

2455



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO CARIOTIPICO DE ALGUNAS POBLACIONES
DE Phaseolus vulgaris L. EN LA SIERRA NORTE DE
PUEBLA, MEXICO.

T E S I S

PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ERENIA ELIZABETH CHAVIRA RAMIREZ

FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

1989



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 GENERAL

	Pags.
RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	4
OBJETIVO	29
MATERIALES Y METODOS	30
RESULTADOS	33
DISCUSION	36
CONCLUSIONES	41
BIBLIOGRAFIA	42

RESUMEN

En el presente trabajo se realizó el análisis citogenético de 6 poblaciones de Phaseolus vulgaris L. de la Sierra Norte de Puebla, las cuales se encuentran distribuidas en una zona de transición ecológica, pues en ella existen elementos florísticos característicos de la flora templada y la flora tropical.

El número cromosómico para todas las poblaciones fué de $2n = 22$ no habiéndose encontrado aneuploidias o poliploidias.

En las cuatro variedades se observó variación en cuanto al número de metacéntricos, submetacéntricos, subtelocéntricos y aparición de constricciones secundarias. Se sugiere que estas variaciones son debidas a deleciones e inversiones paracéntricas y pericéntricas; por lo que se propone que éstas variedades son de origen reciente.

En 5 poblaciones de las 4 variedades estudiadas, se presentaron 1 ó 2 pares cromosómicos con constricción secundaria en ambos extremos de los cromosomas, característica por primera vez reportada para el género. Se sugiere que estos cromosomas se formaron a través de fisiones y fusiones céntricas, y que son el resultado del alto grado de hibridación que existe en esta especie.

Finalmente se puede resaltar que los rearrreglos cromosómicos han sido fundamentales para la evolución de P. vulgaris; Así mismo que hay un alto grado de hibridación en las variedades mexicanas, y que ésta situación ha sido favorecida por el manejo que el hombre le da, en virtud de que es un cultivo básico para el pueblo mexicano.

INTRODUCCION

En el territorio mexicano, debido a la gran variación en sus condiciones orográficas, climatológicas, geológicas e hidrológicas, se encuentran representados casi todos los grandes biomas descritos para la superficie terrestre (Kzedowsky, 1981). Es por ello que se considera que México constituye un centro de origen y diversificación de considerable importancia para muchas especies vegetales, tanto silvestres como cultivadas, con una gran variabilidad y enorme potencial genético (Kato, 1978).

Los centros geográficos de diversidad genética, tales como México, constituyen en sí una riqueza genética cuyo conocimiento, estudio y conservación son de importancia primordial. Las especies silvestres no presentan una utilidad potencial como recurso, conviene reforzar el hecho de que éstas últimas constituyen una fuente importante de germoplasma adicional requerido para la transferencia de características deseables a las especies cultivadas (Frankel 1978, Hawkes 1983).

El frijol es una planta cultivable y proporciona una fuente importante de proteínas, en la dieta de los pueblos tropicales y subtropicales por lo que se considera un recurso genético importante para el hombre. Es preciso definir lo que se entiende por recurso genético; Hawkes (1983) lo define como la diversidad genética existente tanto de especies silvestres como cultivadas, que resulta valiosa para el ser humano. Los estudios citogenéticos son necesarios para conocer y caracterizar éstas especies, mediante el estudio de la variabilidad y la determinación de la base genética de la misma así como para

conocer que tan plásticos son los genotipos entre y dentro de las diferentes porciones de un rango ecológico (Palomino, 1986).

Para la especie Phaseolus vulgaris, se ha reportado el número cromosómico $2n = 22$, por los siguientes autores : (Kawakami, 1930; Malinowski, 1935; Senn, 1938; Takagi, 1938; Berger, 1958; Shibata, 1962a; Thomas, 1964; Marechal, 1965; Ayonoadu, 1974; Sinha y Roy, 1979; Sarbhoy, 1980; Haq et al. 1980; y Cheng y Cheng y Bassett, 1981).

Sarbhoy (1980) reporta para la especie una fórmula cariotípica de $(8M + 35m)$ con colectas hechas en la India. Sin embargo no se han hecho estudios cariotípicos en poblaciones mexicanas, sabemos que se ha considerado la región México-Guatemala como centro de origen de la especie (Vavilov, 1949; 1950; Kaplan et al. 1973; Evans, 1979); también se sabe que el género ha evolucionado teniendo como base principal los rearrreglos en el patrón de sus cromosomas (Sinha y Roy, 1979). De acuerdo con lo anterior se puede concluir que es importante realizar un estudio cariotípico en varias poblaciones mexicanas de Phaseolus vulgaris para ver si hay variaciones en sus cariotipos, así como el origen de estos cambios, si es que se encuentran.

ANTECEDENTES

LA CITOGNETICA Y SU IMPORTANCIA.

La Citogenética es un campo de investigación que se desarrolló de dos ciencias separadas originalmente: La Genética y la Citología. Estudia problemas basados en la correlación de las características genéticas y citológicas, especialmente a los cromosomas que caracterizan el sistema particular que se investigue. Esencialmente su campo de estudio comprende el comportamiento cromosómico durante la mitosis y meiosis, su origen y relación con la transmisión y recombinación de los genes (Sutton, 1903).

Los estudios citogenéticos colaboran para el conocimiento biológico de los recursos genéticos mediante el estudio de la variabilidad y determinación de la base genética de los mismos (Palomino, 1986).

El muestreo adecuado dentro y entre poblaciones para obtener cariotipo es de vital importancia para definir a las especies citogenéticamente, ya que las diferencias en el número básico debidas a aneuploidias o cambios estructurales, pueden estar presentes en las mismas. En Crocus speciosus se presentan 6 diferentes números cromosómicos (somáticos y básicos) entre dos subespecies que difieren poco en cuanto a morfología externa (Brighton et al. 1983 en Kenton, 1986). Los estudios de morfología cromosómica son importantes para establecer los niveles de ploidía, aún cuando no siempre es posible distinguir entre autoploiploides y alopoliploides (Kenton, 1986).

El número cromosómico somático puede sin lugar a dudas proveer información, en lo que respecta a número básico de grupos de ligamento génico y cuántas veces éstos se repiten, proporcionando así un indicador sencillo y rápido de la similitud genética gruesa entre poblaciones o especies (Kenton, 1986); por lo que en la actualidad los conteos cromosómicos son rutinarios para apoyar estudios taxonómicos.

