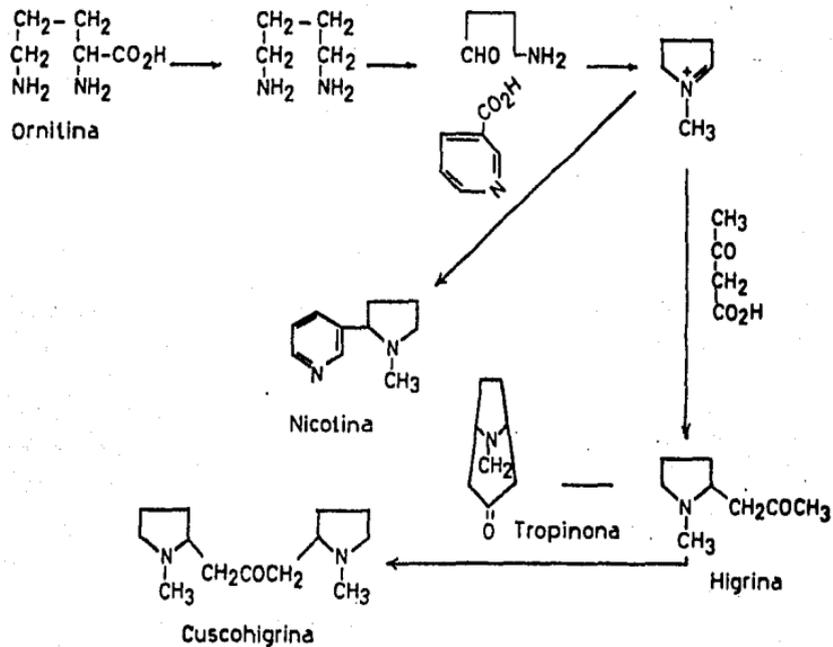


Fig. 3. Biosíntesis de alcaloides a partir de la ornitina (11).

alcaloides comprendidos en los cuatro tipos principales que se consideran en este trabajo: a) Quinolizidina; b) Derivados de Fen y Tir; c) Derivados de alquil-aminas; y d) No identificados.

Flavonoides.

Los flavonoides son pigmentos vegetales que poseen un esqueleto carbonado C_{15} - C_{15} - C_{15} , como se encuentra en la flavonona, aurona, chalcona, flavona, flavanonol, flavonol, 3-4 flavandiol, antocianidina, catequina, isoflavona y neoflavona, las cuales representan las clases principales de flavonoides. Presentan todos los matices de solubilidad, desde totalmente solubles en agua hasta insolubles en ella pero solubles en éter etílico, pasando por los solubles en etanol.

Se conocen unos 900 flavonoides naturales; se encuentran distribuidos extensamente entre las plantas, tanto libres como glucósidos; estos últimos contribuyen a darle color a las flores, frutos y hojas. Se sintetizan en numerosos grupos de plantas y con excepción de algunas flavonas localizadas en alas de mariposas, probablemente por ingestión, se puede decir que no se les encuentra en animales.

En este trabajo se consideran cuatro clases de flavonoides: a) Antocianinas; b) Flavonoles; c) Chalconas; y d) Isoflavonas. La estructura de algunos de ellos se puede apreciar en la figura 6, y su posible ruta biosintética en la figura 4.

Terpenoides.

Los terpenoides comprenden a una gran cantidad de sustancias vegetales con un origen biosintético común a partir de una molécula isoprenoide (Fig. 5). Se clasifican de acuerdo con el número de tales unidades enlazadas entre sí, y pueden contener dos, tres, cuatro, seis u ocho. Comprenden desde sustancias grasas esenciales hasta triterpenoides y esteroides no volátiles. Cada una de estas clases es de mucha importancia en el crecimiento, metabolismo y ecología del vegetal. La mayoría de los terpenoides naturales tienen estructuras cíclicas con uno o más grupos funcionales, lo que indica que las etapas finales de su síntesis involucra ciclización y oxidación u otra modificación estructural. Generalmente son liposolubles y se localizan en el citoplasma de la célula vegetal; algunos aceites esenciales se encuentran en células glandulares especiales sobre la superficie de la hoja, mientras que los carotenoides se asocian específicamente con los cloroplastos en la hoja y con los cromoplastos en los pétalos.

Se han propuesto diversas funciones para los terpenoides vegetales. Presentan propiedades de reguladores del crecimiento; las dos clases principales de estos reguladores son las abscisinas sesquiterpenoides y las giberelinas diterpenoides. Los carotenoides se relacionan con la coloración del vegetal y participan como pigmentos accesorios en la fotosíntesis. Se conoce poco acerca del papel que juegan en las interacciones entre los vegetales y animales. Finalmente, algunos terpenoides no volátiles se han identificado como hormonas sexuales entre hongos.

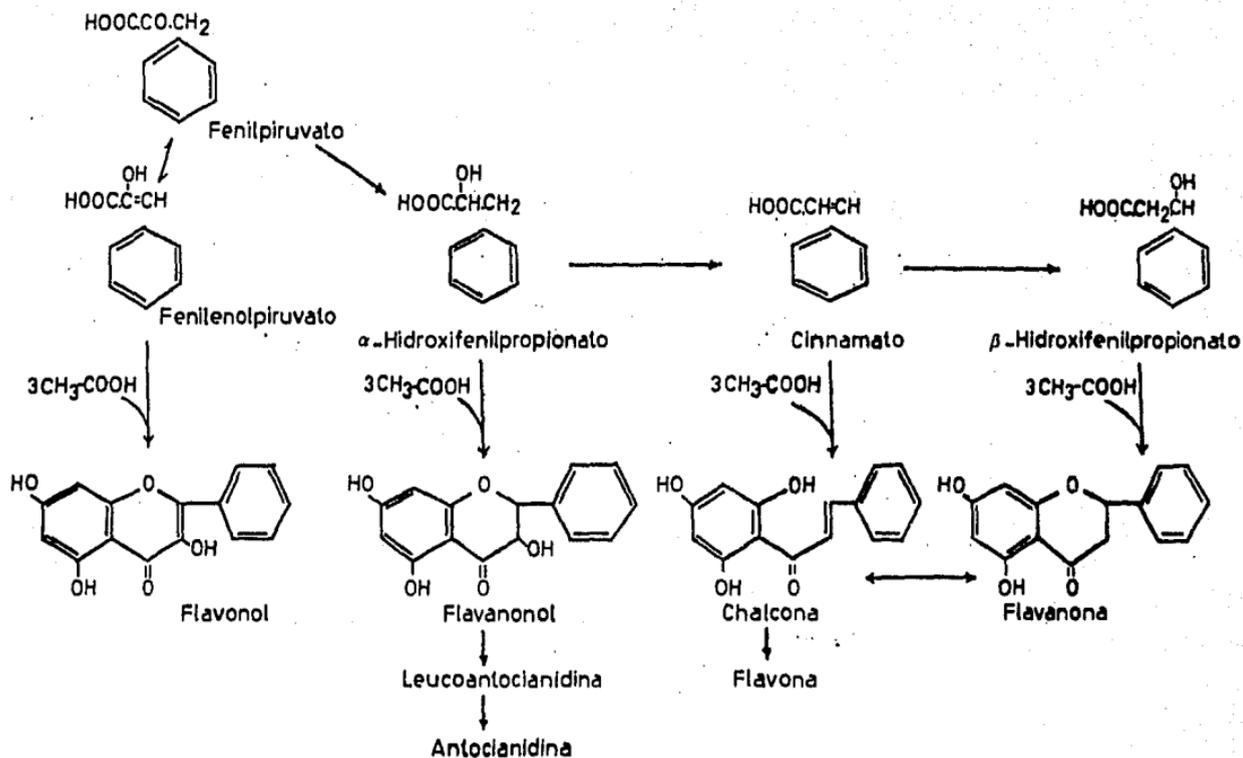


Fig. 4. Biosíntesis de flavonoides a partir del Fenilpiruvato (9)

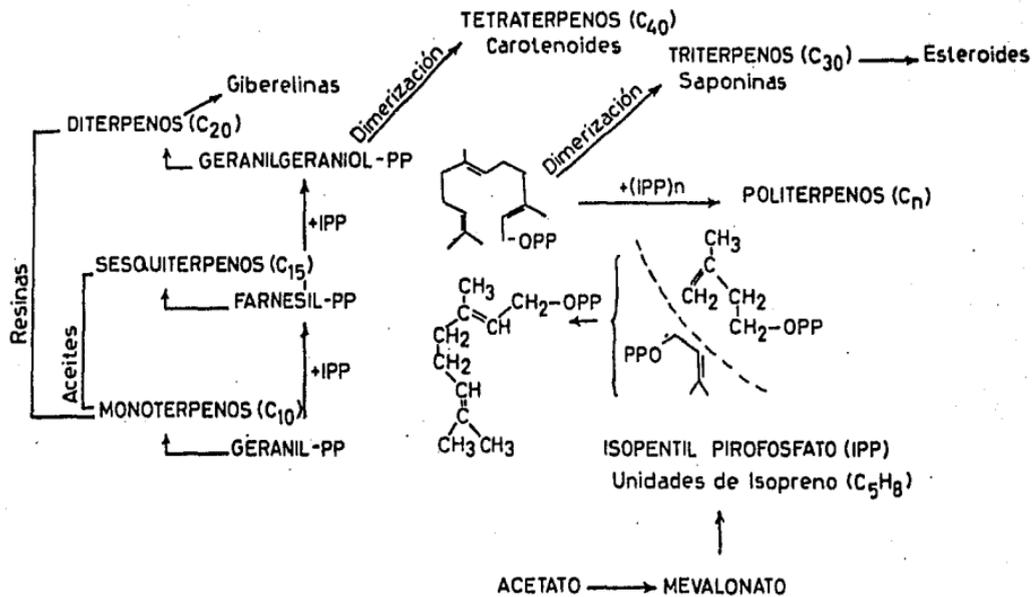


Fig. 5. Biosíntesis de terpenoides a partir del acetato (18)

Fig. 6. Metabolitos secundarios producidos por plantas superiores.

I. Alcaloides. a) Quinolizidina: (1) lupinina, (2) lupanina, (3) soforamina; b) Derivados de Fen y Tira: (4) fenetilamina, (5) tiramina, (6) candicina; c) Derivados de alquil-aminas: (7) citrulina, (8) putrescina, (9) nicotina.

II. Flavonoides. a) Antocianinas: (10) malvina, (11) malvidina 3-ramnósido, 5-glucósido; b) Flavonoles: (12) kaempferol 3,7-diramnósido, (13) quercitina 3-rutinósido, 7-glucósido; c) Chalconas: (14) robinetina, (15) buteína, (16) isoquilitigerina, (17) genisteína, (18) 6-hidroxi, (19) orobol.

III. Terpenoides. a) Compuestos fenólicos: (20) floroglucinol, (21) arbutina, (22) ácido o-cumarínico, (23) escopoletina, (24) umbeliferona, (25) ácido felúrico, (26) mangiferina, (27) backuquiol; b) Triterpenoides: (28) β -sitosterol y (29) soyasapogenol A.

Compilado de Harborne, Boulter y Turner (14) y Harborne (15).

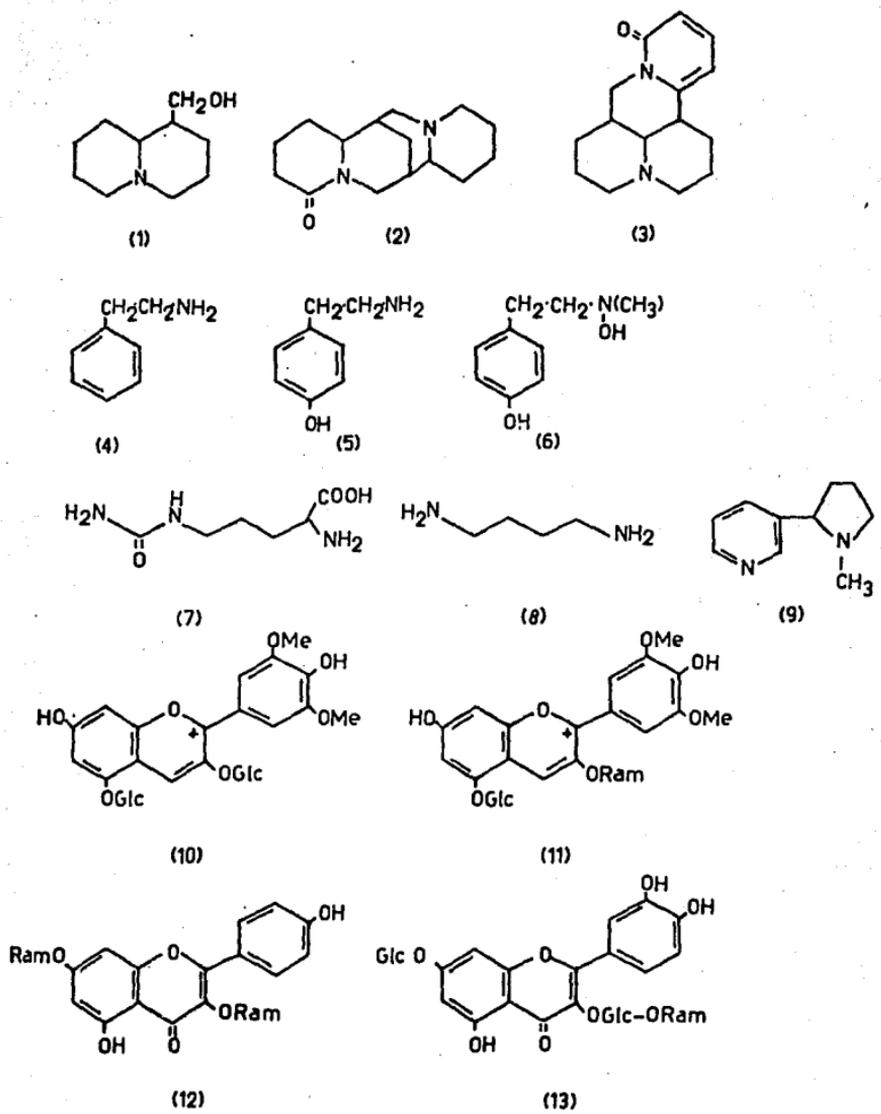
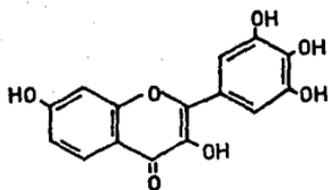
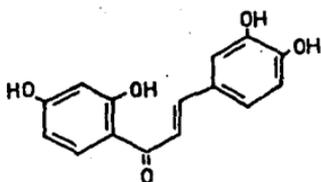


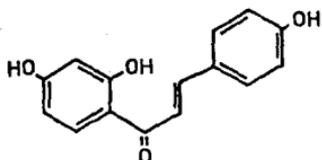
Fig. 6. Metabolitos secundarios producidos por plantas superiores.



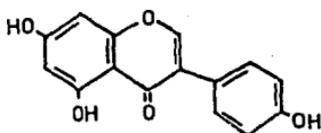
(14)



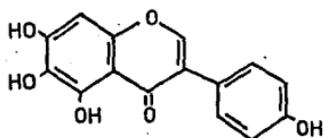
(15)



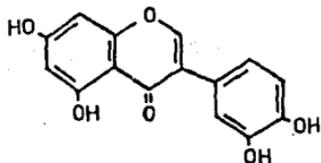
(16)



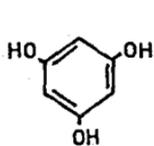
(17)



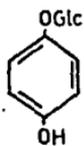
(18)



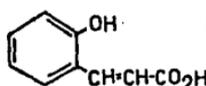
(19)



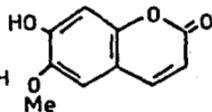
(20)



(21)

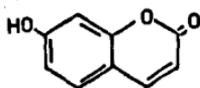


(22)

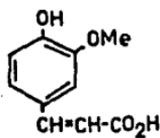


(23)

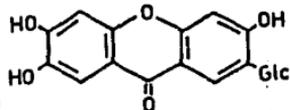
Fig. 6. Continuación



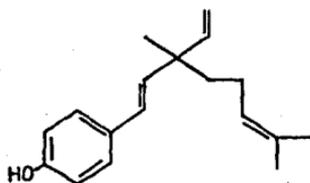
(24)



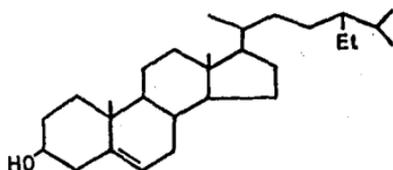
(25)



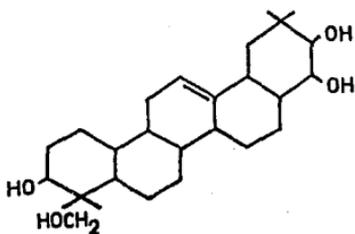
(26)



(27)



(28)



(29)

Fig. 6. Continuación

Este trabajo considera dos tipos de terpenoides: a) Compuestos fenólicos; y b) Triterpenoides. La estructura de algunos de ellos se puede apreciar en la figura 6.

Canavanina.

Se han aislado y determinado las estructuras de aproximadamente 300 aminoácidos, de los cuales 20 son comunes a todos los organismos como constituyentes de las proteínas, y un pequeño número, como la ornitina, citrulina y el ácido γ -aminobutírico que se distribuyen como intermediarios metabólicos. El resto de los aminoácidos no proteicos presentan una gran variedad en sus patrones de distribución. Algunos se encuentran en organismos muy diversos, mientras que otros se restringen a una sola familia, género o especie vegetal. Dentro de este último grupo, la canavanina está restringida a especies de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae).

Referente a su biosíntesis, se ha postulado (Bell, 1971, en 14) que algunos de estos compuestos se producen debido a la carencia de especificidad en los sistemas enzimáticos que se relacionan principalmente con la síntesis de aminoácidos que forman proteínas.

Se ha sugerido, por otro lado, que la canavanina es un aminoácido de reserva, ya que se ha encontrado que se acumula en altas concentraciones en las semillas de muchas especies, y desaparece durante la germinación. Además, parece conferir cierta defensa contra los depredadores debido a su toxicidad, ya que se incorpora en lugar de la arginina en las proteínas del depredador, y de esta manera modifica su función al alterar su estructura terciaria. Una observación notable es la capacidad del escarabajo *Caryedes brasiliensis* para degradar este aminoácido presente en las semillas de la Leguminosa *Dioeclea megacarpa*, y de utilizarlo en su metabolismo nitrogenado (12, 26, 27).

Taxonomía y Filogenia de la

Subfamilia Papilionoideae.

Este grupo de vegetales ha sido estudiado ampliamente desde el punto de vista taxonómico y sistemático, basado en caracteres morfológicos, como la estructura floral y foliar, sin embargo, recientemente se han incrementado los estudios de caracteres de otro tipo, como los químicos, citológicos o número de cromosomas, microbiológicos como la invasión de simbiontes o la susceptibilidad a determinados patógenos, etc. La integración de dichos resultados ha permitido tener una idea más clara de las relaciones actuales entre las tribus que comprende esta subfamilia, y con apoyo de la biogeografía de cada una de ellas, se han podido determinar de manera general las posibles relaciones filogenéticas dentro del grupo (22), como se puede apreciar en la figura 7. Sin embargo, este esquema está lejos de definir con precisión las relaciones evolutivas entre las tribus que comprende, y del espacio temporal en el cual surgieron.

Existen algunas monografías en las cuales se compila la gran cantidad de información que se ha publicado respecto a los

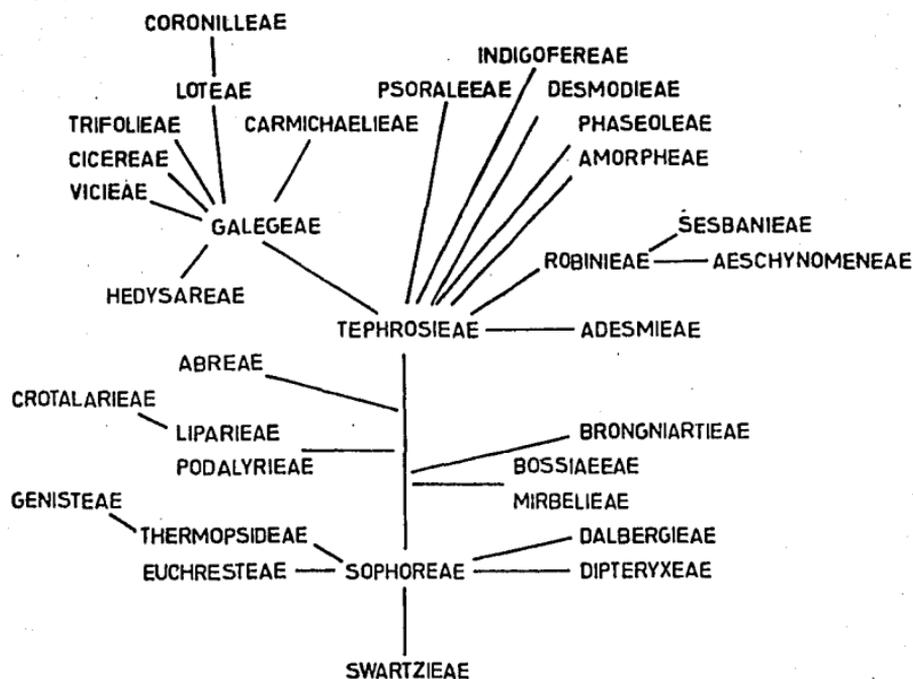


Fig. 7. Representación de las relaciones entre las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae), que se basa en los siguientes caracteres: (1) serie epulvinada de Dormer; (2) alcaloides de quinolizidina; (3) canavanina; (4) grado de engrosamiento de la endexina; y - (5) grado de reducción de la endexina. Tomado de Polhill (22).

caracteres anteriores, sin embargo en ninguna de ellas se integra dicha información con el objeto de establecer relaciones filogenéticas e inferencias de tipo evolutivo, o los intentos escasos son fragmentarios y discordantes con los esquemas propuestos con anterioridad. Buena parte de ello se debe a que, aunque existe una gran cantidad de información, sobre todo desde el punto de vista bioquímico, ésta es muy irregular en cuanto a la cantidad de datos obtenidos para cada una de las tribus, de esta manera existen algunas suficientemente estudiadas y otras en las cuales prácticamente no se ha abordado el problema. Esto representa un obstáculo serio para los intentos de estudiar la filogenia del grupo y las tendencias evolutivas en los caracteres que se tomen en cuenta.

Al tomar como base esta situación, el objetivo del presente trabajo fué el de integrar los resultados obtenidos por diversos autores, al elaborar inicialmente un esquema de relaciones actuales, o fenograma, utilizando las técnicas de la taxonomía numérica para los caracteres cuyo estudio abarque la mayoría de tribus de esta subfamilia, para de esta manera determinar la evolución dentro del grupo, tomando en cuenta su distribución geográfica, y las tendencias evolutivas de los caracteres que se consideraron, además de conocer la utilidad de la quimiotaxonomía en estudios filogenéticos.

II. MATERIALES Y METODOS.

Como se mencionó en la sección anterior, en los últimos años se han estudiado ampliamente diversas características no tradicionales, es decir, no morfológicas, en este grupo de vegetales, y ya que los resultados de dichos estudios se encuentran dispersos en la literatura especializada, se recurrió al uso de monografías que compilan toda, o la mayoría de la información publicada al respecto como fuente de información para el desarrollo de este trabajo. Dentro de ellas, las que corresponden a Harborne, Boulter y Turner (14) y a Polhill y Raven (20) son las más completas. Escencialmente, la información que se obtuvo a partir de éstas fueron las tribus dentro de la subfamilia, los caracteres a comparar, las relaciones filogenéticas propuestas hasta la fecha de su publicación y su distribución geográfica. La información referente a la filogenia y a las tendencias evolutivas de las tribus y sus caracteres fueron de mucha importancia, ya que con base en ellas se determinaron los estados de derivación en el sentido de primitivos a recientes con el objeto de inferir relaciones de descendencia en el esquema resultante.

Los datos obtenidos de dichas fuentes se procesaron mediante las técnicas de la taxonomía numérica para obtener diferentes fenogramas a partir de los caracteres comparados. Estas técnicas, al igual que sus fundamentos, se exponen claramente en las obras de Crisci y López-Armengol (7), Radford (23) y Sneath y Sokal (31). La descripción general del método utilizado es la siguiente.

Inicialmente, se elaboró una tabla que contuvo los caracteres a considerar y sus estados de derivación respectivos (Tabla I); a partir de ella se elaboró otra en la cual se substituyeron los estados de derivación de los caracteres por sus valores numéricos para cada tribu (Tabla II), donde el valor mínimo corresponde al estado primitivo y el máximo al estado de derivación mayor, o más complejo en este caso. Se acostumbra utilizar en este punto números y letras claves para designar tanto a las tribus como a los caracteres por cuestiones de facilidad. Esta última tabla es el fundamento para elaborar la primer semimatriz de similitud, o disimilitud según el caso, a partir de la cual se establecen los valores de asociación entre pares de tribus, menores o mayores según sea a partir de una semimatriz de disimilitud o de similitud respectivamente; el mecanismo detallado mediante el cual se obtuvieron dichos valores se presenta en el apéndice A. Posteriormente, los resultados de cada semimatriz se graficaron con la escala adecuada para obtener un fenograma. Además, de las tablas anteriores se calculó el porcentaje de divergencia (apéndice A) para los caracteres utilizados de cada tribu en las comparaciones correspondientes; con base en estos valores se elaboraron gráficas del análisis bivalente para diferentes comparaciones entre los caracteres estudiados.

Se dió prioridad a los caracteres de tipo bioquímico debido a

Tabla I. Caracteres utilizados, y estados de derivación, para la taxonomía numérica de las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) (obtenidos de 1, 14, 20). Para su explicación consultar la sección de Material y Métodos.

CLAVE-CARACTER	ESTADOS DE DERIVACION (Unidades arbitrarias)							
	0	1	2	3	4	5	6	
(A) Citológico.								
(A.1) Número Básico de Cromosomas.	14	12	11	10	9	8	7	
(A.2) Grado de Aneuploidía.	3	4	5	6	7	8	x	
(A.3) Grado de Poliploidía.	12	7	6	2	0	x	x	
(B) Morfología Nodular.								
(B.1) Ramificación.	Astr*, Crot*, Desm*	Astr, Crot	Muc, Desm, Aesch	x	x	x	x	
(B.2) Ramificados.	Astr*, Crot*	Desm*	Astr	Crot	Muc, Desm, Aesch	x	x	
(B.3) No Ramificados.	Astr*, Crot*	Desm*	Astr, Crot	Muc	Desm	Aesch	x	
(C) Grupo de Inoculación Cruzada.								
(C.1) Grado de Promiscuidad.	<u>Rh.</u> sp.	<u>Rh. leru- minosarum</u>	<u>Rh. pha- seoli</u>	<u>Rh. meli- loti y trifolii</u>	<u>Rh. lupi- ni</u>	x	x	
(D) Fitohemaglutininas (PHA).								
(D.1) Anti-específicas.	Ausente	Presente	x	x	x	x	x	
(D.2) Anti-animal.	Ausente	Presente	x	x	x	x	x	
(D.3) Anti-no específicas.	Ausente	Presente	x	x	x	x	x	
(D.4) No Hemaglutinantes.	Ausente	Presente	x	x	x	x	x	
(E) Serología.								
(E.1) Anti <u>Acacia</u> , Mimosoideae.	+	±	-	x	x	x	x	
(E.2) Anti <u>Gleditsia</u> , <u>Cacsalpinoidae</u> .	+	±	-	x	x	x	x	
(E.3) Anti <u>Trifolium</u> , <u>Trifolieae</u> .	+++	++	+	±	x	x	x	
(E.4) Anti <u>Templetonia</u> , <u>Boissiaeae</u> .	+++	+	±	-	x	x	x	
(E.5) Anti <u>Baptisia</u> , <u>Thermopsideae</u> .	+++	++	+	-	x	x	x	

Tabla I. Continuación.

CLAVE-CARACTER	ESTADOS DE DERIVACION (Unidades arbitrarias)					
	0	1	2	3	4	5 6
(F) Triterpenoides	Otros	β-sitosterol	Soyasapo- genol	x	x	x x
(G) Canavanina.	Ausente	Presente	Presente	x	x	x x
(H) Contenido de Aceites(%).	35	11-10	8-7	5-1	x	x x
(I) Insaturación de Aceites(%).	(82.2- 95.6)	(95.7- 109.0)	(109.1- 122.4)	(122.5- 135.8)	x	x x
(J) Isoflavonas.						
(J.1) Genisteína.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(J.2) Orobol.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(J.3) 6-hidroxil.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(K) Compuestos Fenólicos.	Floroglucinol ác.o-coumarí- nico	ác.o-couma- rínico y arbutina	ác.o-cou- marínico y backu- quiol	Escopoleti- na y mangi- ferina		x x
(L) Flavonoles.	Kaempferol	Kaempferol y quercitina	Querciti- na	x	x	x x
(M) Chalconas.	Ausencia de isoquiliti- gerina	Presencia de isoquilitige- rina	x	x	x	x x
(N) Alcaloides No Identifi- cados.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(O) Galactomananos.						
(O.1) Contenido de D-gal(%).	(16- 23.2)	(23.3- 30.4)	(30.5- 37.6)	(37.7- 45.0)	x	x x
(O.2) Contenido de D-man(%).	(54.0- 60.7)	(60.8- 67.5)	(67.6- 74.2)	(74.3- 81.9)	x	x x
(P) Antocianinas.	Glucósido	Glucósido- Ramnósido	Ramnósido	x	x	x x
(Q) Quinolizidina.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(R) Derivados de Alkil-aminas.	Ausente	Presente	x	x	x	x x
(S) Derivados de Fen y Tir.	Ausente	Presente	x	x	x	x x

Tabla II. Estados de derivación, de los caracteres empleados, para las diferentes tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). Las cruces indican la carencia del dato para la tribu correspondiente. La información se deriva de la tabla I.

CLAVE-TRIBU	CARACTERES (Estados de derivación)															
	A.1	A.2	A.3	B.1	B.2	B.3	C.1	D.1	D.2	D.3	D.4	E.1	E.2	E.3	E.4	
(1) Swartzieae	0	1	4	0	0	0	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
(2) Abreae	2	0	4	0	1	1	x	0	1	1	1	0	2	2	3	
(3) Sophoreae	0	2	2	0	0	0	x	1	1	1	1	x	x	x	x	
(4) Dalbergieae	2	1	4	0	1	1	x	0	1	1	1	x	x	x	x	
(5) Tephrosieae	1	3	4	0	0	0	x	0	1	1	1	x	x	x	x	
(6) Robinieae	3	5	4	0	0	0	x	1	1	1	1	0	0	2	2	
(7) Indigoferaeae	5	4	4	1	2	2	x	0	1	1	1	x	x	x	x	
(8) Erythrineae	1	2	1	2	4	3	x	1	1	1	1	x	x	x	x	
(9) Phaseoleae	2	2	4	0	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	
(10) Amorpheae	3	4	4	1	2	2	x	x	x	x	x	1	x	2	x	
(11) Aeschynomeneae	3	2	2	2	4	5	0	0	1	1	1	0	x	3	1	
(12) Adesmieae	3	1	4	2	4	5	x	0	0	1	0	x	x	x	x	
(13) Galegeae	4	4	3	1	2	2	x	0	1	1	1	0	x	x	1	
(14) Hedysareae	5	4	4	1	2	2	x	0	1	1	1	x	x	x	x	
(15) Loteae	6	4	4	2	4	4	x	1	1	1	1	0	x	1	1	
(16) Coronilleae	6	5	4	1	2	2	4	1	1	1	1	x	x	x	x	
(17) Vicieae	6	4	4	1	3	2	1	1	1	1	1	0	0	2	1	
(18) Cicereae	5	4	4	1	3	2	1	1	0	1	1	x	x	x	x	
(19) Trifolieae	5	4	4	1	3	2	3	0	1	1	1	0	0	0	1	
(20) Bossiaeeae	4	4	4	1	3	2	x	0	0	0	1	0	0	x	0	
(21) Mirbelieae	4	4	3	1	2	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
(22) Podalyrieae	4	2	4	1	2	2	x	0	1	1	1	x	x	x	x	
(23) Liparieae	4	2	4	1	2	2	x	0	0	0	1	x	x	x	1	
(24) Crotonarieae	4	4	4	1	3	2	0	1	1	1	1	2	0	0	0	
(25) Thermopsidaeae	3	2	4	1	2	2	x	x	x	x	x	0	0	1	0	
(26) Genisteae	1	3	0	0	0	0	4	1	1	1	1	0	0	x	1	

Tabla II. Continuación.