En el laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico de la U.N.A.M. lugar donde se realizó éste trabajo, se están haciendo investigaciones en las familias Solanaceae Datura (Palomino et al. 1988); Commelinaceae Tradescantia, Gibasis Cymbispata y Commelina. (Palomino et al. en prensa); en el género Oxyrhynchus (Palomino y Mercado, 1983). En éstas familias se han analizado los mecanismos citogenéticos que han operado en ellas estableciendo de esta manera su patrón de evolución.

Se investigan familias en las que además de establecer su patrón evolutivo tienen interés taxonómico como: Liliaceae Echeandia (Palomino y Romo, 1988); Labiataeae Salvia (Palomino et al. 1986).

Se investigan géneros de interés biosistemático como: Agastache (Bye, R. et al. 1987); Cactaceae Nyctocereus (Palomino et al. 1987); dentro de estas familias se enfatiza en aquellas que presentan semillas recalcitrantes o con especies en peligro extinción.

Otros géneros de Leguminosae Inga, Crotalaria y Phaseolus; Chenopodiaceae Chenopodium; Amarantaceae Amaranthus y Labiataeae Agastache. Son investigadas por ser recursos genéticos con

importancia alimenticia, comercial o farmacológica. Estos estudios también apoyan a investigaciones biosistemáticas, etnobotánicas y ecológicas.

ADN Y GENES.

La información que determina las características genotípicas y fenotípicas de los organismos la encontramos contenida en el ácido desoxirribonucleico (ADN). La unidad básica del ácido desoxirribonucleico es el nucleótido, éstos se unen para formar largas cadenas de polinucleótidos. Cada nucleótido está formado por tres componentes: 1) Una molécula de azúcar desoxirribosa, 2) un grupo fosfato y 3) Una base nitrogenada, la cual puede ser una purina (Adenina, y guanina) o una pirimidina (citocina y timina).

La estructura química del ARN es similar excepto que contiene un azúcar ribosa en lugar de desoxirribosa, y la timina está reemplazada por otra pirimidina, el uracilo (Smith - Keary, 1979).

Los tres componentes químicos se unen entre sí por enlaces covalentes.

En los eucariontes se puede distinguir entre el ADN nuclear contenido en los cromosomas y el ADN contenido en los orgánulos (cloroplastos y mitocondrias). El ADN nuclear está constituido por tres clases principales: El ADN altamente repetitivo, El ADN no repetitivo o de secuencia única que constituye del 30 al 80%, y el moderado o intermedio que completa el cien por ciento (Rieger et al. 1982).

Durante mucho tiempo, el gen fue considerado como una secuencia particular de nucleótidos (cistron) a lo largo de una

molécula de ADN (o ARN en ciertos virus) que representa una unidad funcional de herencia (Rieger, 1982). Se pensó que podía ser reconocido por su capacidad de mutar a otros estados alternativos o formas alélicas, de recombinar con otras unidades funcionales y producir al organismo algún fenotipo en particular. Por lo que constituía una unidad de función, recombinación y mutación. Se puede definir mutón como el elemento más pequeño alterable dentro de la ordenación lineal de sedes mutacionales de material genético que, al ser alterado puede dar lugar a un organismo mutante (Benzer, 1957).

De acuerdo con la teoría de un gen - una enzima enunciada por Beadle y Tatum en 1941, el gen se considera como una unidad de función, sin embargo en la actualidad se considera que un cistron codifica a un polipéptido (Benzer, 1955). De manera que no podemos considerar al gen como una unidad de función; por lo que el concepto un gen - una enzima es sustituido por un cistron - un polipéptido.

Los genes pueden dividirse en los que codifican para polipéptidos que se denominan genes estructurales, los que transcriben ARN pero no se traducen en proteínas y posiblemente en aquellos cuyo significado funcional no requiere que se transcriban en absoluto (Rieger, 1982).

MORFOLOGIA Y CLASIFICACION DE LOS CROMOSOMAS.

Según (Waldeyer, 1888) el cromosoma es una estructura de ligamento que está constituida por una secuencia lineal específica de información genética. En mitosis está constituido

por dos cromátidos o cromátidas idénticas que pueden estar enrolladas una sobre otra plectonómicamente o bien permanecer paralelos, los extremos se llaman telómeros y la forma viene dada por la constricción primaria o centrómero de manera que divide a los cromosomas en dos brazos cromosómicos o brazos cromatídicos (Lacadena, 1981).

Considerando las diferentes fases del ciclo celular se ha observado que la metafase de la división mitótica es la más idónea para observar los cromosomas, teniendo en cuenta el pretratamiento que se lleva a cabo antes de la fijación que puede influir en la longitud del cromosoma (Lacadena, 1981). El tamaño de los cromosomas varía dentro de muy amplios rangos (Swason, 1960; White, 1973; Lacadena, 1981). Largos en monocotiledóneas (*Trillium* 30 μ ; *Lilium*, *Allium* y *Tradescantia* oscilan entre 10 μ y 20 μ . Cromosomas cortos como en *Phaseolus*, 1 μ a 3 μ , con excepciones como en *Paeonias* de Ranunculaceae. En animales como *Drosophyla* 3.5 μ . El número y la morfología de los cromosomas son características específicas de la especie (Kieger, 1982). El número es muy variable, la mayoría se caracteriza porque en las células que componen el soma durante la mayor parte del ciclo del organismo tienen dos juegos idénticos de cromosomas de manera que se representa por $2n$ y se denomina número diploide.

El número básico (x) en un grupo taxonómico es el número más pequeño de cromosomas de una serie poliploide, y todos los números cromosómicos múltiplos exactos de él reciben el nombre de euploides.

Los cromosomas estándares de un complemento cromosómico se llaman cromosomas-A (Kieger, 1982). La variación cromosómica

numérica entre células de un mismo individuo ó entre individuos de una misma población y entre poblaciones de una especie la constituyen los cromosomas supernumerarios, cromosomas accesorios o cromosomas-B, el significado citogenético de estos cromosomas como es la no disyunción en meiosis de los cromosomas del complemento normal no se ha esclarecido (Mutzing, 1954; Battaglia, 1964; John y Lewis, 1968; Jones, 1978; Puertas, 1975).

El complemento cromosómico particular de un individuo ó de un grupo de individuos relacionado y definido por el número y morfología de los cromosomas usualmente en la fase mitótica se llama cariotipo. La representación diagramática de un cariotipo basada en las características morfológicas de los cromosomas para comparación de los cariotipos de diferentes especies o variedades se denomina Idiograma (Levitzky, 1924 en Kiager, 1982).

Un cromosoma se estructura externamente por telómeros, cromómeros, centrómero y constricción secundaria (Lacadena, 1981).

Los telómeros son extremos de los brazos cromosómicos (Muller, 1983). Un extremo intacto de brazo no puede entrar en contacto o fusionarse con otro segmento cromosómico, cuando se rompen los brazos cromosómicos los extremos rotos tienden a fusionarse entre sí (Muller y Herskowitz, 1954).

Los cromómeros son estructuras discretas de cromatina de tamaño y forma variables ordenadas linealmente a lo largo del cromosoma se interpretan como enrollamientos del ADN. Pueden recibir diferentes denominaciones dependiendo de donde se localizen, si están en el centrómero se llaman cromómeros centroméricos, bandas si se trata de cromosomas politénicos; y cromiolos si están en cromosomas plumosos (Wilson, 1925 en la

Cadena, 1981).

El centrómero es la constricción primaria que se asocia con el huso acromático en la mitosis y facilita la migración de las cromátidas hacia los polos.

De acuerdo a Levan *et al.* (1964) y Naranjo *et al.* (1983;1986) los cromosomas se clasifican según la posición del centrómero en:

Metacéntrico, el centrómero divide al cromosoma en dos brazos aproximadamente iguales.

Submetacéntrico, hay diferencia entre los brazos pero no excesiva.

Subtelocéntrico, el centrómero está en un extremo del cromosoma de manera que éste es mucho más corto que el otro .

Telocéntrico, el centrómero está en un extremo del cromosoma de manera que éste sólo tiene un brazo.

Constricciones secundarias, son pequeñas estrangulaciones observables sobre las cromátidas y cuya función o significado son desconocidos en algunos casos, en otros se identifican con los organizadores nucleares. Otra clase de constricción secundaria es el organizador nucleolar que en las células somáticas aparece no visible; en ocasiones el organizador nucleolar separa del brazo un trozo más o menos corto llamado satélite que a veces está unido al resto del brazo mediante una fibra cromatídica muy fina (Lacadena, 1981).

MUTACION

Corresponde a cualquier cambio detectable y heredable del material genético que no está causado por segregación ni recombinación genética y que se transmite a las células hijas e incluso a las generaciones siguientes, dando lugar a células o individuos mutantes, a menos que actúe como factor letal dominante

Una vez producida la mutación, la recombinación emplea esta variabilidad para ofrecer un mayor espectro de variación genética (Lacadena, 1981).

Las mutaciones pueden clasificarse en:

Mutaciones Génicas.

Se produce cuando se altera la secuencia del ADN de un gen y la nueva secuencia de nucleótidos es transmitida a la descendencia, el cambio también puede ser debido a la sustitución de uno o varios nucleótidos por otros, ó bien la adición ó pérdida de uno o varios nucleótidos (Dobzhansky, 1980). La sustitución de nucleótidos pueden ser por:

a) Transiciones.

Son sustituciones de una purina por otra purina (A por G) y de una pirimidina por otra pirimidina (C por T) (Dobzhansky, 1980; Lacadena, 1981).

b) Transversiones.

Son sustituciones de una purina por una piridimina o viceversa (C o T por A o G), (Op. cit.).

Las mutaciones génicas que involucran varios nucleótidos pueden ser:

a) Mutaciones erróneas.

Son aquellas que dan lugar a la sustitución de un aminoácido por otro distinto (Op. cit.).

b) Mutaciones sin sentido.

Cuando un triplete que codifica un aminoácido se convierte en un triplete de paro (Op. cit.).

c) Mutaciones de pauta de lectura.

Son aquellas en las que hay adición o pérdida de un número de pares de nucleótidos distinto a tres o a un múltiplo de tres (Dobzhansky, 1980). Las inserciones, deleciones, etc., originan mutaciones de cambio de lectura, al realizar cambios en los tripletes (Brener, 1961).

Mutaciones Cromosómicas.

También se les denomina aberraciones, y afectan la morfología y el número de los cromosomas o bien al número o a la disposición de los genes de un cromosoma (Op.cit.) Pueden clasificarse en :

a) Deficiencia o Deleción.

En un cromosoma se pierde un segmento de ADN que contiene uno o varios genes (Op. cit.).

b) Duplicación.

En un conjunto de cromosomas se presenta más de una vez un segmento de ADN que contiene uno o varios genes, las duplicaciones se producen con frecuencia en tandem, es decir, los segmentos duplicados se disponen uno a continuación del otro en el mismo cromosoma (Op. cit.).

c) Inversión.

En un cromosoma se invierte la situación de un bloque de genes. En los casos que no se incluya el centrómero se denomina inversión paracéntrica, y para los casos en que este sea incluido se conoce como inversión pericéntrica (Stebbins, 1971; Smith - Keary, 1979).

Las inversiones pericéntricas originan cambios en la posición del centrómero y alteración en la talla cromosómica, también pueden cambiar el número fundamental (Sarbhoy, 1980). La presencia de polimorfismo por inversiones es más frecuente en animales como la Drosophila que en poblaciones de alguna especie de plantas.

d) Translocación.

En este caso se cambia la situación de un bloque de genes de un cromosoma a otro. Las translocaciones más frecuentes son las recíprocas, que suponen un intercambio de bloque de genes entre cromosomas no homólogos, un segmento cromosómico también puede desplazarse a una posición nueva en otro cromosoma sin que el intercambio sea recíproco ó también dentro del mismo cromosoma, producen cambios en el número fundamental. Estos cambios se denominan a veces transposiciones (Dobzhansky, 1980). Los heterocigotos para translocaciones son poco frecuentes entre los animales, pero se han encontrado en poblaciones naturales de muchas plantas, como algunos géneros de la familia Onagraceae, tal como Oenothera, Clarkia y Gaura (Stebbins, 1971).

Dentro de las translocaciones céntricas se encuentran las

fusiones y fisiones, también denominadas cambios Robertsonianos (Jones, 1977). Algunos autores denominan disociaciones a las fisiones cromosómicas (White, 1973).

a) Fusión.