CLAVE-TRIBU	CARACTERES (Estados de derivación)																	
	E.5	F	G	H	I	J.1	J.2	J.3	K	L	M	N	O.1	O.2	P	Q	R	S
(1) Swartzieae	x	0	x	x	x	0	0	1	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(2) Abreae	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1	x	x	x	0	0	0
(3) Sophoreae	x	0	0	1	1	0	1	1	x	0	x	1	0	3	x	2	0	0
(4) Dalbergieae	x	1	1	0	0	1	1	1	0	x	1	0	x	x	x	1	0	0
(5) Tephrosieae	x	x	x	x	x	0	0	1	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(6) Robinieae	2	1	x	x	x	x	x	x	0	0	x	0	2	1	x	0	0	0
(7) Indigofereae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	0	1	2	x	0	0	0
(8) Erythrineae	x	1	x	x	x	x	x	x	0	x	x	1	x	x	x	0	1	0
(9) Phaseoleae	2	0	1	3	0	x	x	x	x	1	1	0	x	x	0	0	0	0
(10) Amorpheae	3	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	1
(11) Aeschynomeneae	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(12) Adesmieae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(13) Galegae	2	0	2	2	2	x	x	x	2	x	1	0	3	0	0	1	1	1
(14) Hedysareae	x	x	1	1	3	x	x	x	3	x	x	0	x	x	0	0	0	0
(15) Loteae	2	2	2	2	2	x	x	x	x	0	x	0	3	0	x	0	0	0
(16) Coronilleae	x	0	x	x	x	x	x	x	3	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(17) Viciaeae	2	x	1	3	2	0	1	0	1	0	1	0	x	x	1	0	1	1
(18) Cicereae	x	1	x	x	x	1	0	0	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(19) Trifolieae	2	2	2	2	3	1	1	0	0	x	1	0	3	0	0	2	1	0
(20) Bossiaeeae	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(21) Mirbelieae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(22) Podalyrieae	x	x	1	1	3	x	x	x	x	x	0	1	x	x	x	2	0	0
(23) Liparieae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	0	0	0
(24) Crotalarieae	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	1	1	2	x	0	0	0
(25) Thermopsidaeae	0	x	x	x	x	0	1	1	x	1	x	1	x	x	x	2	1	0
(26) Genisteeae	1	1	1	3	2	1	0	0	0	1	1	1	x	x	0	2	1	1

los objetivos del trabajo, sin embargo, éstos se encuentran irregularmente estudiados entre las tribus que se consideraron, por lo que se optó por elaborar un fenograma general que comprendiera a la mayoría de ellas, basado en caracteres citológicos y nodulares. Este esquema permitió tener una idea inicial de las relaciones dentro del grupo. Posteriormente, se elaboraron diversos fenogramas parciales que resultaron de las combinaciones factibles de caracteres bioquímicos y que agruparon cantidades diferentes de tribus, para, de esta manera, apoyar o rechazar el esquema general propuesto. Los resultados que se obtuvieron de estos esquemas se relacionaron con las gráficas del análisis bivariante con el fin de apoyar con mayor firmeza las relaciones resultantes, los puntos de transición, las tendencias evolutivas y los patrones de dispersión geográfica. Sin embargo, cabe hacer notar que de los fenogramas y gráficas de análisis bivariante se hizo una selección de los más representativos, lógicos y útiles, ya que en muchos de ellos los resultados fueron poco convincentes por lo que se descartaron.

Respecto a la información que contiene la tabla I, es conveniente explicar el contenido de ella. En ésta, se encuentran los diferentes caracteres y sus estados de derivación, que se expresan en unidades arbitrarias, donde algunos alcanzan valores altos, hasta 6, y otros tan sólo con un estado de derivación. El carácter citológico, A, se dividió en tres subcaracteres, número básico de cromosomas, A.1, grado de aneuploidía (ya que este concepto comprende a variaciones en el número de cromosomas, como incremento o disminución, en este trabajo se aplica únicamente en sentido descendente (ver Pág. 4), debido a que el incremento a partir del número básico se define claramente en la poliploidía), A.2, y grado de poliploidía, A.3; el primero contiene estados reportados por Goldblatt (13), y los dos segundos se basan en los números mínimos y máximos de cromosomas reportados por la misma fuente, y sus diferencias correspondientes con el número básico reportado para la subfamilia, igual a 14; los valores negativos se consideraron como cero. La morfología nodular también se dividió en tres subcaracteres, ramificación, B.1, nódulos ramificados, B.2, y no ramificados, B.3, partiendo de los nódulos primitivos a los avanzados, según el esquema propuesto por Corby (5), sin embargo, para este caso en la base de las ramificaciones se ubicaron a los que pertenecen al grupo dimórfico, señalado por un asterisco en la tabla; las abreviaturas corresponden a: Astr, astragaloide, Crot, crotalaroide, Muc, mucunoide, Desm, desmodioide, y Asch, aesquinomenoide. Los grupos de inoculación cruzada comprenden el grado de promiscuidad de especies diferentes de *Rhizobium*, donde *Rh. sp.* es la más promiscua y por lo tanto la más primitiva, y por el contrario *Rh. lupini* una de las más avanzadas por su alta especificidad (1). Las fitohemaglutininas, D, se dividieron en cuatro tipos distintos de acuerdo con su especificidad (32), y se trataron por separado; las que presentan el mayor grado de especificidad son las que se denominan anti-específicas, D.1, y por lo tanto son un carácter

avanzado, por el contrario las más primitivas son las que carecen de la capacidad de aglutinar eritrocitos de cualquier especie de animal, o no-aglutinantes, D.4. Los estudios serológicos (B), E, se basan en las reacciones de inmunoprecipitación por el antisuero que se produce en algún animal experimental, generalmente un conejo, contra proteínas de las semillas de alguna especie vegetal, por ejemplo en este caso de Acacia, el cual se prueba posteriormente contra el material proteico que proviene de semillas de otras especies, y se determina el grado de reacción o capacidad de precipitación, donde una intensidad mayor (+++) determina una relación cercana, y una menor (+) o nula (-), ningún parentesco. Los valores de contenido de aceites, H, porcentaje de insaturación de éstos, I, y las proporciones de galactomananos, D.1 y D.2, se expresan en intervalos de acuerdo con los valores reportados en la literatura (2).

Los esquemas propuestos se relacionaron con datos referentes a la biogeografía y forma de vida de cada tribu (Tabla III) para, por un lado, obtener apoyo extra en la proposición de las relaciones resultantes, y por otro, determinar los patrones y las tendencias de dispersión con los cambios morfológicos consecuentes, que aunadas con las escasas evidencias que proporciona el registro fósil, sea posible dar un sentido filogenético a las relaciones resultantes, y determinar, en la medida de lo posible, la época en que surgió la subfamilia y en la que sucedieron los eventos mayores de divergencia dentro de ella, aunado con la evolución de los caracteres involucrados en este desarrollo.

Además, de manera complementaria, fué posible utilizar estos caracteres para la elaboración de una clave dicotómica para las tribus de esta subfamilia, la cual se muestra en el apéndice B.

Tabla III. Distribución geográfica y forma de vida de las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) (sintetizado de 22).

CLAVE-TRIBU	DISTRIBUCION GEOGRAFICA	FORMA DE VIDA
(1) Swartzieae	Tropical.	Arboles, arbustos o lianas.
(2) Abreae	Pantropical.	Subarbustos o lianas.
(3) Sophoreae	Tropical.	Arboles, arbustos, lianas o hierbas.
(4) Dalbergieae	América tropical.	Arboles, arbustos o lianas.
(5) Tephrosieae	Tropical.	Arboles, lianas o arbustos.
(6) Robinieae	W y S de América Central, Norteamérica y Argentina.	Arboles, arbustos o hierbas.
(7) Indigofereae	Africa, Sudáfrica, Madagascar y Asia tropicales.	Hierbas, arbustos o árboles pequeños.
(8) Erythrineae	Todo el Mundo (tropical y subtropical).	Hierbas, subarbustos o árboles.
(9) Phaseoleae	Todo el Mundo (tropical y subtropical).	Hierbas, subarbustos o árboles.
(10) Amorpheae	Nuevo Mundo.	Arboles pequeños, arbustos o hierbas
(11) Aeschynomeneae	Tropical, cálido-templado.	Arbustos, hierbas o árboles pequeños
(12) Adesmieae	Regiones montañosas y templadas de Sudamérica.	Hierbas o arbustos.
(13) Galegeae	Eurasia, Norteamérica, Sudamérica, Sudáfrica y Australia.	Hierbas o arbustos.
(14) Hedysareae	Eurasia, Norteamérica y Africa.	Hierbas o arbustos pequeños.
(15) Loteae	Mediterráneo en Africa, Australia y Sudamérica.	Hierbas o arbustos pequeños.
(16) Coronilleae	Europa, W de Asia, NE de Africa y Sudamérica (mediterráneo).	Hierbas o arbustos pequeños.
(17) Vicieae	Templado.	Hierbas.
(18) Cicereae	Turkía, Israel, E del Himalaya, Asia Central, Etiopía y Grecia.	Hierbas.
(19) Trifolieae	Eurasia, Africa, América y Australia.	Hierbas o arbustos.

Tabla III. Continuación.

CLAVE-TRIBU	DISTRIBUCION GEOGRAFICA	FORMA DE VIDA
(20) Bossiaceae	Australia.	Arbustos, subarbustos o hierbas.
(21) Mirbeliaceae	Australia.	Arbustos, subarbustos o hierbas.
(22) Podalyriaceae	Sudáfrica (El Cabo).	Arbustos o subarbustos.
(23) Lipariaceae	Sudáfrica (El Cabo).	Arbustos o hierbas.
(24) Crotalariaeae	Africa, regiones mediterraneas de la India, Australia y Sudamérica.	Arbustos o hierbas.
(25) Thermopsidaeae	Regiones templadas del Hemisferio Norte.	Arbustos o hierbas.
(26) Genisteae	Europa, Africa, Norte y Sudamérica (regiones montañosas).	Arbustos, hierbas o árboles pequeños.

III. RESULTADOS Y DISCUSION.

De las diferentes combinaciones de caracteres que se desarrollaron para la obtención de sus fenogramas correspondientes, únicamente el que contempla al número de cromosomas y la morfología nodular, y sus subcaracteres o estados respectivos (Fig. 8a. y b.), fué el que abarcó el mayor número de tribus, y con base en él se establecieron las relaciones propuestas en este trabajo, las cuales se apoyaron parcialmente por las demás combinaciones de los caracteres restantes. Además, en este esquema se proponen jerarquías taxonómicas supratribales y los valores numéricos que las delimitan, y que tuvieron utilidad en el ordenamiento de los resultados obtenidos para su discusión.

Relaciones Fenéticas entre las Tribus de la Subfamilia Papilionoideae (Fig. 8a. y b.).

Linaje Soforoide.

a) Grupo I. Complejo A. Las tribus Swartzieae y Sophoreae forman este complejo, las cuales presentan el número más alto de cromosomas, 14, relacionado con el número básico de la subfamilia, también 14, con un grado de aneuploidía de 4 y 5 respectivamente, y de poliploidía de 0 y 6, lo que muestra que a este respecto, Sophoreae es una tribu de mayor variabilidad cromosómica que Swartzieae, probablemente derivada de ella. Ambas presentan el tipo de nodulación más primitivo como es el nódulo astragaloides dentro del grupo dimórfico. Presentan derivados 6-hidroxiol de isoflavonas, aunque Sophoreae presenta además orobol, un carácter que pudiera ser derivado del primero; carecen de genisteína. Los compuestos triterpenoides, swartziaigenina, bayagenina y betulina, son caracteres primitivos presentes en estas dos tribus, comparados con los derivados relativamente comunes en las demás tribus estudiadas. Respecto a los alcaloides, carecen de derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir, pero Sophoreae presenta alcaloides no identificados y quinolizidina, como estados derivados. Sophoreae presenta en sus semillas uno de los valores más altos en cuanto al contenido de aceites, 10 %, y más bajos en el porcentaje de insaturación de éstos, los cuales son caracteres primitivos comparados con las demás tribus estudiadas; Swartzieae no se ha estudiado a este respecto. La misma situación se presenta en cuanto al contenido y proporción dentro de los galactomananos, con baja cantidad de galactosa, 16 %, y alta de manosa, 81 %, como caracteres primitivos.

Ambas tribus son tropicales cuya forma de vida predominante es la arborea, aunque se pueden presentar formas arbustivas, lianas o hiervas.

b) Grupo II. Complejo A. Este complejo está formado por las tribus Tephrosieae y Genisteae. Presentan un número básico de cromosomas de 12, con un grado de aneuploidía de 6, y de poliploidía de 0 y 12 respectivamente. Ambas tribus presentan

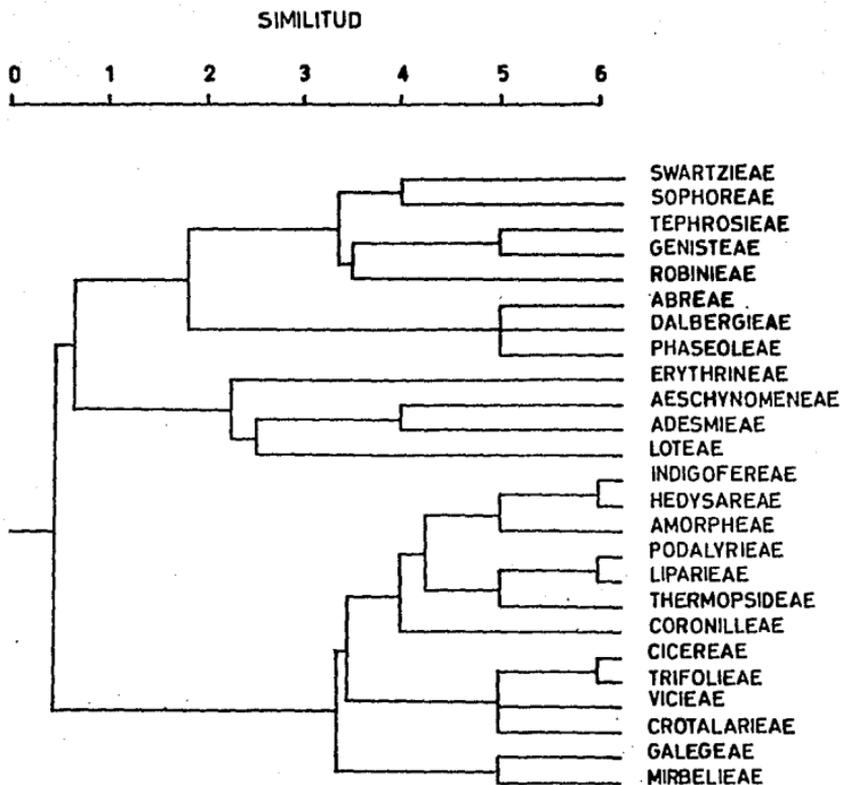


Fig. 8. a. Fenograma que representa el grado de similitud entre las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae), con base en el número de cromosomas y la morfología nodular.

SIMILITUD

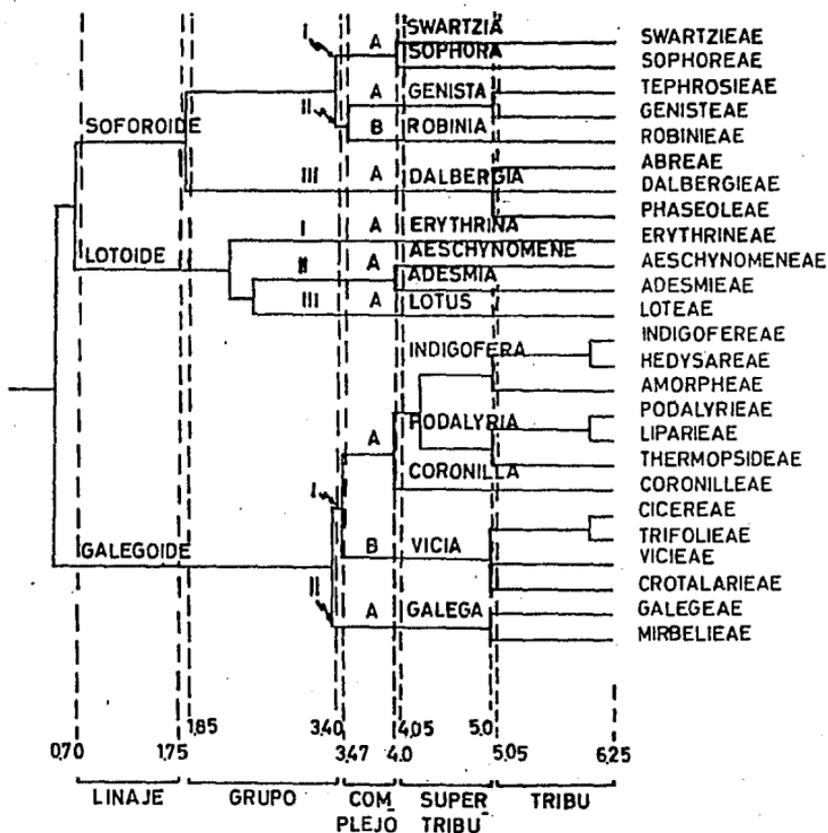
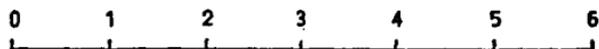


Fig. 8. b. Sobreposición de los intervalos que corresponden a las jerarquías supragenéricas propuestas (tribu, supertribu, complejo, grupo y linaje) y los valores que las delimitan. Derivada de la figura 8.a.

nódulos del grupo dimórfico, en la primera astragaloides y en la segunda crotalaroides, aunque en Genisteae, *Lupinus* es el único género dentro de las Leguminosas con nódulos lupinoides. De lo anterior y de evidencias posteriores se puede apreciar que la tribu Genisteae comprende a géneros muy diversificados cuya ubicación sistemática es muy difícil por la falta de estudios más profundos y homogéneos respecto a las demás tribus.