Es la unión de dos cromosomas acrocéntricos para dar origen a un cromosoma metacéntrico y un fragmento pequeño que usualmente se pierde (Jones, 1977 en Rieger, 1982). La fusión implica la reducción del número cromosómico manteniéndose el número básico.

b) Fisión.

Es el origen de los cromosomas acrocéntricos ó telocéntricos a partir de un cromosoma metacéntrico (Rieger, 1982). Se produce un centrómero adicional, ya que en el caso contrario el cromosoma nuevo se perdería, cuando la célula se divide; por lo cual se incrementa el número cromosómico.

Mutaciones Numéricas.

a) Aneuploidía.

Uno o varios cromosomas de la dotación normal de un individuo, tejido o célula pueden perderse o bien aumentar (Dobzhansky, 1980).

b) Poliploidia.

Se denomina así a las variaciones cromosómicas numéricas que pueden afectar a los cromosomas como conjunto, aumentando el número de juegos cromosómicos. Cuando la dotación autosómica normal de un individuo esta compuesta por más de dos genomas o juegos completos de cromosomas, se dice que es un poliploide

(Winkler, 1916). Si se incrementa el número básico (x) más de dos veces se denomina, 3x triploide, 4x tetraploide, etc.

Con base en su supuesto origen los poliploides se pueden clasificar en autopoliploides y alopoliploides (Khiara y Ono, 1916).

a) Autopoliplide. Se presenta en el caso de que haya más de dos complementos cromosómicos homólogos (de una sola especie), pueden ser di, tetra ó n-ploide según sus células somáticas normales tengan 3, 4 o n juegos idénticos de cromosomas (Lacadena, 1981; Kieger, 1982).

b) Los alopoliploides o anfiploides surgen de cruzamientos naturales o experimentales (aloploides) entre dos o más especies o géneros que contienen complementos cromosómicos diferentes, cada complemento puede estar presente una vez y se denomina alodiploide, o varias veces y se denominan alopoliploides (Clausen, 1945).

LA EVOLUCION DEL CARTOTIPO.

Levitzky (1931) propone un modelo cariotípico en el que aplica el concepto de simetría y asimetría donde propone que entre especies cercanas, aquellas que tienen en su complemento, cromosomas en su mayoría metacéntricos y submetacéntricos, presentan un cariotipo simétrico, y por lo tanto son primitivas. Sin embargo las especies que tienen cromosomas acrocéntricos y telocéntricos, presentan un cariotipo asimétrico, por lo que concluye que son más avanzadas que aquellas con

cariotipo simétrico.

Lo anterior se fundamenta con los estudios de Stebbins (1971) en Delphinium y Aconitum de la familia Ranunculaceae, ambas con flores de tipo zigomórficas muy especializadas, presentan un cariotipo asimétrico; sin embargo, plantas de la misma tribu como Caltha, Trollius y Nigella presentan flores poco especializadas de tipo actinomórfico y un cariotipo menos asimétrico.

La tendencia a la asimetría no es irreversible, cromosomas metacéntricos pueden ser formados a través de la fisión de dos cromosomas acrocéntricos o telocéntricos. El incremento de cariotipos asimétricos puede presentarse a través de inversiones pericéntricas, fusiones y translocaciones desiguales en algunas porciones de los brazos cromosómicos (Stebbins, 1971).

Al formarse cromosomas acrocéntricos a partir de metacéntricos, las inversiones pericéntricas pueden reducir el número fundamental de brazos cromosómicos bien desarrollados; y la formación de cromosomas metacéntricos a partir de la fusión céntrica de cromosomas acrocéntricos o telocéntricos origina siempre la transferencia de todo el brazo cromosómico. Por consiguiente se produce una reducción del número de centrómeros y cromosomas, los fragmentos cromosómicos pueden perderse, reduciendo de esta manera el número fundamental de brazos intercambiados así como la morfología de los cromosomas (Stebbins, 1971).

La última característica tomada en cuenta en la evolución del cariotipo es la que se refiere a los cariotipos bimodales, que son explicados en dos direcciones:

Darlington en Stebbins (1971) propone que los cariotipos bimodales son derivados de cariotipos simétricos poliploides, y que los cromosomas pequeños pueden ser el producto de algunas pérdidas de los segmentos cromosómicos.

El segundo postulado se basa en la teoría de Levitzky (1931) que consiste en el incremento del cariotipo asimétrico; sugiere que el cariotipo bimodal puede resultar de las translocaciones desiguales, en base a que ciertos cromosomas contribuyen periódicamente con segmentos a otros cromosomas del mismo complemento cromosómico, por lo que el cromosoma o los cromosomas donadores llegan a reducir su talla, y los que reciben segmentos la incrementan, en este caso hay pérdida de material genético.

Jones (1978) encuentra que en algunos géneros de las Comelináceas, la evolución cromosómica se ha efectuado a través de fusiones y fisiones Robertsonianas.

El proceso de la evolución cromosómica debe considerarse como un evento continuo. Jones (1978) propone que si los cromosomas primitivos o menos evolucionados, desarrollan distintas fisiones centroméricas, entonces éstas pasan a formar parte de un cariotipo asimétrico. Un cromosoma acrocéntrico o telocéntrico puede llegar a ser metacéntrico por inversiones pericéntricas o fusiones céntricas. Un cromosoma metacéntrico igualmente puede convertirse en acrocéntrico o telocéntrico por inversiones y fusiones. Es verosímil decir que los cromosomas tienen cambios sucesivamente discretos hacia la asimetría o la simetría (Jones, 1978).

El centrómero juega un papel importante en las modificaciones

de la estructura del cromosoma. En el género Cymbisphata el tamaño del cromosoma y su simetría puede ser incrementada por la presencia de isocromosomas estables que se han producido. Los cambios sucesivos involucran varios pares de cromosomas que originan una mayor transformación del cariotipo modelo, tendiendo a la asimetría. Dichos sucesos pueden incluir inversiones pericéntricas, las cuales producen cromosomas acrocéntricos capaces de tener una vez más fusiones céntricas éste proceso puede presentar ciclos de asimetría y simetría probablemente asociados con periodos de duplicación en los cromosomas (Jones, 1978).