Ambas tribus difieren en la presencia de derivados de isoflavonas, la primera con 6-hidroxil como carácter primitivo que la relaciona con el par Swartzieae-Sophoreae, y la segunda con genisteína presente en algunas otras tribus. Tephrosieae es una tribu poco estudiada respecto a la presencia y naturaleza de metabolitos secundarios, al aumentar los estudios en este sentido permitirá fortalecer su ubicación sistemática o reubicarla dentro del esquema de agrupación propuesto; sin embargo, la presencia de caracteres primitivos como los ya mencionados, y de otros, como la ausencia de PHA específicas, su distribución tropical y la forma de vida predominantemente arbórea, la ubican dentro de este complejo primitivo. Respecto a la tribu Genisteae, es muy heterogénea en cuanto a los caracteres estudiados, como los ya mencionados, la infección por *Rhizobium lupini* que también infecta a miembros de la tribu Coronilleae, la presencia de β -sitosterol como derivado de triterpenoides, distribución más o menos regular de canavanina, quercitina (flavonoles, flavonoides), isoquilitigorina (chalconas, flavonoides), presencia de alcaloides no identificados, quinolizidina, y derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir; sin embargo, sus características citológicas y nodulares permiten ubicarla inicialmente en este complejo primitivo, aunque por el estudio del metabolismo secundario existen caracteres que la relacionan con el linaje Galegoide. Su distribución geográfica es muy heterogénea, principalmente en regiones mediterráneas de Europa, N de América, montañas de Sudamérica y ocasionalmente en África, sin embargo, su forma de vida predominantemente arbórea y herbácea podría relacionarla con linajes primitivos.

Complejo B. Formado por Robinieae, que es una tribu cuyo número básico de cromosomas, 10, grado de aneuploidía, 8, y la carencia de poliploidía, la relacionan con la tribu Tephrosieae, pero el tipo de nódulos, astragaloides dentro del grupo dimórfico, la ubican como un complejo más antiguo que el anterior.

Al igual que Genisteae contiene β -sitosterol como derivado de triterpenoides (Fig. 9). La presencia de kaempferol (flavonoles, flavonoides), ausencia de derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir (alcaloides), la relacionan en cierto modo con la tribu Loteae (Fig. 10), aunque se requieren más estudios para definir el grado de esta supuesta relación. Presenta ácido o-cumarínico (compuestos fenólicos, terpenoides) y kaempferol (flavonoles, flavonoides) al igual que Sophoreae, y una proporción de galactomananos, 33:66, con un grado intermedio de derivación. Su distribución geográfica tropical al W. y S. de

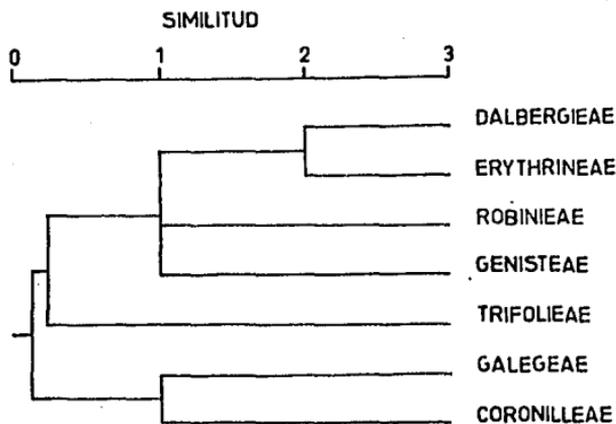


Fig. 9. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de terpenoides (compuestos fenólicos y triterpenoides).

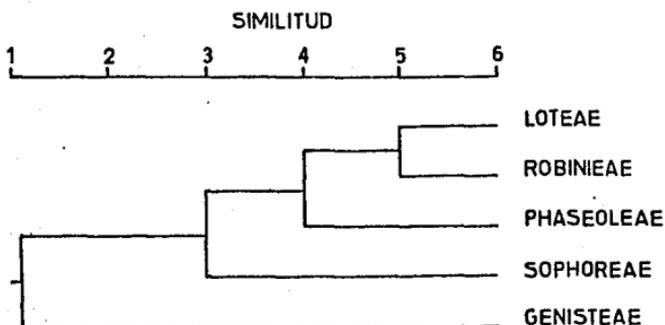


Fig. 10. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de triterpenoides, flavonoles y alcaloides.

América Central, y templada en Norteamérica y Argentina, su forma de vida predominantemente arbórea y arbustiva, y algunos de los caracteres anteriormente mencionados, como la morfología nodular, permiten establecer la relación propuesta con los demás integrantes de este grupo, aunque con un cierto grado de incertidumbre.

c) Grupo III. Complejo A. Formado por tres tribus muy relacionadas entre sí, que comprenden a la misma supertribu Dalbergia, estas son: Abreae, Dalbergieae y Phaseoleae, las cuales son más avanzadas que las que integran a los grupos I y II de este linaje. Su número básico de cromosomas es igual a 11, con el mayor grado de aneuploidía en Phaseoleae, 5, luego en Dalbergieae, 4, y Abreae, 3; carecen de poliploidía. En las tres tribus se desarrolla la misma morfología nodular, que corresponde a nódulos desmodioides dentro del grupo dimórfico; por ello se encuentran muy relacionadas con los grupos I y II.

Las tribus Dalbergieae y Phaseoleae presentan canavanina distribuida irregularmente entre los géneros que las conforman (Fig. 11); carecen de derivados de alcaloides como los no identificados y derivados de Fen y Tir, aunque algunos géneros de Dalbergieae presentan quinolizidina (Fig. 12). La relación entre Abreae y Phaseoleae se ve reforzada en estudios seriológicos del material proteico de las semillas (Fig. 13); el incluir semillas de diferentes géneros de la tribu Dalbergieae en estos ensayos permitirá determinar con mayor claridad el grado de relación entre ellas. Abreae y Dalbergieae carecen de PHA específicas, a diferencia de Phaseoleae que las presenta, lo cual las ubica tentativamente en la base del complejo; además, como parámetro de apoyo, Dalbergieae contiene grandes cantidades de aceites e insaturación de éstos, los cuales son caracteres primitivos, y Phaseoleae bajas cantidades como carácter avanzado. Abreae es una tribu poco estudiada respecto al metabolismo secundario, sin embargo, en Dalbergieae y Phaseoleae se han realizado un mayor número de estudios. Dalbergieae contiene β -sitosterol (triterpenoides, terpenoides), orobol, derivados 6-hidroxil y genisteína (isoflavonas, flavonoides), los cuales la relacionan con el complejo A del grupo I de este linaje (Fig. 14); ácido o-cumarínico (compuestos fenólicos, terpenoides) relativamente común entre linajes avanzados, al igual que la isoquilitigerina (chalconas, flavonoides). Phaseoleae, por su parte, contiene quercitina y kaempferol (flavonoles, flavonoides) como un estado intermedio de derivación; contiene buteína e isiquilitigerina (chalconas, flavonoides) al igual que Dalbergieae y que algunas tribus avanzadas del linaje Galegoide; contiene como tipos de galactósidos rafinosa y estaquiosa, como estados intermedios.

La distribución geográfica general de este grupo es tropical a subtropical, y la forma de vida oscila de arbórea a arbustiva.

De las evidencias anteriores se puede afirmar que estas tribus forman un grupo compacto, donde Abreae y Dalbergieae son las tribus más primitivas, y Phaseoleae, además de ser la más derivada de las tres, es una tribu de transición con otros

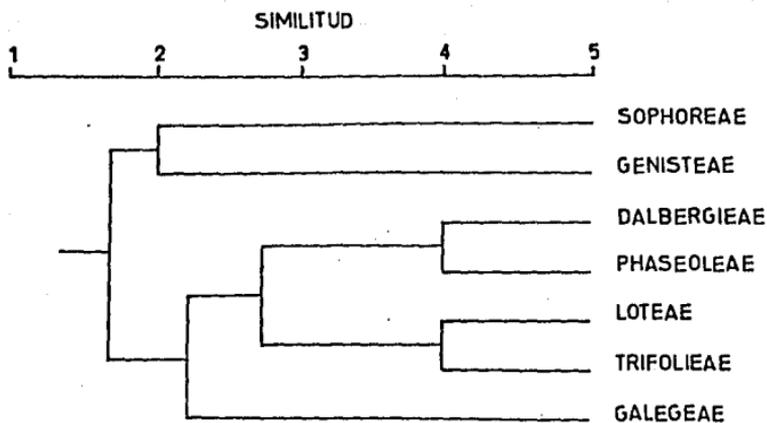


Fig. 11. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de triterpenoides, alcaloides y canavanina.

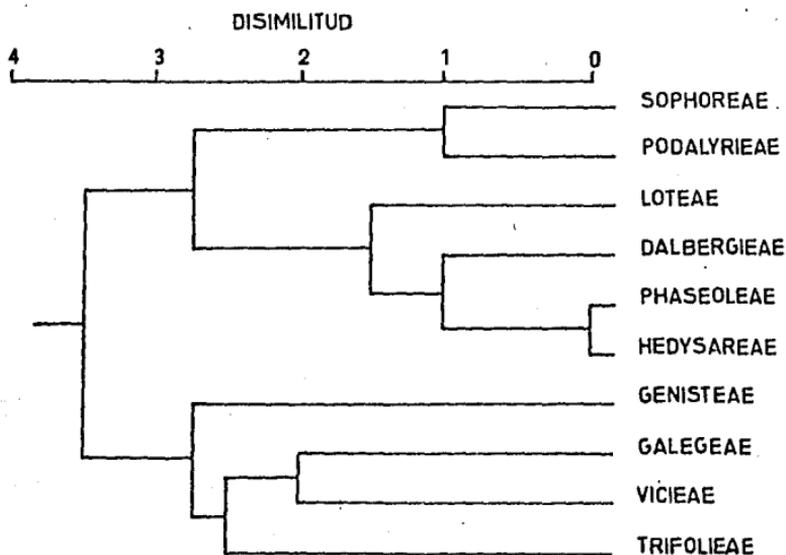


Fig. 12. Fenograma que representa el grado de disimilitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de alcaloides y canavanina.

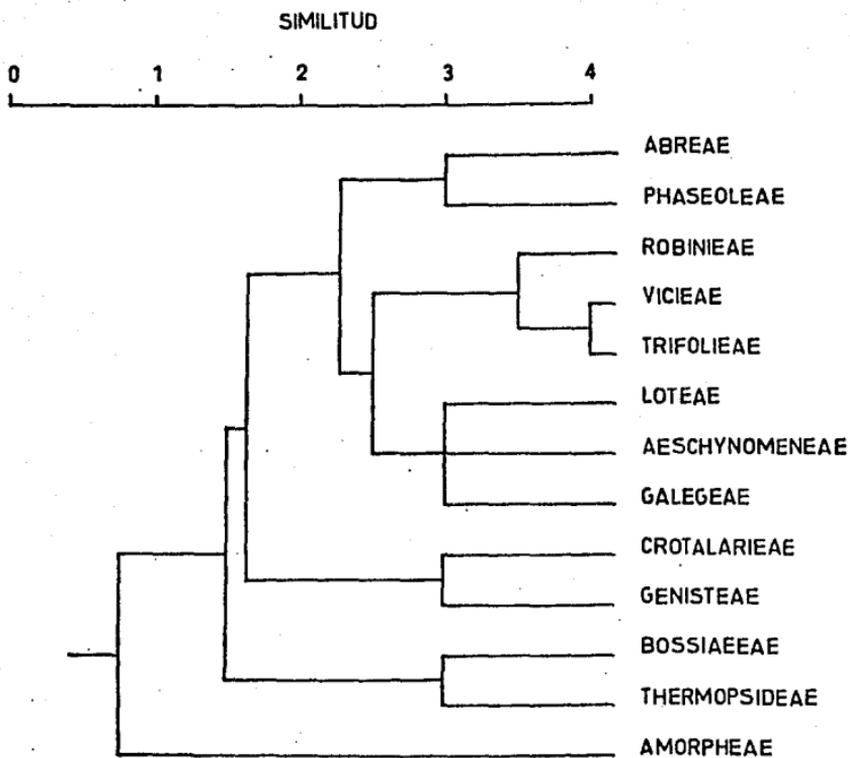


Fig. 13. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio serológico de material protéico de las semillas.

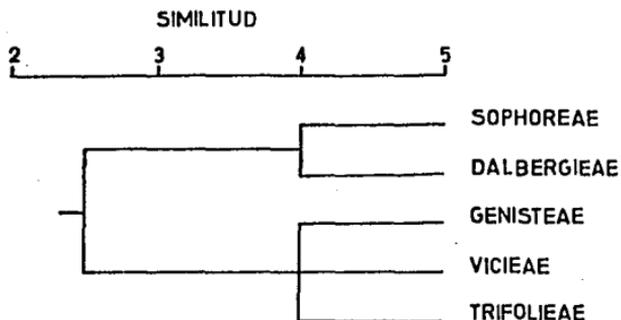


Fig. 14. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de isoflavonas, alcaloides y canavanina.

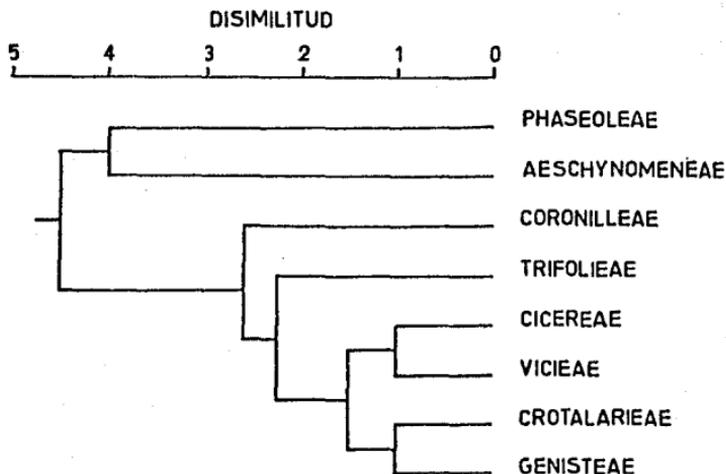


Fig. 15. Fenograma que representa el grado de disimilitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de la morfología nodular, fitohemaglutininas y los grupos de inoculación cruzada.

grupos, probablemente con el grupo I o III del linaje Lotoideae.
 Linaje Lotoide.

Este linaje está integrado básicamente por las tribus Aeschynomeneae y Adesmieae, grupo II, más dos tribus anexas, Loteae, grupo III, y Erythrineae, grupo I. El número básico de cromosomas va de 7 a 12, donde Aeschynomeneae y Adesmieae presentan el mismo número, 10, con un grado de aneuploidía de 5 y 4, y de poliploidía de 6 y 0, respectivamente. Por su parte, Erythrineae y Loteae presentan un grado de aneuploidía de 5 y 7, y de poliploidía de 7 y 0, respectivamente. La morfología nodular es del tipo no ramificado, que comprende a nódulos aesquynomenoides, en Aeschynomeneae y Adesmieae, mucunoides en Erythrineae, y desmodioides en Loteae. Aeschynomeneae es infectado por *Rhizobium* sp., el cual nodula igualmente a miembros de las tribus Phaseoleae (linaje Soforoide, grupo III) y Crotalarieae (linaje Galegoide, grupo I, complejo B), lo que apoya la posición intermedia de este linaje, aunque se requieren un mayor número de estudios al respecto para apoyar esta aseveración.

Estas cuatro tribus se han estudiado muy irregularmente respecto al metabolismo secundario, sin embargo, es posible realizar algunas comparaciones. Erythrineae contiene β -sitosterol (triterpenoides, terpenoides) relativamente abundante en linajes primitivos, como el Soforoide; floroglucinol (compuestos fenólicos, terpenoides) al igual que Dalbergieae (linaje Soforoide, grupo III), alcaloides no identificados y derivados de alquil-aminas, y rafinosa (galactósidos) en relación con linajes avanzados, como el Galegoide. En cambio, Loteae contiene caracteres relacionados más bien con linajes avanzados como la presencia de soyasapogenol (triterpenoides, terpenoides) al igual que Trifolieae (linaje Galegoide, grupo I, complejo B), presencia regular de canavanina, bajo contenido de aceites y un alto grado de insaturación en ellos, y una alta proporción de galactomananos, 45:54. Serológicamente, ambas tribus se encuentran muy relacionadas (Fig. 13) formando el linaje Lotoide.

La distribución geográfica de este linaje abarca de regiones tropicales y subtropicales, para Erythrineae y Aeschynomeneae, a regiones templadas y frías ubicadas en Africa, Australia y Sudamérica, para Adesmieae y Loteae. La forma de vida predominante va de arbustos o subarbustos, en Erythrineae y Aeschynomeneae, a hierbas o arbustos pequeños, en Adesmieae y Loteae.