Uno de los principales problemas en el entendimiento de la evolución del cariotipo, es la amplia variación en el tamaño cromosómico y contenido de ADN. Si se excluye a la polinemia como parte sustancial de dicha variación en éstos, debemos entonces encontrar la explicación en algunos métodos de adición de cromatina a los ejes cromosómicos, siendo las fusiones céntricas el mecanismo más fácil para incrementar el tamaño del cromosoma (Jones, 1978).

EVOLUCION CARIOTIPICA EN EL GENERO Phaseolus

La diploidia ($2n = 22$) parece ser fisiológicamente la condición más óptima en el género, ya que solo hay un tetraploide de importancia reportado por Dana (1964). Ya que la poliploidía no ha jugado un papel importante en la evolución del género, surge la pregunta que líneas de evolución ha seguido el género.

La evolución cariotípica producida por rearrreglos del patrón

de los cromosomas debe ser el primer factor evolutivo para la especiación en un género donde todas las especies tienen el mismo número cromosómico somático (Shina y Roy, 1979). Sarbhoy (1977) propone que los cambios estructurales en los cromosomas parecen tener un gran significado en *Phaseolus*, su importancia radica en que son un mecanismo de variación rápida, siempre y cuando tengan un valor evolutivo. Estos rearrreglos pueden ser un nuevo centro de mutación y ser el camino de la especiación; dichos cambios pueden ser inversiones heterocigóticas ocurridas espontáneamente en la naturaleza.

Uno de los factores que afectan el apareamiento en el cromosoma, debido a inversiones en algunas especies de *Phaseolus*, es la longitud del segmento invertido y la frecuencia de quiasmas en el mismo. Estos conducen a la formación de puentes con distribución desigual de cromatina para los dos núcleos, y conducir a la esterilidad. Si el segmento invertido es corto puede aparearse con los segmentos normales por torción, esta supresión del entrecruzamiento resulta de un grupo de genes heredado como unidad. En consecuencia, las plantas homocigóticas para nuevos tipos de cromosomas, son producidas debido a autofertilización de los individuos que son heterocigóticos para nuevos cromosomas.

El género presenta un débil mecanismo de aislamiento que ha sido una característica significativa en su evolución; la mayoría de sus miembros hibridizan fácilmente entre ellos (Dana, 1964; 1965; 1966 a, b, c, d; Krishnan, 1968 a, b).

La autofertilidad actúa como agente parcial de aislamiento

(Dobzhansky, 1980), por consiguiente se ha favorecido probablemente la diferenciación evolutiva de tipos genéticos preservando las variaciones bajo selección natural y artificial.

La disminución en la longitud de la cromátina y la reducción en el tamaño cromosómico también ha sido un factor importante en la evolución del género (Sarbhoy, 1977; 1980). Se ha propuesto que al presentarse una reducción del tamaño cromosómico existe evolución avanzada, casos como este se han estudiado en *Crepis* (Babcock y Cameron, 1934).

P. vulgaris y *P. aureus* presentan un cariotipo simétrico; sin embargo *P. lunatus*, *P. semierectus*, y *P. ricciardianus* presentan un cariotipo asimétrico. Se considera que *P. vulgaris* es más primitivo, pues posee un cariotipo simétrico con cromosomas metacéntricos y solo algunos submetacéntricos (Sarbhoy, 1977; 1980). Este factor se ha comprobado pues semillas de la especie con más de 7000 años fueron encontradas por Kaplan (1965) en Tehuacán, Puebla, México.

Se considera que los cromosomas metacéntricos de *Phaseolus vulgaris*, han originado cromosomas submetacéntricos, telocéntricos ó acrocéntricos, a través de deleciones en la partes heterocromáticas de la región distal del brazo, incluyendo constricciones secundarias y grandes nudos (Sarbhoy, 1980).

Sarbhoy (1980) propone que las diferencias cariotípicas en las especies del género *Phaseolus* se han originado por disminución en el largo de la heterocromatina, dando lugar a mayor grado de evolución y que las inversiones pericéntricas han originado cambios en la posición del centrómero y alteración en la talla cromosómica.

TAXONOMIA Y ETNOBOTANICA DE Phaseolus

Las leguminosas de grano son una fuente económica de proteínas en la dieta de muchos pueblos, se usan como suplemento alimenticio, rico en carbohidratos, tal es el caso del frijol, como se le conoce vulgarmente en México.

El género Phaseolus es importante dentro de las plantas cultivadas, tanto en la agricultura del Viejo Mundo como en América. El frijol como planta alimenticia contiene 22.3% de proteínas en su semilla, y es rica en lisina (aminoácido deficiente en el maíz); también aporta calorías a la dieta humana (Ortega, 1973). El contenido bromatológico del frijol es el siguiente: Humedad)60.4%; Proteínas)9.8g; Grasa)0.3g; Azucar)27.8g; Calcio)59mg; Fosforo)213mg; Hierro)3.6mg; Vitaminas)10mcg; Tiamina)0.38mg; Riboflavina)0.12mg; Niacina)1.5mg;Acido ascorbico)7mg.

El género tiene un número desconocido de especies, sin embargo algunos autores consideran que hay 180 especies aproximadamente (Kendle, 1925; Hutchinson, 1964; Purseglove, 1968). Verdcourt (1980) sugiere que solo se deben considerar 50 especies similares a Phaseolus vulgaris (especies tipo) del Nuevo Mundo, y las otras, la mayoría de las especies presentes en el Viejo Mundo se incluirían en Vigna. sólo 4 son usadas por el hombre P. vulgaris, P. coccineus, P. lunatus y P. acutifolius.

La clasificación del género según Burkart (1952) es:

ORDEN: Rosales

FAMILIA: Leguminosae

SUBFAMILIA: Papilionideae

TRIBU: Phaseoleae

SUBTRIBU: Phaseolinae

GENERO: Phaseolus

Son plantas herbáceas, anuales o perennes; tallo generalmente voluble o rastrero, rara vez arbustivo o erecto, estípulas persistentes o estriadas; hojas pinado trifoliadas; foliolos provistos de estipulillas; flores dispuestas en racimos axilares, por lo general agrupados en la parte terminal de los pedúnculos; flores grandes o pequeñas, sésiles o pediceladas; brácteas pequeñas, bracteólas generalmente persistentes; cáliz con dos lóbulos fusionados o libres; corola blanca, amarilla, roja o morada; estandarte orbicular; alas por lo general ovadas iguales o más largas que el estandarte; quilla linear u ovada, con ápice largo u obtuso, generalmente torcido o en espiral; un estambre libre y los otros fusionados; ovario subsésil, estilo torcido junto con la quilla por lo general barbado longitudinalmente en la parte apical (Rzedowsky, 1981).