De las características enunciadas se puede formar este linaje integrado tentativamente por las cuatro tribus, de las cuales Aeschynomeneae y Adesmieae son las más relacionadas, Erythrineae (considerado por algunos autores dentro de Phaseoleae) quien presenta el mayor número de caracteres primitivos por lo que se lo considera la tribu ancestral del linaje, y Loteae un grupo de transición, presumiblemente entre el linaje Lotoide y el Galegoide.

Linaje Galegoide.

a) Grupo 1. Complejo A. Este complejo está formado por tres supertribus, la primera (Indigofera) que comprende a las tribus Indigoferaceae, Hedysareae y Amorpheae, la segunda (Podalyria) que comprende a Podalyriaceae, Lipariaceae y Thermopsidoaceae, y la tercera (Coronilla) a Coronilleae como un anexo ancestral para las supertribus anteriores.

Dentro de la primer supertribu, el número básico de cromosomas es de 8 para Indigoferaceae y Hedysareae, y 10 para Amorpheae, lo cual la ubica como la tribu más primitiva de las tres; el grado de aneuploidía es de 7 para las tres tribus, y carecen de fenómenos de poliploidía. La morfología nodular típica corresponde a nódulos astragaloides ramificados, los cuales son el estado más primitivo dentro de los diferentes valores de derivación, sin tomar en cuenta al grupo dimórfico.

Respecto al metabolismo secundario, estas tribus han sido muy poco estudiadas, lo que impide utilizar estos parámetros como punto de apoyo para las relaciones propuestas. Sin embargo, con base en el número básico de cromosomas, Indigoferaceae y Hedysareae se encuentran más relacionadas entre sí que con la tribu ancestral Amorpheae.

La distribución geográfica abarca de regiones tropicales en Africa, Sudáfrica, Madagascar y Asia, para Indigoferaceae, a regiones templadas en Eurasia, Africa, Norteamérica y el Mundo Nuevo en general, para Hedysareae y Amorpheae. La forma de vida predominante va de árboles pequeños y arbustos, para Amorpheae, a hierbas y arbustos o subarbustos, para Indigoferaceae y Hedysareae. Este último parámetro permite apoyar la aseveración anterior referente a la posición ancestral de la tribu Amorpheae dentro del grupo, pero en cambio, la explicación del patrón de distribución geográfica es complicado, si se acepta la tendencia a colonizar regiones templadas a partir de regiones tropicales, por lo que se requieren un gran número de estudios de naturaleza diversa para apoyar y/o esclarecer estas relaciones.

Por otro lado, dentro de la segunda supertribu, el número básico de cromosomas corresponde a 9 para Podalyriaceae y Lipariaceae, y 10 para Thermopsidoaceae, lo cual plantea una situación similar a la de la supertribu anterior, donde, con base en este carácter, esta tribu corresponde al estado ancestral de las dos primeras. El grado de aneuploidía es de 5 para las tres tribus, y carecen de fenómenos de poliploidía. La morfología nodular es típicamente ramificada con nódulos astragaloides, al igual que la supertribu anterior.

El metabolismo secundario también ha sido muy poco estudiado, por lo que es muy difícil apoyar las relaciones propuestas con base en estos caracteres. Sin embargo, por estudios serológicos realizados con material proteico de las semillas (Fig. 13) es posible establecer la relación cercana entre la tribu Thermopsidoaceae y la Bossiaceae, además de la relación con Amorpheae, como linajes ancestrales del linaje Galegoide. Dada la escasez de datos a este respecto, se considerará a la tribu

Thermopsidaeae como representante de esta supertribu para establecer algunas inferencias de relación con otras tribus. Contiene como derivados de isoflavonas (flavonoides) orobol y 6-hidroxiol, que la relacionan con grupos primitivos del linaje Soforoide, y quercitina (flavonoles, flavonoides), alcaloides no identificados, quinolizidina y derivados de alquil-aminas (alcaloides), que la relacionan con complejos avanzados dentro de este linaje Galegoide.

La distribución geográfica de esta supertribu abarca de regiones templadas del Hemisferio Norte, para Thermopsidaeae, a regiones restringidas en Sudáfrica, particularmente en la Región del Cabo, para Podalyrieae y Liparieae. La forma de vida predominante es arbustiva para las tres tribus. Con base en estos dos últimos caracteres es posible plantear el origen de este grupo en regiones templadas con una migración posterior hacia el Sur de Africa, quedando aisladas en la Región del Cabo las dos primeras tribus.

Referente a la supertribu anexa ancestral de este complejo, Coronilla que contiene a la tribu Coronilleae, su número básico de cromosomas es de 7, con un grado de aneuploidía de 8 y sin fenómenos de poliploidía. Estas evidencias cromosómicas, particularmente el grado de aneuploidía, no corresponden con el planteamiento de su posición como la supertribu ancestral de este complejo, ya que el carácter presenta un estado de derivación mayor que las supertribus más avanzadas, sin embargo, con base en el número básico de cromosomas es posible plantear la existencia de eventos de poliploidía que generan números básicos de cromosomas mayores en las otras dos supertribus más avanzadas. Respecto a la morfología nodular, esta tribu presenta nódulos ramificados astragaloides, al igual que las demás tribus de este complejo. Presenta algunas características que la ubican en una posición intermedia entre grupos primitivos y avanzados, lo cual se puede apreciar claramente en estudios microbiológicos de inoculación cruzada (Fig. 15), y muy relacionada con el ancestro Galegoide de este linaje por medio de estudios de terpenoides (Fig. 9). Esta tribu ha sido escasamente estudiada respecto al metabolismo secundario, y el incrementar estos estudios puede permitir apoyar las relaciones propuestas.

Esta tribu se distribuye en regiones mediterráneas de Europa, W de Asia, NE de Africa y Sudamérica; la forma de vida predominante es herbácea o arbustiva.

Complejo B. Constituido por la supertribu Vicia, que comprende a las tribus Cicereae, Trifolieae, Viciae y Crotalarieae, que de acuerdo con el esquema planteado, las dos primeras se derivan de las segundas, seguramente a partir de un ancestro semejante a Viciae.

Dentro de las dos primeras tribus, el número básico de cromosomas es 8, con el mismo grado de aneuploidía, 7, y sin fenómenos de poliploidía. La morfología nodular corresponde a nódulos crotalaroides ramificados para ambas tribus.

El metabolismo secundario que relaciona a estas dos tribus

entre sí, además de los caracteres ya mencionados, corresponde al estudio de la presencia de triterpenoides (terpenoides), isoflavonoides (flavonoides) y alcaloides (Fig. 16), donde respecto al primer tipo, Trifolieae contiene soyasapogenol como carácter avanzado y Cicereae contiene β -sitosterol como carácter primitivo; respecto al segundo tipo, se presenta el caso inverso, ya que además de presentar genisteína y de carecer del derivado 6-hidroxil, Trifolieae presenta orobol como carácter primitivo; y dentro del tercer tipo, la ausencia de derivados de estos compuestos en Trifolieae muestran un estado primitivo respecto a Cicereae, la cual presenta quinolizidina y derivados de alquil-aminas. Al momento de evaluar en su conjunto estos tres caracteres se puede afirmar con cierto grado de confianza que Trifolieae es más primitiva que Cicereae (Fig. 16), lo que se apoya con datos de su distribución geográfica, en donde Trifolieae presenta un patrón de distribución mayor, en Eurasia, África, América y Australia, que Cicereae, la cual está restringida a algunas regiones de Turquía, Israel, E del Himalaya, Asia Central, Etiopía y Grecia. Además, la forma de vida de la primera, hierbas y arbustos, se encuentra en un grado de derivación menor que la segunda, en la cual únicamente se presentan formas herbáceas.

Mediante las evidencias anteriores es posible postular que Cicereae surgió de un ancestro semejante a Trifolieae, arbustivo o herbáceo, ubicado en regiones de Eurasia y/o N de África, el cual por diversos eventos de aislamiento dió lugar a la tribu Cicereae.

Por otro lado, dentro del segundo par de tribus de esta supertribu, Viciaeae y Crotalarieae, el número básico de cromosomas es de 7 para la primera, y de 9 para la segunda; el grado de aneuploidía es de 7 para ambas, y carecen de fenómenos de poliploidía, aunque dentro de Crotalarieae el número máximo de cromosomas es mayor, 14, que en Viciaeae, 7. La morfología nodular típica, al igual que en el grupo anterior, corresponde a nódulos ramificados de tipo crotalaroide, lo cual las relaciona entre sí y con el par de tribus anteriores. Sin embargo, mediante estudios serológicos (Fig. 13) se puede apreciar que Viciaeae se encuentra más relacionada con el par Trifolieae-Cicereae, que Crotalarieae, la que podría ser relativamente independiente de estas tres tribus; esto mismo se observa en estudios con grupos de inoculación cruzada (Fig. 15), aunque Crotalarieae es nodulado por *Rhizobium* sp., un grupo muy promiscuo primitivo, a diferencia de Viciaeae a quien nodula *Rh. leguminosarum* al igual que a especies de la tribu Cicereae.

Respecto al metabolismo secundario, es difícil establecer comparaciones entre estas dos tribus debido a la escasez de datos, sin embargo, es posible esclarecer las relaciones por separado de cada una de ellas con otras tribus de grupos diferentes. Por ejemplo, mediante el estudio de canavanina, isoflavonas (flavonoides) y de alcaloides (Fig. 14), se ratifica la relación cercana entre Viciaeae y Trifolieae, dentro del linaje

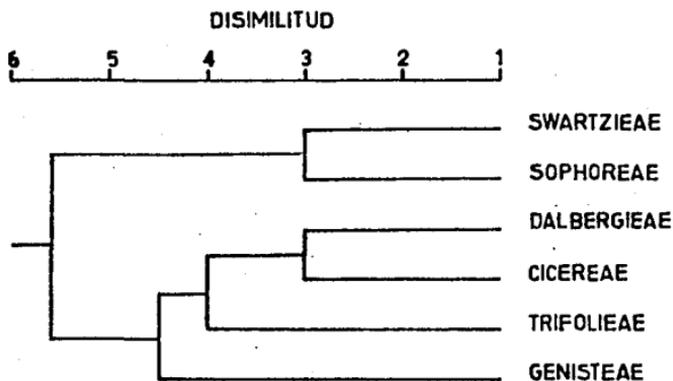


Fig. 16. Fenograma que representa el grado de disimilitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) con base en el estudio de triterpenoides, isoflavonoides y alcaloides.

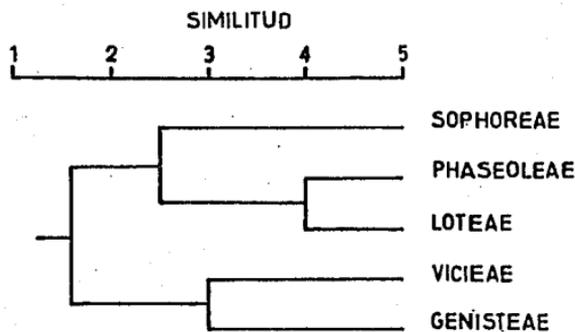


Fig. 17. Fenograma que representa el grado de similitud entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (leguminosae) con base en el estudio de flavonoles, alcaloides y canavanina.

Galegoide, bien diferenciado del Soforoide; esto mismo se apoya por estudios de canavanina, flavonoles (flavonoides) y de alcaloides (Fig. 17), al reiterar la naturaleza independiente de este linaje Galegoide. Vicieae contiene algunos compuestos con escaso estado de derivación y que permiten ubicarla en la base del par Trifolieae-Cicereae, como son la presencia en algunos géneros de canavanina, orobol (isoflavonas, flavonoides), kaempferol (flavonoles, flavonoides), isoquilitigerina (chalconas, flavonoides), ácido o-cumarínico y arbutina (compuestos fenólicos, terpenoides); la presencia de derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir (alcaloides), y la baja cantidad de aceites con un alto grado de insaturación, son algunos caracteres avanzados que la ubican dentro de este linaje. Por su parte, Crotalariaeae contiene proporciones intermedias de galactomananos, 27:71, como carácter poco primitivo, y alcaloides no identificados como carácter avanzado; de ello, y de las evidencias anteriores, es factible postular que Crotalariaeae es más o menos independiente de Vicieae, y que esta última es una tribu ancestral que probablemente originó al par Trifolieae-Cicereae.

La distribución geográfica de estas tribus, básicamente es en regiones templadas de Africa, India, Australia y Sudamérica. La forma de vida herbácea que presenta Vicieae la relaciona con el par anterior, y la arbustiva o herbácea de Crotalariaeae establece la relación relativa con Viciaceae, pero además, confirma su cierta independencia.

b) Grupo II. Complejo A. Anexas al grupo I, e incluidas dentro del linaje Galegoide, se encuentran dos tribus que constituyen a este complejo ancestral, formado por Galegeae y Mirbelieae, de las cuales en la primera se encuentran los caracteres ancestrales hipotéticos de los dos grupos, y la segunda corresponde a una tribu derivada de la primera de manera independiente. Por esta razón se tratarán por separado.

La tribu Galegeae contiene un número básico de cromosomas de 8, con un grado de aneuploidía de 7 y de poliploidía de 2, lo que sostiene su posición como ancestro en este linaje. Además, apoyando esto, la morfología nodular es ramificada del tipo primitivo astragaloides.

Como caracteres primitivos carece de PHA específicas; de estudios de la presencia de canavanina, triterpenoides (terpenoides) y alcaloides (Fig. 11), se aprecia su posición ancestral dentro del linaje, además de su relación con grupos más primitivos como son los que pertenecen al linaje Lotoide (Fig. 13) mediante estudios serológicos, y a la supertribu ancestral Coronilla (complejo A, grupo I, de este linaje) (Fig. 9), por estudios de terpenoides. Como caracteres avanzados, que la ubican dentro de este linaje, se pueden considerar la presencia de ácido o-cumarínico (compuestos fenólicos, terpenoides), ácido glicirrético (triterpenoides, terpenoides), presencia de canavanina, isoquilitigerina y buteína (chalconas, flavonoides), derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir, y quinolizidina

(alcaloides), además de la presencia de estaquiosos (galactósidos), contenido bajo de aceites con alto grado de insaturación, y una proporción alta de galactomananos, 42:56.

Su distribución geográfica abarca a Eurasia, Norteamérica, regiones templadas de Sudáfrica, Australia y Sudamérica; la forma de vida predominante es herbácea o arbustiva. Estas características apoyan su posición ancestral dentro del linaje.

La segunda y última tribu, *Mirbelieae*, presenta un número básico de cromosomas de 9, con un grado de aneuploidía de 7 y de poliploidía de 2. La morfología nodular corresponde a nódulos ramificados del tipo astragaloides, que aunado con los caracteres anteriores la relacionan intrínsecamente con la tribu *Galegeae*.

Esta tribu prácticamente no se ha estudiado desde el punto de vista del metabolismo secundario, por lo que no es posible establecer o apoyar sus relaciones con otras tribus.

Sin embargo, por medio de las evidencias anteriores y de la distribución geográfica se puede plantear que es una tribu que divergió a partir de *Galegeae* en el continente Australiano, para el cual se restringe su distribución. Su forma de vida corresponde a arbustos o subarbustos y hierbas.

Análisis Bivariante del Porcentaje de Derivación.

Se obtuvieron una serie de gráficas en las cuales se evaluaron los diferentes caracteres utilizados para establecer las relaciones entre las tribus del presente trabajo, sin embargo, debido a la irregularidad en los estudios del metabolismo secundario para las tribus que se tomaron en cuenta, la mayoría de estas gráficas fueron de poca utilidad. A pesar de ello, como resultado del análisis de los caracteres mejor estudiados, como son el número básico de cromosomas y la morfología nodular, se obtuvieron evidencias de apoyo para algunas de las relaciones y jerarquizaciones propuestas.

En primer lugar, en la figura 18 se puede apreciar claramente la independencia de cada uno de los tres linajes y el grado de homogeneidad de cada uno de ellos, además de las relaciones entre los niveles inferiores como son grupos, complejos y supertribus. En la posición inferior de las constelaciones obtenidas se encuentra el linaje *Soforoide*, dentro del cual las tribus *Swartzieae* y *Sophoreae*, complejo A del grupo I, forman una agrupación compacta, como la más primitiva dentro de la subfamilia. Muy relacionada con ellas está *Genisteae*, complejo A del grupo II, y ello se puede deber a que presenta una serie de caracteres primitivos que la colocan en esta relación, pero además presenta otros avanzados que la relacionan con otros linajes menos primitivos, situación que se discutió en la sección anterior. Otra agrupación más o menos compacta es la que forman las tribus *Abreae*, *Dalbergieae* y *Phaseoleae*, complejo A del grupo III, cuya posición dentro de la constelación de este linaje apoya la relación intrínseca que se observa en el fenograma (Fig. 8), y el mayor grado de derivación respecto al grupo I primitivo;

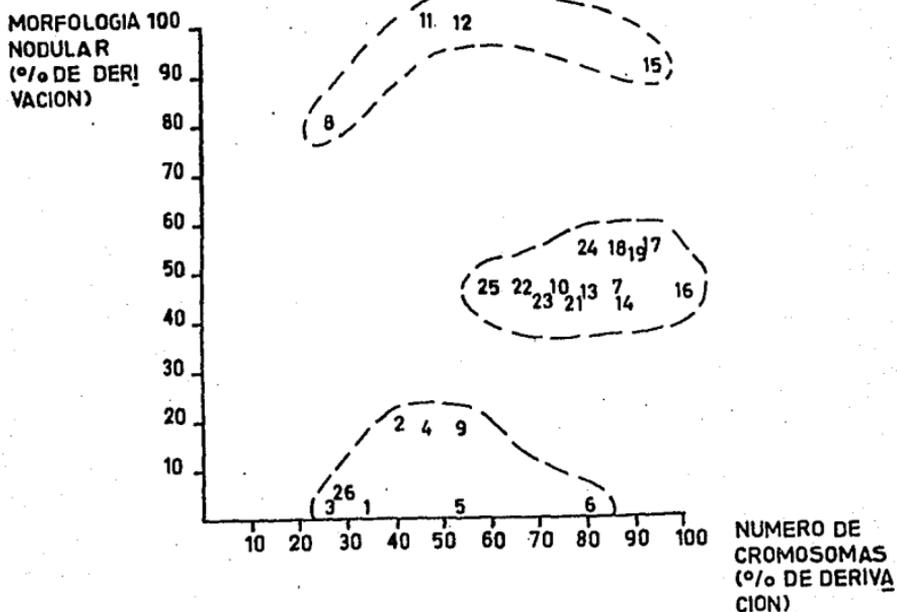


Fig. 18. Agrupación en constelaciones de las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) por medio del análisis bivariante del porcentaje de derivación de la morfología nodular y el número de cromosomas. Los números representan la clave para cada tribu (ver Tablas II y III, y Apéndice A).

además, por la posición en la que se encuentran Abreae y Dalbergiaceae, se apoya la idea que postula que estas tribus son más primitivas que Phaseoleae, ya que se encuentran a menor distancia del grupo I, lo que las ubica en la base del complejo A de este grupo II.

La constelación que contiene a las tribus del linaje Lotoideae muestra la asociación cercana de Aeschynomeneae y Adesmieae, que forman el complejo A del grupo II, como se aprecia en la figura 8, y con los estados de derivación mayores dentro del linaje, comparados con Erythrineae y Loteae que forman complejos independientes, dentro de los grupos I y III respectivamente.

La tercer constelación que corresponde al linaje Galegoide es la más compacta de las tres y agrupa de manera más o menos regular a las tribus que la constituyen de acuerdo con las agrupaciones propuestas. Una de las relaciones más evidentes es la de Galegeae y Mirbelieae, muy relacionadas con el ancestro del linaje, y su cercanía con las tribus del complejo A del grupo I, las cuales son más primitivas que las del complejo B de este mismo grupo. Otras dos agrupaciones muy evidentes son las que corresponden a las tribus Podalyrieae, Liparieae y Thermopsidaeae (supertribu Podalyria, complejo A, grupo I), y Cicoreae, Trifolieae, Viciae y Crotalarieae (supertribu Vicia, complejo B, grupo I), las primeras más cercanas que las segundas a Galegeae y Mirbelieae (complejo A, grupo II), lo cual apoya lo postulado anteriormente.

Además, de la figura 19 se pueden obtener evidencias para apoyar las relaciones postuladas referentes a los grupos probables de transición entre diferentes niveles de organización. Por ejemplo, dentro del linaje Soforoide, Tephrosieae que pertenece al grupo II, es la tribu en la posición más cercana a los integrantes del grupo III de este mismo linaje, lo cual sugiere que el ancestro de este último grupo estuvo muy relacionado con esta tribu y/o Abreae o Dalbergiaceae.

Erythrineae es la tribu del linaje Lotoide que se encuentra en posición más cercana al Soforoide, particularmente al grupo III de este último. Dada la relación estrecha entre esta tribu y Phaseoleae, es factible el postular que el punto de transición entre ambos linajes se encontró en una tribu ancestral con características comunes a las dos tribus. En cambio, en el otro extremo de esta constelación se encuentra la tribu Loteae, cuya posición es muy cercana a la formada por los integrantes del linaje Galegoide, y que con base en esta relación y en las características de esta tribu, y de las que forman el grupo II ancestral del último linaje, discutidas en la sección anterior, también es factible el postular que el grupo ancestral de transición entre los dos linajes presentó características semejantes a las de Lotoae y Galegeae.

Con base en esta misma figura y tomando en cuenta los patrones de distribución geográfica y forma de vida, es factible proponer de manera general las tendencias de dispersión y

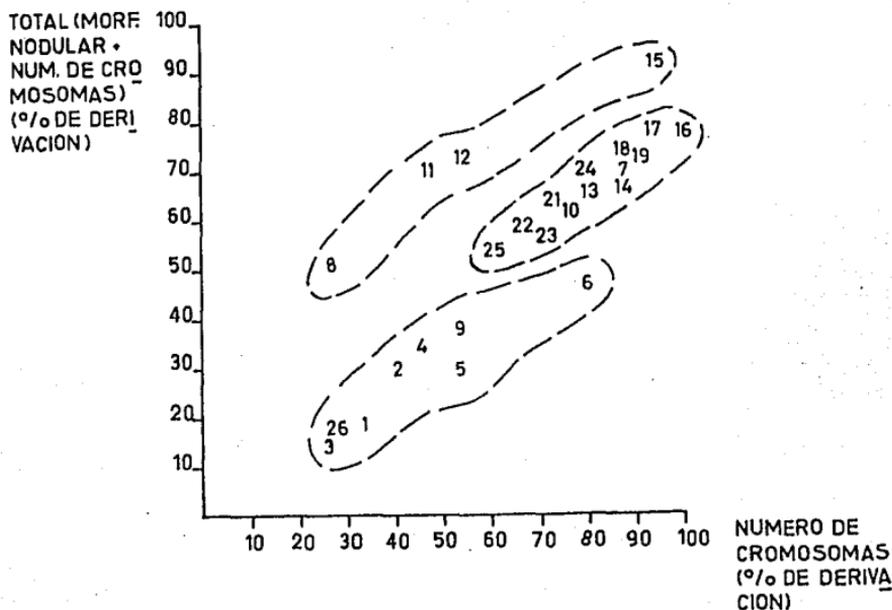


Fig. 19. Agrupación en constelaciones de las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae) por medio del análisis bivariante del porcentaje de derivación del total (morfología nodular más número de cromosomas) contra el mismo número de cromosomas. Los números representan la clave para cada tribu (ver Tablas II y III, y Apéndice A).

modificación morfológica que han sufrido las tribus estudiadas a través del tiempo. Inicialmente, la subfamilia surge en regiones tropicales con una forma de vida arbórea, lo cual tiene como evidencia la presencia de estas características en los grupos más primitivos del linaje Soforoide; dentro de este último, por un lado, se conserva el estado ancestral en las tribus Swartzieae, Sophoreae y Tephrosieae, y por otro, se presenta una radiación hacia regiones tropicales, subtropicales y templadas de lo que ahora es Centro y Sudamérica por parte de Robinieae, y con una mayor diversificación por parte de Abreae, Dalbergieae y Phaseoleae a regiones tropicales y subtropicales en gran parte del Globo, con una tendencia a la disminución en la talla de la forma de vida, es decir, a arbustos o hierbas. Es a partir de este estado, del cual surgen las tribus del linaje Lotoide, que tienden a colonizar regiones cálido-templadas y mediterráneas de los continentes Americano, Euroasiático, Africano y Australiano, cuando todavía formaban la Pangea, hace 200 millones de años o más, manteniendo una forma de vida arbustiva y herbácea.

El último linaje, Galegoide, aparentemente surgió en climas templados de la misma Pangea, y a través del tiempo es uno de los que ha sufrido la mayor radiación, manteniendo la forma de vida predominantemente arbustiva, con hierbas en algunas de las tribus, y quedando algunas otras aisladas en regiones bien definidas como el caso de Podalyrieae y Liparicac en el Sur de África a partir de un ancestro semejante a Thermopsidoac, y Mirbelieae exclusiva de Australia, a partir de un ancestro semejante a Galegeac.

Patrones de Evolución de los Metabolitos Secundarios.

A continuación se presenta una descripción general de los patrones de evolución de los metabolitos secundarios considerados en el presente trabajo. Sin embargo, cabe hacer notar que dicha descripción es altamente especulativa debido a la carencia de conocimientos sobre las rutas biosintéticas y el papel ecológico que juegan estos compuestos en el desempeño de los vegetales en cuestión. La base fundamental consiste en la presencia o ausencia de uno u otro metabolito en grupos primitivos o avanzados, y la falta de datos referentes a los parámetros anteriores que no permiten determinar estados de convergencia o divergencia, además de las ventajas adaptativas que le otorgan al vegetal frente a ciertas condiciones ambientales, y paralelamente con ellas establecer su importancia en la evolución del grupo.

a) Alcaloides. La quinolizidina es un alcaloide frecuentemente presente en tribus que pertenecen a estados primitivos dentro de diversos linajes por ejemplo se encuentra en Sophoreae y Genisteae, y en Dalbergieae (grupos I, II y III, respectivamente), que pertenecen al linaje Soforoide, las cuales corresponden a estados primitivos dentro de sus grupos correspondientes; además, se le encuentra en Galegeac, una tribu

muy relacionada con el ancestro del linaje Galegoide, y dentro de este último en Podalyriaceae y Thermopsidaeae que pertenecen a estados primitivos del complejo A de este linaje. Esta distribución sugiere que la capacidad de síntesis de este alcaloide surgió en el momento en el cual la subfamilia Papilionoideae se diferenció de las dos subfamilias restantes de la familia Leguminosae, ya que es un compuesto exclusivo de esta subfamilia, a partir de un acervo génico ancestral común.

La exclusividad de este alcaloide en la subfamilia Papilionoideae, lo ubica como un trazador filogenético muy importante para definir las relaciones y la evolución dentro del grupo, aún en niveles taxonómicos inferiores (subtribu, género y especie), por lo que el realizar un mayor número de estudios en los que se detecte la presencia, el tipo de estructura, los mecanismos enzimáticos que lo generan, las ventajas adaptativas que otorgan al vegetal y su integración ecológica, de manera comparativa, pueden arrojar resultados de suma importancia que contribuyan, junto con otros caracteres, a definir la filogenia de la subfamilia.

El segundo tipo de alcaloides, los derivados de Fen y Tir, se presentan en tribus de transición como un carácter de derivación media, tal es el caso de Amorphaeae en posición ancestral dentro de la supertribu Indigofera, y Vicioae en la supertribu Vicia, dentro del linaje Galegoide. Además, se presenta en Genisteae y Galegeae, dos tribus con radiación geográfica más o menos amplia, y relacionadas con estados primitivos, lo que indicaría que la capacidad de síntesis pudo haber surgido de manera esporádica en algunos linajes ancestrales, y que esta capacidad se conservó en tribus derivadas y en otras se perdió, probablemente como consecuencia de determinadas condiciones del medio, ya que aquellos grupos que la presentan se localizan en regiones templadas.

Los derivados de alquil-aminas, el tercer tipo de alcaloides, presentan una condición semejante a los derivados de Fen y Tir, respecto a su presencia en tribus de transición como un estado de derivación intermedia. Igualmente, pudieron haber surgido en tribus de ubicación esporádica y conservarse en algunas y perdido en otras, como se puede apreciar de su presencia en Galegeae (linaje Galegoide), la cual heredó el carácter, por un lado a Thermopsidaeae en condición ancestral de la supertribu Podalyria, dentro de la cual Podalyriaceae y Liparieae perdieron la capacidad de síntesis; y por otro lado, la heredó a Vicioae, dentro de la supertribu Vicia, que a su vez la heredó a Trifolieae y se pierde en Cicereae. Además, se presenta en la tribu Erythrineae (linaje Lotoide), lo cual pudiera ser un reminisciente ancestral de su origen probable, el ancestro que dió lugar a la escisión de los linajes Soforoide y Lotoide, del Galegoide. Con base en lo anterior, y si la interpretación es la adecuada, es probable que haya surgido primero la capacidad de sintetizar alcaloides derivados de alquil-aminas que de Fen y Tir.

Por último, el cuarto grupo de alcaloides, los no

identificados, se presentan como una conjunción de los tres tipos anteriores, ya que, en primer lugar, se presentan en tribus primitivas como Sophoreae, Genisteae y Abreae del linaje Soforoide, y Erythrinae del Lotoide; y en segundo lugar, en tribus relativamente avanzadas, con respecto a las anteriores, como Podalyriae, Thermopsidae y Crotalariae del linaje Galegoide. De esta condición es factible postular un origen más o menos antiguo, probablemente igual que la quinolizidina, con el mantenimiento de este carácter en algunas tribus actuales y su pérdida en muchas otras más.

Por lo expuesto en los párrafos anteriores sería muy aventurado el determinar las tendencias evolutivas de estos alcaloides dentro de las Papilionoideae, sin embargo, con base en estas interpretaciones se puede apreciar que la capacidad de síntesis de estos compuestos, particularmente la quinolizidina, surgió con la subfamilia y que en eventos posteriores, con la aparición de los tres linajes que comprende, se presentaron los derivados de Fen y Tir y de alquil-aminas, que en caso de encontrarse en otras familias de plantas, lo serían como un fenómeno de convergencia.

b) Flavonoides. La primer clase de flavonoides, las antocianinas, se encuentran en la forma de diglucósidos más frecuentemente, generalmente en las tribus más avanzadas dentro de los diferentes linajes, principalmente en el Galegoide, en Hedysareae, Trifolieae, Viciae y en la tribu ancestral Galegeae, lo que sugiere que el carácter ya estaba presente al surgir este linaje. También se presenta en la tribu Phaseoleae, intermedia entre los linajes Soforoide y Lotoide, al igual que Erythrinae, lo cual pudiera remontar el origen de la capacidad para sintetizar estos compuestos a la época en la cual se diferenciaron los linajes Soforoide y Lotoide del Galegoide.

El segundo grupo corresponde a los flavonoles, que dentro de ellos se consideraron al kaempferol y a la quercitina, derivada del primero ya que estructuralmente presenta mayor complejidad, como lo es el contener grupos hidroxilo y glucósidos extras para lo que se requieren un mayor número de procesos metabólicos que involucran una mayor cantidad de enzimas. El kaempferol se presenta en tribus primitivas como Sophoreae y Loteae (linajes Soforoide y Lotoide, respectivamente), y como reminiscencia ancestral en Indigoferae (linaje Galegoide). Phaseoleae (linaje Soforoide) contiene tanto kaempferol como quercitina, lo cual apoya su posición intermedia entre los linajes Soforoide y Lotoide, además de ubicarla como una tribu de estudio muy interesante ya que en ella se podrían dilucidar los procesos enzimáticos que generan la síntesis de la quercitina como carácter avanzado, y los factores que indujeron este cambio. Por su parte, la quercitina se presenta en la tribu Thermopsidae del linaje Galegoide, lo que apoya su carácter derivado a partir del kaempferol. El origen de estos compuestos se puede ubicar en el de la subfamilia por presentarse en linajes antiguos, donde la tendencia ha sido en aumentar su complejidad a partir del

kaempferol hacia la quercitina.

Las chalconas, el tercer tipo de flavonoides, se encuentran presentes irregularmente en la subfamilia, aunque la isoquilitigerina es característica de ésta. Se considera que la buteína es una estructura derivada de la molécula anterior por presentar un grado mayor de hidroxilación. Se les encuentra en linajes primitivos como el Soforoide, en las tribus Dalbergieae y Phascolaeae, y en linajes avanzados como el Galegoide en Galegeae, Podalyrieae, Vicieae y Trifolieae. De ello se puede inferir que su origen se remonta a la divergencia entre los linajes Lotoide y Galegoide, y que pudo haber una tendencia hacia la síntesis paralela de ambos compuestos sin que alguno de los dos predominara, aunque se requieren más estudios al respecto para poder asegurar algo.