Se ha discutido mucho sobre el centro de origen de Phaseolus. Linneo (1753), considera que la especie P. vulgaris se originó en la India. De Candolle (1886), sugiere que el género tiene su origen y centro de dispersión en el oeste de Asia. Al encontrarse algunas semillas de P. vulgaris dentro de una excavación en Ancona Perú; se sugirió que Sudamerica fué el centro de dispersión de la especie.

Bukasov (1931) con base en la diversidad genética de P. vulgaris disponible en colectas realizadas en México, Guatemala, Colombia, Ecuador, Perú, Chile y Bolivia propone que el centro de origen de la especie está en México y Guatemala; ya que

allí encuentran un alto grado de diversidad. Así mismo Vavilov (1949; 1950), propone que México-Guatemala son el centro primario de diversidad para *P. vulgaris* y *P. coccineus*; mientras que Perú y Bolivia son centros secundarios.

Se encontraron semillas en el callejón de Hualas, Perú con 7000 años de antigüedad, y en la caverna de Tularosa USA con 2300 años de antigüedad (Kaplan *et al.*, 1973). Se concluye que *P. vulgaris* se originó en Mesoamérica, y se propago hacia el sur y norte en tiempos prehistóricos (Kaplan *et al.*, 1973). Hay evidencias de que la domesticación también se llevó a cabo en Brasil y en el norte de Argentina, a través de una forma silvestre de la cual *P. aborigineus* es un sobreviviente moderno (Evans, 1979).

En el género hay muchas variedades dentro de las mismas especies, esto se puede explicar por el débil mecanismo de aislamiento genético que existe entre las mismas (Sarbhoy, 1977).

P. vulgaris es una especie autógama; sin embargo el cruzamiento natural puede presentarse en diferentes grados, según la variedad, la distancia entre las plantas, las condiciones ambientales de la localidad y la época del año; se ha observado que el porcentaje de cruzamiento natural es mayor en variedades cultivadas que en las formas silvestres, y este fenómeno guarda cierta relación con la diversidad genética que muestra la especie (Miranda, 1974).

Algunos factores que han intervenido en la evolución y diversificación de *P. vulgaris* son: el sistema reproductivo, la migración, la mutación, la selección y la infiltración genética.

todos ellos habiendo influido en que haia aumentado la diversidad genética bajo domesticación (Miranda Colín, 1979).

No se sabe con exactitud si el centro primario de domesticación es Centroamérica y Sudamérica el centro secundario ó si la domesticación es policéntrica. Si aceptamos la primera proposición surge una pregunta: ¿cómo se llevó a cabo la migración en los tiempos prehistóricos, y como es que las formas de semilla de Sudamérica surgieron a partir de las semillas de Centroamérica .

Evans (1979) propone que los animales silvestres intervinieron probablemente en la dispersión de semillas de formas silvestres que son comidas por roedores, codornices y otras especies de aves comunes en la zona; las formas silvestres crecen usualmente en las pendientes escarpadas de colinas y montañas, y las semillas duras pueden ser transportadas por las corrientes de agua de un lugar a otro. La acción combinada de vainas rotas por animales, corrientes de agua y el hombre, probablemente fueron factores importantes para la diseminación de Phaseolus silvestre (P. vulgaris) (Miranda, 1974).

En los tiempos postcolombinos los galeones españoles llevaban P. lunatus a las Filipinas y Asia (Westphal, 1974); las rutas de comercio de esclavos influyeron en la dispersión de P. vulgaris y P. lunatus de Brasil hacia Africa. P. vulgaris llega a Europa a principios del siglo XVI, donde se dispersó rápidamente; Fué cultivado en Italia, Grecia, Turquía e Irán en el siglo XVII (Purseglove, 1968).

Las especies cultivadas del género ocupan diferentes habitats en la naturaleza, desde tierras altas frías y húmedas de

Guatemala hasta altitudes de 1800 msnm, donde *P. coccineus* crece hasta en condiciones semiáridas. Las condiciones de crecimiento de *P. vulgaris* son climas templados y cálidos; estas dos especies se desarrollan dentro de un cinturón de transición ecológica de 300 a 1800 msnm en el área de México y Guatemala. Se dice que es un cinturón de transición ecológica ya que en el área se observa el remplazamiento de elementos florísticos pertenecientes tanto a la flora templada, como a la flora tropical (Miranda, 1959).

La zona donde se cultivan presenta una precipitación de 700 a más de 1000 mm anuales, suelo de tipo podsólico o complejo de montaña, estación invernal generalmente seca y bien definida; la vegetación predominante es el bosque de encino o pino-encino (Miranda, 1959).

El material de frijol mexicano muestra una rica gama de variantes en las siguientes características morfológicas: a) tamaño y color del grano; b) forma del grano; c) tamaño, color y número de granos por vaina; d) cantidad de fibra en la vaina; e) longitud del período reproductivo; f) hábito o forma de crecimiento; y capacidad de adaptación ecológica (Hernández, X.E; et al. 1979).

De acuerdo a las características del grano podemos clasificar al frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en las siguientes razas:

Raza blancos y negros chicos: semilla chica, elíptica a oblonga, elíptica, cilíndrica.

Raza de colores: semillas de varios colores menos negros.

Raza negro arribeño: semillas negras adaptadas a zona templada.

Raza negro tropical: semillas negras adaptadas a zona tropical.

Raza bayo grande o bayo rata: semillas oblongas a subcilíndricas.

Raza canario: semillas rectas.

Raza arrinonada: semillas encorvadas.

Raza esférica: semillas esféricas.

Todas las razas se presentan en México a excepción de la raza esférica, que se localiza en Guatemala (Hernández, X.E; et al., 1979).

En particular en la Sierra Norte de Puebla se cultiva *S. vulgaris* entre los 70 y 2700 msnm, la temperatura no es extremosa, con precipitación pluvial de 1000 mm ó más anuales, con lluvias en invierno del 10.2%; la nubosidad aumenta en los últimos meses del año.