El cuarto grupo de flavonoides son las isoflavonas, características de esta subfamilia, y por lo tanto marcadores filogenéticos de mucha utilidad. Los tres tipos que se trataron en este trabajo son muy parecidos estructuralmente, y difieren en la posición de los grupos hidroxilo, lo cual debe depender del aparato enzimático o los precursores involucrados en la síntesis de cada uno de ellos, el estudiar este aspecto podría arrojar resultados que permitan establecer con mayor claridad la diferencia entre el estado primitivo y los derivados. Los compuestos 6-hidroxil se encuentran predominantemente en tribus primitivas como Swartziaeae, Sophoreae, Tephrosieae y Dalbergieae del linaje Soforoide, lo cual pudiera ubicarlos como el estado ancestral del que se derivaron al orobol y la genisteína, probablemente por rutas distintas a partir del mismo ancestro, lo que explicaría su presencia mixta en tribus avanzadas como Vicieae y Trifolieae, entre otras. Con base en ello su origen se remonta al origen de la subfamilia, y la tendencia ha sido hacia la síntesis de orobol y genisteína por rutas metabólicas divergentes a partir del mismo ancestro 6-hidroxil.

c) Terpenoides. El primer grupo corresponde a los compuestos fenólicos, que de acuerdo con el número de átomos de carbono que presenta su estructura, derivados a partir del isopreno (5C), los más primitivos por su simplicidad relativa, son el floroglucinol y la arbutina (6C), los estados intermedios, el ácido felúrico, la escopoletina, el ácido o-cumarínico y la umbeliferona (9C), y los más avanzados, la mangiferina (13C) y el bacakuol (18C). Los dos primeros se presentan en tribus relativamente primitivas como Dalbergieae y Erythrineae (linajes Soforoide y Lotoide, respectivamente), aunque los estados intermedios son los predominantes en estos linajes primitivos, particularmente el ácido felúrico y el ácido o-cumarínico, probablemente derivados del floroglucinol en la evolución temprana de estos compuestos, lo cual permitió la distribución amplia en las demás tribus, principalmente el ácido o-cumarínico, muy común en tribus avanzadas como Vicieae y Trifolieae, y Galegeae ancestro del linaje Galegoide. Los compuestos más derivados, el bacakuol y la mangiferina, únicamente se presentan en el linaje Galegoide a

partir de la tribu Galegeae. Por lo tanto, es factible postular que a partir de los compuestos ancestrales, probablemente semejantes al floroglucinol, surgieron los mediana y áltamente derivados en la época en que se consolida el grupo II del linaje Soforoide como tal, con una evolución rápida hacia las formas intermedias, y de ellas una evolución posterior hacia las más avanzadas.

El segundo grupo corresponde a los triterpenoides, que estructuralmente se encuentran muy relacionados entre sí, y con una amplia distribución entre los vegetales superiores. La swartziaenina y bayagenina son exclusivas de las tribus Swartzieae y Sophoreae del linaje Soforoide primitivo, lo cual aunado con lo anterior indica que la capacidad de síntesis de estos compuestos se encontraba presente antes de que surgiera la subfamilia, y probablemente la familia a la que pertenece ésta última. El β -sitosterol pudiera ser el ancestro del soyasapogenol, ya que éste, aunque presenta el número menor de átomos de carbono, estructuralmente es más complejo y en su síntesis se involucran ciertos procesos complejos de ciclización. El primero tiene una distribución mayor que el segundo, aunque se encuentra en tribus primitivas como Genisteae y Robinieae (linaje Soforoide), y en intermedias como Erythrinae (linaje Lotoide); la segunda se encuentra en tribus intermedias como Loteae (linaje Lotoide) y avanzadas como Trifolieae (linaje Galegoide). De ello es posible plantear que el β -sitosterol surgió cuando se definió el complejo D (grupo II) del linaje Soforoide, que por un lado se ha mantenido en otras tribus más avanzadas, y por otro dió lugar al soyasapogenol a partir del grupo III del linaje Lotoide para radiar posteriormente a tribus más avanzadas del linaje Galegoide.

d) Canavanina. Este aminoácido no proteico característico de las semillas de algunas tribus de las Papilionoideae, está ausente en las tribus más primitivas del linaje Soforoide, sin embargo, algunos géneros de otras tribus de este mismo linaje lo presentan, tal es el caso de Dalbergieae y Phaseoleae (grupo III), al igual que Loteae dentro del linaje Lotoide, y Hedysareae, Podalyrieae, Trifolieae, Viciae y Galegeae dentro del linaje Galegoide, lo que hace pensar que surgió en la época en la cual el grupo III del linaje Soforoide se integró como tal, y que a partir de él radió hacia los otros dos linajes por medio de sus tribus ancestrales, Loteae y Galegeae.

e) Contenido de Aceites y Galactomananos. Los reservorios energéticos principales con los que cuentan las semillas de las Leguminosas, son biomoléculas del tipo de los lípidos y los azúcares; dentro de éstos, los mejor estudiados son los aceites y su grado de insaturación, y la proporción de D-galactosa y D-manosa de galactomananos.

Con respecto a los primeros, los aceites, se puede observar una disminución más o menos marcada en el contenido de éstos, a partir de tribus primitivas a avanzadas, y de manera inversa, un incremento relativamente regular en el grado de insaturación de

éstos. Respecto a los galactomananos, se observa una disminución en la proporción de ellos, es decir, el cociente D-galactosa/D-manosa, donde en las tribus primitivas predomina la D-manosa sobre la D-galactosa; en las tribus más avanzadas se observa el caso contrario.

Estas cantidades de aceites y su grado de insaturación, y las proporciones dentro de los galactomananos, deben estar relacionadas estrechamente con el ambiente en el cual se desarrolla el vegetal, ya que depende de ellos principalmente la eficacia y rapidéz en la germinación de las semillas. El desarrollar estudios de tipo bioenergético relacionados con la ecología del vegetal podrían mostrar las ventajas que representa el poseer menor o mayor cantidad de aceites, con grados diferentes de insaturación, o diversas proporciones de galactomananos, por ejemplo en especies arbóreas de regiones tropicales, confrontadas contra herbáceas de regiones templadas.

IV. CONCLUSIONES.

El establecimiento de las relaciones actuales y la filogenia entre las tribus de la subfamilia Papilionoideae es un proceso complejo debido a la abundancia y diversidad del grupo. Sin embargo, el uso de caracteres seleccionados minuciosamente ha permitido conocer con mayor claridad dichas relaciones. Tal es el caso para los esquemas propuestos por Polhill (22) (Fig. 7) y Rembert (25) (no ilustrado), éste último basado en los patrones de tétradas de las megasporas. La comparación entre estos dos esquemas con el que se obtuvo en este trabajo (Fig. 8), basado en el número de cromosomas y la morfología nodular, presenta analogías de sumo interés, sobre todo en lo que se refiere a la identidad de las tribus ancestrales, para las que se verifica dicho estado, como son Swartzieae, Sophoreae, Tephrosieae y Galegoae. Además se confirman algunas relaciones entre otras tribus derivadas como son Swartzieae, Sophorae y Dalbergieae, Tephrosieae, Robinieae y Phaseoleae, todas ellas dentro del mismo linaje Soforoide, y Trifolieae, Cicereae y Vicieae dentro del Galegoide. A pesar de ello, la posición de otras tribus difiere en los tres esquemas mencionados, incluyendo su grado de relación y de primitivéz o derivación, para las cuales es necesario aumentar la profundidad en su estudio para poder definir claramente su posición.

Debido a lo anterior, se concluye que los caracteres utilizados en la elaboración del esquema de este trabajo son de utilidad taxonómica y sistemática a niveles supratribales, particularmente la morfología nodular la cual define a los tres linajes propuestos, el Soforoide, Lotoide y Galegoide. El estudio detallado de estas estructuras en diferentes niveles taxonómicos seguramente aumentará su valor como marcadores filogenéticos. Además, este esquema concuerda en alto grado con las tendencias de dispersión geográfica y modificación en la forma de vida propuestos para la subfamilia (Tabla III), lo cual aumenta su validez.

Respecto a este último punto, los patrones generales de dispersión, y la evolución del grupo, se ven fuertemente apoyados por las evidencias paleontológicas publicadas por Crepet y Taylor (6), para lo cual es posible postular con un alto grado de confianza que la subfamilia Papilionoideae ya se encontraba bien definida y diferenciada de las otras dos subfamilias en el límite entre el Paleoceno y el Eoceno, hace 53 a 54 millones de años, y que las Leguminosas probablemente se originaron durante el Cretácico Superior en la Gondwana, hace unos 70 millones de años, de la que radiaron de la manera ya descrita (Pág. 3 y Refs. 28 y 29) hasta la distribución actual.

Otra línea de evidencias que apoya estos postulados de origen y dispersión geográfica, son los resultantes del análisis bivariante del porcentaje de derivación de los caracteres utilizados (Figs. 18 y 19), los cuales muestran correspondencia entre las agrupaciones y las regiones de distribución de las

diversas tribus, de manera análoga a la interpretación hecha por Nowacki y Jaworski (19) para la evolución del género *Lupinus* por métodos serológicos, quienes diferencian claramente a las especies del Viejo y Nuevo Mundo.

Por otro lado, la determinación de la utilidad de los metabolitos secundarios como marcadores filogenéticos resultó ser bastante convincente en el apoyo al esquema general propuesto con anterioridad, ya que por medio de ellos fué posible dar mayor validez a ciertas relaciones críticas, como posiciones ancestrales o de transición. Sin embargo, en este sentido es imperante, dada su aplicabilidad, intensificar los estudios en este tipo de compuestos a diferentes niveles como son el bioquímico, fisiológico y ecológico, y poder seleccionar dadas sus características los mejores trazadores filogenéticos. En este sentido, el material proteico y genético debe ser quien aporte la mayor cantidad de información, además de ser el más convincente; Wolff (34) intentó establecer las relaciones dentro de esta subfamilia con base en patrones electroforéticos de albúminas de las semillas de diferentes especies, sin obtener resultados convincentes y aplicables, lo cual demuestra la necesidad de aumentar la profundidad en dichos estudios, inicialmente al seleccionar de manera adecuada al trazador filogenético, y posteriormente caracterizar exhaustivamente al sistema, si es posible a nivel de secuencias de aminoácidos o de nucleótidos, según sea el caso. De esta manera, al contar con un listado de caracteres, tanto morfológicos y ecológicos como bioquímicos, se podrán elaborar esquemas de relación que integren al mayor número de dichos caracteres, unos apoyando a otros, y que disminuyan el grado de subjetividad de las clasificaciones actuales, y permitan, como consecuencia, desarrollar relaciones de descendencia cada vez más coherentes.

V. APENDICES.

A. Construcción de Fenogramas.

Para establecer las relaciones fenéticas entre grupos de organismos es necesario comparar caracteres estudiados mediante valores numéricos que permitan asociar a estos grupos de acuerdo con su similitud (semejanzas) o disimilitud (diferencias). El procedimiento que permite realizar esto comprende a las técnicas de la taxonomía numérica, por el cual cada carácter estudiado tiene la misma importancia. A continuación se desglosa detalladamente el método (7, 23, 31) mediante el cual se elaboraron los diferentes fenogramas, tomando como ejemplo el que corresponde al estudio de triterpenoides, isoflavonoides y alcaloides (Fig. 16).

Inicialmente, se obtienen los valores de derivación de los caracteres para cada una de las tribus a estudiar, y se elabora una tabla que contiene dicha información, como se puede apreciar en la tabla IV que se obtuvo a partir de la tabla II. Los valores que ésta contiene permite hacer comparaciones entre todos los pares de tribus para establecer la primera semimatriz, la cual muestra todas las comparaciones posibles.

Esta primera semimatriz puede contener valores de similitud o disimilitud (Figs. 20 y 21), y ello depende de si en las comparaciones entre los pares de tribus se determinó el número de semejanzas o diferencias, respectivamente. Por ejemplo, las tribus 3 y 18 presentan 2 valores semejantes y 6 diferentes. Cada semimatriz debe contener únicamente valores de similitud o disimilitud, no es posible tener valores mixtos.

Ahora bien, los fenogramas resultantes del procedimiento de las semimatrices de similitud o disimilitud no son necesariamente iguales y pueden ser discordantes, por lo que se recomienda obtener los esquemas para ambos casos y descartar aquel que presente las asociaciones no esperadas y menos coherentes, y conservar el de mayor lógica. En el caso presente la semimatriz de disimilitud fué la que aportó los mejores resultados, por lo que la explicación se centrará en su procesamiento.

A partir de esta primera semimatriz de disimilitud (Fig. 21) se obtiene la primera asociación de pares de tribus, tomando en cuenta la distancia mínima o menor disimilitud y por lo tanto la mayor semejanza. En este caso, las tribus 1 y 3 presentan una distancia igual a 3, entre otros pares, y corresponden a la primera asociación, lo cual generará una semimatriz derivada.

Para la construcción de la primera semimatriz derivada (Fig. 22) el par de tribus asociadas, 1 y 3, se consideran como una unidad y su distancia con respecto a las demás tribus cambiará debido a que el valor nuevo es el resultado del promedio que una tribu determinada presente frente a los componentes del par ya formado. Por ejemplo, la tribu 19 tiene una distancia de 6 frente a la tribu 1, y de 5 frente a la tribu 3, luego el valor nuevo será $(6+5)/2=5.5$; la tribu 26 será $(7+6)/2=6.5$, etc. De esta manera, la primera semimatriz derivada contendrá una columna

Tabla IV. Estados de derivación de triterpenoides, isoflavonoides y alcaloides, para algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). La información procede de la tabla II.

No. de cada Tribu	C A R A C T E R E S							
	J.1.	J.2.	J.3.	F	N	Q	R	S
1	0	0	1	0	0	0	0	0
3	0	1	1	0	1	2	0	0
4	1	1	1	1	0	1	0	0
18	1	0	0	1	0	0	0	0
19	1	1	0	2	0	2	1	0
26	1	0	0	1	1	2	1	1

Clave:

- J.1. Genisteína
- J.2. Orobol
- J.3. Derivados 6-hidroxil
- F Triterpenoides
- N Alcaloides no identificados
- Q Derivados de quinolizidina
- R Derivados de alquil-aminas
- S Derivados de Fen y Tir

T R I B U						
	1	3	4	18	19	26
1	-					
3	5	-				
4	4	4	-			
18	5	2	5	-		
19	2	3	4	4	-	
26	1	2	2	4	4	-

Fig. 20. Semimatríz de similitud que muestra los valores de semejanza (distancia) entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). Obtenida a partir de la tabla IV.

T R I B U						
	1	3	4	18	19	26
1	-					
3	3	-				
4	4	4	-			
18	3	6	3	-		
19	6	5	4	4	-	
26	7	6	6	4	4	-

Fig. 21. Semimatríz de disimilitud que muestra los valores de diferencia (distancia) entre algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). Obtenida a partir de la tabla IV.

T R I B U					
	1-3	4	18	19	26
1-3	-				
4	4.0	-			
18	4.5	3	-		
19	5.5	4	4	-	
26	6.5	6	4	4	-

Fig. 22. Semimatríz derivada de disimilitud que muestra la unión de las tribus Swartzieae (1) y Sophoreae (3) con una distancia mínima igual a 3.

y/o una hilera con valores que pueden ser diferentes a la semimatriz anterior.

Para la construcción de la segunda semimatriz derivada se procede de igual manera que la descrita para la semimatriz anterior, pero siempre considerando la distancia mínima al escoger el siguiente par de tribus, debido a que se trata de una semimatriz de disimilitud; de manera inversa, en una semimatriz de similitud se considerarán las distancias máximas. De esta forma, el siguiente par posible corresponde a las tribus 4 y 18 con una distancia mínima igual a 3, lo cual modifica los valores de una columna y/o una hilera en la semimatriz derivada resultante (Fig. 23).

La obtención de las semimatrices derivadas restantes (Figs. 24 y 25) sigue el mismo procedimiento, hasta agotar los valores contenidos en ellas. La agrupación puede ser entre un par de tribus, una tribu con un grupo ya formado, o entre grupos, pero siempre y cuando las distancias que correspondan a estas asociaciones sean las mínimas. Por ejemplo, para la tercera semimatriz (Fig. 24) se asociará la tribu 19 con el grupo formado por las tribus 4 y 18, con una distancia mínima igual a 4 (Fig. 23).

Finalmente, se elabora el fenograma (ver Fig. 16) siguiendo los valores de asociación (distancias) que se obtuvieron en las semimatrices anteriores para pares y grupos de tribus, el cual se ajusta a una escala cuyo inicio corresponde al valor mínimo de disimilitud, y su término a la distancia mayor (aproximadamente 1 y 6, respectivamente, en este caso).

Por otro lado, el análisis bivariente del porcentaje de derivación permite la ubicación bidimensional de las tribus estudiadas de acuerdo con el grado de divergencia en los caracteres considerados. De esta manera es posible obtener constelaciones de puntos (cada punto representa a una tribu) que muestran sus relaciones y tendencias. Sin embargo, aunque en algunos de estos análisis los resultados pueden apoyar las relaciones obtenidas por otros medios y además permiten fundamentar ciertas suposiciones, en otros, dichas dispersiones no presentan una distribución que pueda analizarse adecuadamente y por lo tanto su aportación es nula y deben descartarse.

Para el presente estudio, los únicos caracteres que tuvieron utilidad en este sentido fueron el número de cromosomas y la morfología nodular, como ya se mencionó con anterioridad. Sin embargo, de manera ilustrativa se explicará el mecanismo por el cual se obtienen los valores del porcentaje de derivación a graficar siguiendo con el mismo ejemplo que corresponde al estudio de triterpenoides, isoflavonoides y alcaloides.

Inicialmente, se obtiene el valor máximo de derivación para cada carácter (y/o sus estados), el cual representa al 100 %, y el valor particular que presente cada tribu se transforma al porcentaje correspondiente del valor máximo de derivación, o 100 % (Tabla V), ya sea al tabular cada carácter y sus estados por separado o en conjunto.

T R I B U				
	1-3	4-18	19	26
1-3	-			
4-18	4.25	-		
19	5.50	4	-	
26	6.50	5	4	-

Fig. 23. Semimatriz derivada de disimilitud que muestra la unión de las tribus Dalbergieae (4) y Cicereae (18) con una distancia mínima igual a 3.

T R I B U			
	1-3	4-18	26
		-19	
1-3	-		
4-18	4.87	-	
-19			
26	6.50	4.5	-

Fig. 24. Semimatriz derivada de disimilitud que muestra la unión de la tribu Trifolieae (19) con el par Dalbergieae (4) - Cicereae (18) con una distancia mínima igual a 4.

T R I B U		
	1-3	4-18- 19-26
1-3	-	
4-18-		
19-26	5.68	-

Fig. 25. Semimatriz derivada de disimilitud que muestra la unión de la tribu Genisteae (26) con el grupo Dalbergieae (4)-Cicereae (18)-Trifolieae (19) con una distancia mínima igual a 4.5; y la unión final de este conjunto con el par Swartzieae (1)-Sophoreae(3) en una distancia mínima igual a 5.68.

Tabla V. Porcentaje de derivación de triterpenoides, isoflavonoides y alcaloides, para algunas tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). La información se obtuvo a partir de la tabla IV.

No. de cada Tribu	C A R A C T E R E S							
	Isoflav.		Triterp.		Alcaloid.		Total	
	DER-%DER		DER-%DER	DER-%DER		DER-%DER	DER-%DER	
1	1	33.3	0	00	0	00	1	10
3	2	66.6	0	00	3	60	5	50
4	3	100.0	1	50	1	20	5	50
18	1	33.3	1	50	0	00	2	20
19	2	66.6	2	100	3	60	7	70
26	1	33.3	1	50	5	100	7	70

Valores máximos:

Isoflav., 100 % = 3

Triterp., 100 % = 2

Alcaloid., 100 % = 5

Total, 100 % = 10

Estos valores de divergencia se grafican en los ejes coordenados para obtener las constelaciones de puntos. Es posible confrontar el mismo carácter, por ejemplo, triterpenoides vs. triterpenoides; caracteres distintos, como isoflavonoides vs. alcaloides; o grupos de caracteres, como terpenoides y alcaloides vs. isoflavonoides. Todo ello con el objeto de obtener mejores resultados.

B. Clave Dicotómica para las Tribus de la Subfamilia Papilionoideae (Leguminosae). Según el sistema de Jeffrey (17) y Radford (23).

A partir de los caracteres procesados para la obtención de los diferentes fenogramas es posible utilizar dicha información en la elaboración de una clave dicotómica para las tribus de la subfamilia Papilionoideae (Leguminosae), dentro de los cuales los referentes al número de cromosomas y la morfología nodular, y sus diferentes estados, son de mayor utilidad debido a la regularidad con que se han estudiado en estas tribus; en cuanto a los caracteres restantes, estudiados de manera irregular, aportan elementos para conformar la diagnosis de cada una de las tribus. Respecto a esto último, estas diagnosis pueden completarse con la información que contiene la tabla III, referente a la forma de vida y la distribución geográfica. Las dicotomías dentro de la clave se basan en la información que contienen las tablas I y II, y las asociaciones resultantes siguen el patrón que se observa en las figuras 8a. y 8b.

Finalmente, cabe hacer notar que esta clave es de una aplicación escasa, si se compara con una cuyo fundamento sean caracteres morfológicos tradicionales (22). Sin embargo, la información que contiene puede aportar elementos que ayuden a definir la ubicación de alguna especie a nivel tribal, o en su caso, a completar las características diagnósticas de esta jerarquía supragenérica.

- | | | |
|----|--|------------|
| 1 | Presenta nodulación radical dentro del grupo dimórfico; linaje Soforoide..... | 2 |
| 1' | Presenta nodulación radical de un solo tipo exclusivamente..... | 9 |
| 2 | El grupo dimórfico comprende a nódulos potencialmente ramificados predominantemente..... | 3 |
| 2' | El grupo dimórfico comprende a nódulos no ramificados (desmodioides); el número básico de cromosomas es igual a 11; carecen de eventos de poliploidía; supertribu Dalbergia..... | 7 |
| 3 | El número básico de cromosomas es de 14..... | 4 |
| 3' | El número básico de cromosomas es mayor o igual a 10 pero menor a 14..... | 5 |
| 4 | El grado de aneuploidía es igual a 4; carecen de eventos de poliploidía; presenta swartzia-genina; contiene derivados 6-hidroxil de iso-flavonas; supertribu Swartzia..... | SWARTZIEAE |
| 4' | El grado de aneuploidía es igual a 5 y el de poliploidía es igual a 6; presenta bayagenina; contiene orobol y derivados 6-hidroxil de | |

- isoflavonas; contiene kaempferol y alcaloides de quinolizidina y no identificados; supertribu Sophora..... SOPHOREAE
- 5 El número básico de cromosomas es igual a 12; el grado de aneuploidía es igual a 6; supertribu Genista..... 6
- 5' El número básico de cromosomas es igual a 10; el grado de aneuploidía es igual a 8; carece de eventos de poliploidía; presenta β -sitosterol, kaempferol y ácido o-cumarínico; supertribu Robinia..... ROBINIEAE
- 6 Carece de eventos de poliploidía; presenta derivados 6-hidroxil de isoflavonas..... TEPHROSIEAE
- 6' Presenta un valor alto de poliploidía igual a 12; algunas especies contienen canavanina; contiene β -sitosterol, alcaloides no identificados, de quinolizidina, de alquil-aminas y derivados de Fen y Tir; contienen genisteína, quercitina, ácido felórico e isoquilitigerina; el sistema radical es infectado por cepas de Rh. lupini..... GENISTEAE
- 7 EL valor del grado de aneuploidía es mayor a 3 y menor o igual a 5..... 8
- 7' El valor del grado de aneuploidía es igual a 3; contiene alcaloides no identificados..... ABREAE
- 8 El grado de aneuploidía es igual a 4; algunas especies presentan canavanina y quinolizidina; contienen orobol, genisteína y derivados 6-hidroxil de isoflavonas, además de ácido o-cumarínico y floroglucinol, buteína e isoquilitigerina..... DALBERGIEAE
- 8' El grado de aneuploidía es igual a 5; algunas especies presentan canavanina; contienen paquisapogenina A y B, quercitina y kaempferol; el sistema radical es infectado por cepas de Rh. phaseoli y sp..... PHASEOLEAE
- 9 Los nódulos radicales son del tipo no ramificado; linaje Lotoide..... 10
- 9' Los nódulos radicales son del tipo ramificado potencialmente; linaje Galeoide..... 13
- 10 Los nódulos radicales son mucunoides; el número básico de cromosomas es igual a 12; el grado de aneuploidía es de 5 y el de poliploidía es igual a 7; contiene β -sitosterol, alcaloides no identificados y derivados

	de alquil-aminas, además de floroglucinol; supertribu Erythrina.....	ERYTHRINEAE
10'	Carecen de nódulos mucunoides.....	11
11	Los nódulos radicales son aesquinomenoides; el número básico de cromosomas es igual a 10.....	12
11'	Los nódulos radicales son desmodioides; el número básico de cromosomas es igual a 7; el grado de aneuploidía es de 7 y carece de eventos de poliploidía; presenta canavanina, soyasapogenol B y kaempferol; supertribu Lotus.....	LOTEAE
12	El grado de aneuploidía es de 5 y el de poliploidía es de 6; el sistema radical es infectado por cepas de Rh. sp.; supertribu Aeschynomene.....	AESCHYNOMENEAE
12'	El grado de aneuploidía es igual a 4 y care- cen de fenómenos de poliploidía; supertribu Adesmia.....	ADESMIEAE
13	Los nódulos radicales son astragaloides.....	14
13'	Los nódulos radicales son crotalaroides; el grado de aneuploidía es igual a 7; carecen de fenómenos de poliploidía; supertribu Vicia.....	22
14	Carecen de eventos de poliploidía.....	15
14'	Presentan un valor de poliploidía igual a 2 y el grado de aneuploidía es 7; supertribu Galga.....	21
15	El grado de aneuploidía es igual a 5; super- tribu Podalyria.....	16
15'	El grado de aneuploidía es mayor a 5, pero menor a 9.....	18
16	El número básico de cromosomas es igual a 9.....	17
16'	El número básico de cromosomas es igual a 10; presenta alcaloides no identificados, de qui- nolizidina y derivados de alquil-aminas, ade- más de orobol, derivados 6-hidroxil de isoflavonas y quercitina.....	THERMOPSIDEAE
17	Presenta quinolizidina y buteina.....	PODALYRIEAE
17'	Carece de quinolizidina y buteina	LIPARIEAE
18	El grado de aneuploidía es igual a 7; super- tribu Indigofera.....	19
18'	El grado de aneuploidía es igual a 8; el número básico de cromosomas es de 7; contiene	

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR BE LA BIBLIOTECA

39.

- aloglaucotoxigenina, escopoletina y mangiferina; el sistema radical es infectado por cepas de *Rh. lupini*; supertribu Coronilla..... CDRONILLIEAE
- 19 El número básico de cromosomas es igual a 8..... 20
- 19' El número básico de cromosomas es igual a 10; contiene derivados de Fen y Tir como alcaloides..... AMORPHEAE
- 20 Presenta kaempferol; carece de mangiferina..... INDIGOFEREAE
- 20' Carece de kaempferol; presenta mangiferina; algunas especies contienen canavanina..... HEDYSAREAE
- 21 El número básico de cromosomas es igual a 8; contiene canavanina, ácido glicirrético, quinolizidina (algunas especies), derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir como alcaloides, ácido o-cumarínico y baquiquiol, buteína e isoquilitigerina..... GALEGEAE
- 21' El número básico de cromosomas es igual a 9..... MIRBELLIEAE
- 22 El número básico de cromosomas es igual a 8..... 23
- 22' El número básico de cromosomas es diferente de 8..... 24
- 23 Contiene canavanina, soyasapogenol A-E, quinolizidina, derivados de alquil-aminas como alcaloides, orobol y genisteína, ácido o-cumarínico, homobuteína e isoquilitigerina; el sistema radical es nodulado por cepas de *Rh. trifolii* y *meliloti*..... TRIFOLIEAE
- 23' Carece de canavanina; presenta β -sitosterol y genisteína; el sistema radical es nodulado por cepas de *Rh. leguminosarum*..... CICEREAE
- 24 El número básico de cromosomas es igual a 7; algunas especies contienen canavanina; presentan derivados de alquil-aminas y de Fen y Tir como alcaloides; orobol, ácido p-cumarínico y arbutina, e isoquilitigerina; el sistema radical es nodulado por cepas de *Rh. leguminosarum*..... VICIEAE
- 24' El número básico de cromosomas es igual a 9; el sistema radical es nodulado por cepas de *Rh. sp.*..... CROTALARIEAE

VI. BIBLIOGRAFIA.

- 1) Alexander, M. (1984). *Biological Nitrogen Fixation: Ecology, Technology and Physiology*. Plenum Press, NY, USA. 247 pp.
- 2) Bailey, R. W. (1971). Polysaccharides in the Leguminosae. En: *Chemotaxonomy of the Leguminosae* (editado por Harborne, J.D., Boulter, D. y Turner, B. L.). Academic Press, London, Great Britain. pp. 503-542.
- 3) Briggs, D. y Walter, S. M. (1984). *Plant Variation and Evolution*. Cambridge Univ. Press. Great Britain. 412 pp.
- 4) Droughton, W.J. (Ed.). (1982). *Nitrogen Fixation: Rhizobium*. Volume 2. Oxford Univ. Press, Oxford, Great Britain. 353 pp.
- 5) Corby, H. D. L. (1981). The Systematic Value of Leguminous Root Modules. En: *Advances in Legume Systematics. Part 2* (editado por Polhill, R. M. y Raven P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 657-670.
- 6) Crepet, W. L. y Taylor, D. W. (1985). The Diversification of the Leguminosae: First Fossil Evidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. *Science*. 228(4703): 1087-1088.
- 7) Crisci, V. J. y López-Armengol, M. F. (1983). *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Ser. Biología, monograf. 26, DEA, Washington, USA. 132 pp.
- 8) Cristofolini, G. (1981). Serological Systematics of the Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 2*. (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 513-532.
- 9) Davies, D. D., Giovanelli, J. y Rees, T. A. (1964). *Plant Biochemistry*. Blackwell Sci. Pub. Oxford, Great Britain. 454 pp.
- 10) Dickinson, W. C. (1981). Evolutionary Relationship of the Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 1*. (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 35-54.
- 11) Domínguez, X. A. (1979). *Métodos de Investigación Fitoquímica*. Limusa, México. 281 pp.
- 12) Futuyma, D. J. (1983). Evolutionary Interactions Among Herbivorous Insects and Plants. En: *Coevolution*. (editado por Futuyma, D. J. y Slatkin, M.). Sinauer Assoc. Inc. Pub. Mass. USA. pp. 207-231.

- 13) Goldblatt, P. (1981). Cytology and Phylogeny of Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 2.* (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 427-464.
- 14) Harborne, J. B., Boulter, D. y Turner, B. L. (Eds.). (1971). *Chemotaxonomy of the Leguminosae.* Academic Press, London, Great Britain. 611 pp.
- 15) Harborne, J. B. (1973). *Phytochemical Methods.* Chapman and Hall, NY, USA. 278 pp.
- 16) Heywood, V. H. (1971). The Leguminosae - A Systematic Purview. En: *Chemotaxonomy of the Leguminosae.* (editado por Harborne, J. B., Boulter, D. y Turner, B. L.). Academic Press, London, Great Britain. pp. 1-30.
- 17) Jeffrey, C. (1982). *An Introduction to Plant Taxonomy.* Cambridge Univ. Press, Great Britain. 154 pp.
- 18) Langenheim, J. H. (1981). Terpenoids in Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 2.* (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 627-655.
- 19) Nowacki, E. y Jaworski, A. (1978). A Study on the Evolution of Genus *Lupinus* by Serological Methods. *Genet. Pol.* 19(2): 153-163.
- 20) Polhill, R. M. y Raven, P. H. (Eds.). (1981). *Advances in Legume Systematics. Parts 1 y 2.* Royal Botanic Gardens, Kew, England. 1049 pp.
- 21) Polhill, R. M., Raven, P. H. y Stirton, C. H. (1981). Evolution and Systematics of the Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 1.* (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 1-26.
- 22) Polhill, R. M. (1981). Papilionoideae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 1.* (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 191-204.
- 23) Radford, A. E. (1986). *Fundamentals of Plant Systematics.* Harper & Row, Pub. Inc., NY, USA. 498 pp.
- 24) Raven, P. H. y Polhill, R. M. (1981). Biogeography of the Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics. Part 1.* (editado por Polhill, R. M. y Raven, P. H.). Royal Botanic Gardens, Kew, England. pp. 27-34.

- 25) Rembert, D. H. (1971). Phylogenetic Distance of Megaspore Tetrad Patterns in Leguminales. *Phytomorphology*, 21(1): 1-9.
- 26) Rosenthal, G. A. (1983). A Seed-eating Beetle's Adaptations to a Poisonous Seed. *Sci. Am.* 249(5): 138-145.
- 27) Rosenthal, G. A. (1986). The Chemical Defenses of Higher Plants. *Sci. Am.* 254(1):76-81.
- 28) Salatino, A. y Gottlieb, O. R. (1981). A Chemo-geographical Perspective of the Evolution of Quinolizidine Bearing Papilionoideae. *Rvta. Brasil. Bot.* 4: 83-88.
- 29) Salatino, A. y Gottlieb, O. R. (1983). Chemogeographical Evolution of Quinolizidines in Papilionoideae. *Pl. Syst. Evol.* 143: 167-174.
- 30) Sharifi, E. (1984). Parasitic Origins of Nitrogen-Fixing Rhizobium-Legume Symbioses, A Review of the Evidence. *Biosystems*. 16:269-289.
- 31) Sneath, P. H. A. y Sokal, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy: The Principle and Practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, USA. 573 pp.
- 32) Toms, G. C. y Western, A. (1971). Phytohaemagglutinins. En: *Chemotaxonomy of the Leguminosae*. (editado por Harborne, J. B., Boulter, D. y Turner, B. L.). Academic Press, London, Great Britain. pp. 367-462.
- 33) Whittaker, R. H. y Feeney, P. P. (1971). Allelochemicals: Chemical Interactions Between Species. *Science*. 171(3973): 757-770.
- 34) Wolff, G. (1980). Investigations on the Relations within the Family Papilionaceae on the Basis of Electrophoretic Banding Patterns. *Theor. Appl. Genet.* 57: 225-232.