La Sierra Madre Oriental es una provincia geológica y geográfica de México, situada al oriente del país, con una dirección general de NNO a SSE. Se extiende desde Huauchinango hasta Teziutlan, limita al norte, y este por el estado de Veracruz y al sur por el estado de Puebla (Tamayo, 1962; Puig, 1976). Recibe nombres regionales, siendo su extremo sureste la Sierra Norte de Puebla, que se aparta un poco de la dirección estructural de la cadena montañosa (Palacios, 1917). La naturaleza de su material superficial aunado a la intensidad de precipitación han originado una intensa erosión del suelo, donde se han formado valles en diferentes direcciones. Hacia el norte de la Sierra la altitud va disminuyendo hasta formar lomeríos suaves y llanuras de Papantla y Poza Rica (Arispe, 1972; Puig, 1976). Se caracteriza por presentar pliegues de rocas sedimentarias erosionadas y cubiertas por roca volcánica, que forman un frente montañoso paralelo al paralelo a la costa

del Golfo (Excursión G-14 del congreso geológico internacional 1956). Presenta también rocas calizas en gruesas capas pizarras y calizas intercaladas con lutitas y areniscas, casi todas de la edad mesozoica (Lopez Ramos, 1976 cit por Evangelista, et al. 1989).

En la Sierra Norte de Puebla se usa el frijol generalmente como alimento, a continuación se citan datos de algunos municipios sobre su consumo.

Tuzaman de Galeana y Santiago Yancuictlapan Pue. Caballero, 1984).

Phaseolus vulgaris L. Frijol Negro mateado, Negro enredador, Nayarit y Pitaleño

Se consumen regularmente las semillas tiernas y secas y la legumbre verde, se siembran entre la milpa, presentan flores moradas y legumbres largas ligeramente curvadas. Las semillas se almacenan ya que se consumen diariamente al igual que el café, el maíz y el chile.

San Pablito y Xolotla Mun. de Pahuatlan (Villaseñor, 1988).
Phaseolus vulgaris L. Frijol negro o delgado.

Consumen la semilla y el ejote, se cultiva intercalado con maíz, la temporada de crecimiento es de julio a octubre, presenta flor roja o blanca. Es frío por lo que no se consumen si están enfermos del estómago.

Phaseolus vulgaris L. Frijol del gato.

Se come la semilla, se siembra de febrero a marzo, se conocen las variedades bayo, pinto y listado, es de calidad caliente,
Phaseolus vulgaris L. Frijol enredadera.

Se come el tallo tierno, la flor y la semilla, se cultiva intercalado con maíz, la temporada de crecimiento es de septiembre a diciembre, es de calidad caliente.

En el municipio de Coxquihui Ver. al frijol *P. vulgaris* se le usa también como planta medicinal en el tratamiento de Apostema y Cataratas (Morales y Toledo, 1987).

Al pasar los años las variedades de frijol *P. vulgaris* se han modificado o mantenido según las necesidades cambiantes de los grupos étnicos al ampliar sus áreas agrícolas y al cambiar las condiciones ecológicas especialmente las edáficas.

Las culturas indígenas han mantenido y degenerado la diversidad genética básica, se conserva la mayor parte de variantes eliminando solo aquellas que han podido ser reemplazadas con ventaja por nuevos tipos en los múltiples nichos ecológicos, económicos y culturales del grupo étnico en cuestión. El frijol en condiciones de agricultura de subsistencia generalmente se siembra con maíz y en mezclas o revoltura de semillas, como respuesta a condiciones extremadamente variables lo que propicia un alto grado de cruzamiento natural hasta alcanzar porcentajes de un comportamiento alógamo. Los campesinos aún siembran bajo condiciones ecológicas limitantes y con un uso de insumos reducido, lo que ocasiona erosión en la tierra, teniendo como consecuencia la selección de variedades con capacidad para asegurar una mínima cosecha por parte de los campesinos. Este fenómeno da como resultado un aumento de la variabilidad genética (Hernandez, 1973).

OBJETIVO

En este trabajo se analizarón 6 poblaciones de 4 variedades de Phaseolus vulgaris colectadas en la Sierra Norte de Puebla para :

- 1.- Determinar el número cromosómico $2n$ y corroborar el número básico (x).
- 2.- Elaborar sus cariotipos para establecer si existen diferencias morfológicas en los cromosomas y presencia de constricciones secundarias en los mismos.
- 3.- Determinar si las condiciones ecológicas y de domesticación han influido para que se presente o no variación cariotípica en las poblaciones estudiadas.
- 4.- Determinar los posibles rearrreglos implicados en la variación de los cariotipos de las poblaciones estudiadas.
- 5.- Analizar el papel que han jugado estos cambios citogenéticos en la evolución de Phaseolus vulgaris.

MATERIALES Y METODOS

Las semillas fueron colectadas en el campo a través de agricultores, o traídas de mercados locales de los Municipios del área trabajada. En el mapa se señala su distribución (Figura. 1). Y en la tabla 1 se muestran variedades y poblaciones estudiadas, su procedencia así como datos de colecta. Para su germinación las semillas fueron escarificadas y remojadas en agua destilada durante 24 hrs. En seguida se lavaron 2 veces con agua destilada agitándolas, posteriormente se colocaron en cajas de petri con algodón y papel filtro. Fueron mantenidas en la cámara de germinación a una temperatura de $25 \pm 1^\circ\text{C}$.

Una vez que aparecieron las raíces secundarias, se procedió a pretratarlas; cortando las raíces de 1 a 3 cm de largo, entre las 7:30 y 8:00 am. Se colocaron en una solución del mitostático 8-hidroxiquinolefina a una concentración de 0.002 M por espacio de 5 hrs a $18 \pm 1^\circ\text{C}$ en la obscuridad. Una vez transcurrido este tiempo se procedió a lavarlas y fijarlas con solución Farmer (alcohol etílico absoluto y ácido acético glacial 3:1); manteniéndose en refrigeración a $4 \pm 1^\circ\text{C}$.

Se hidrolizaron las raíces, lavándolas previamente en agua destilada para quitar el exceso de fijador, se colocaron en ácido clorhídrico 1 N a $60 \pm 1^\circ\text{C}$ por espacio de 10 minutos; después fueron colocadas una hora en una solución de feulgen elaborada a base de fucsina básica, según la fórmula propuesta por García (1988) para su tinción.

Para observar los cromosomas, se colocó el meristemo radicular teñido en un portaobjetos, al cual se le agregó una gota de

aceto-orceina al 1% colocando posteriormente el cubreobjetos; el tejido se separó golpeando con la goma del lápiz ligeramente sobre el cubreobjetos. Una vez que se obtuvo una sola capa de células con metafases con cromosomas separados, se aplastaron para observar mejor la morfología de los cromosomas.

Las preparaciones con células completas se hicieron permanentes con la técnica del hielo seco, según (Conger y Fairchild, 1953); Se montaron con bálsamo de Canadá y se dejaron secar una semana en la estufa.

Se escogieron las 10 mejores células por población para hacer el estudio. Una vez analizadas, se tomó fotografía de dos células por población, con un fotomicroscopio Carl-Zeiss optovar 1.25 con un objetivo de 100 x, para realizar los idiogramas y cariotipos. Se amplificaron con una ampliadora Beseler-dichro 67 a una escala de 27mm = 10 μ .

Los dibujos se hicieron con la ayuda de la cámara lúcida (Carl-Zeiss), la clasificación de los cromosomas se hizo de acuerdo a la clasificación propuesta por Naranjo *et al* (1983;1986). Las medidas que se tomaron a los cromosomas fueron las siguientes. La longitud relativa (L.R.) de los cromosomas ha sido representado por el porcentaje promedio longitudinal de los cromosomas con respecto a la longitud total del complemento cromosómico; se puede calcular de la siguiente forma (Shina y Roy, 1979):

$$L.R. = \frac{\text{Longitud de cada cromosoma}}{\text{Longitud total de los cromosomas}} \times 100$$

Se puede determinar si un cromosoma es simétrico o asimétrico

por medio de F% ó TF% si se trata de todo el complemento cromosómico (Shina y Roy, 1979).

T.F% representa el porcentaje promedio de la suma total de la longitud de brazos cortos y la suma total de la longitud del complemento cromosómico, se calcula de la siguiente forma:

$$TF\% = \frac{\text{Total de los brazos cortos de los cromosomas}}{\text{Suma total de la longitud de los cromosomas}} \times 100$$

UBICACION DEL ESTADO DE PUEBLA

(DISTRIBUCION DE LAS POBLACIONES ESTUDIADAS)

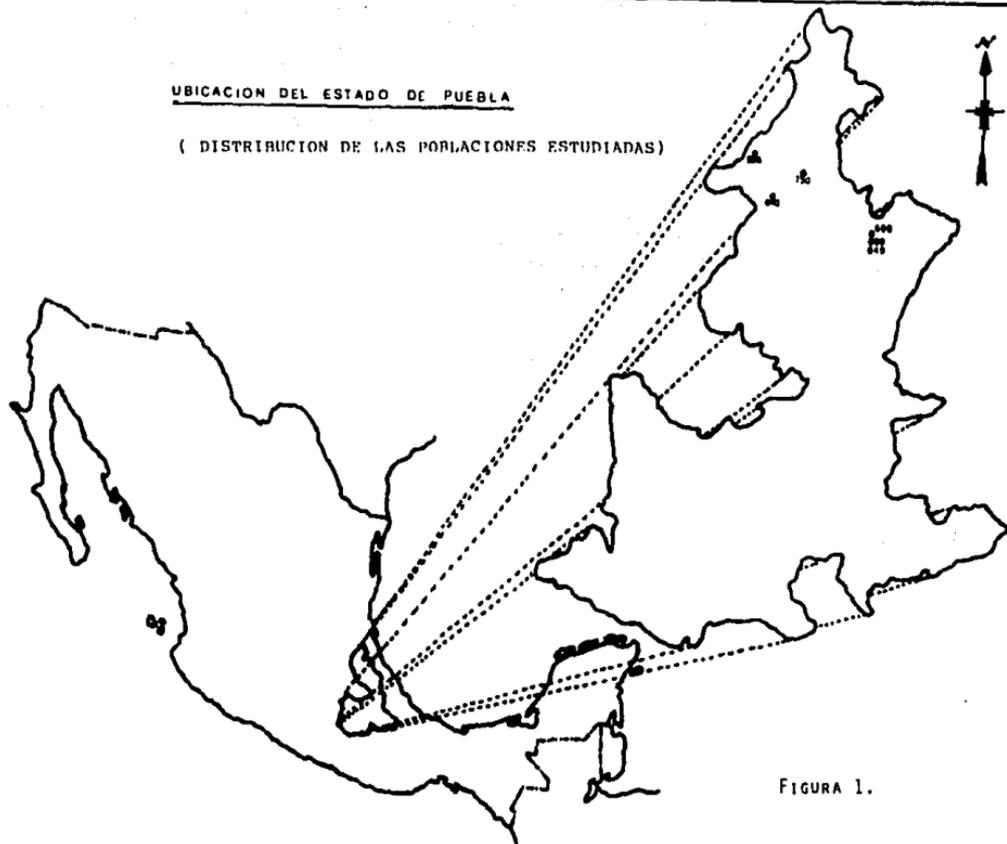


FIGURA 1.

TABLA 1 .

**CARACTERISTICAS ECOLOGICAS, MORFOLOGICAS Y TIPO DE CRECIMIENTO
DE LA SEMILLA DE 4 VARIEDADES DE Phaseolus vulgaris .**

NUMERO DE COLECTA	VARIETADES*	LOCALIDAD	VEGETACION Y CLIMA	ALTITUD	TIPO DE CRECIMIENTO	COLOR DE LA SEMILLA	LARGO Y ANCHO DE LA SEMILLA		NOMBRE DEL COLECTOR
								ANCHO (cm)	
648	Delgado o Nayarit	Municipio de Huamuchinango (4)	Desque mesófilo de montaña. Clima: semicálido húmedo. A(C)m		Mateado	Negro	0.7 - 0.9	0.5 - 0.6	Nigel Angel Martinez Alfaro (N. A. M. A.)
649	Delgado o Nayarit	Yancuictlalpan, Mpo. de Cuetzalan (2)	Selva media subperennifolia Clima: cálido húmedo. A(fm)	540 msnm	Mateado	Negro	0.8 - 1.2	0.5 - 0.6	Francisco Estrada (F. E.)
689	Negro Mateado	Yancuictlalpan, Mpo. de Cuetzalan (2)	Selva media subperennifolia Clima: cálido húmedo. A(fm)	540 msnm	Mateado	Negro	0.8 - 1.0	0.54 - 0.6	Ana Maria Moreno
758	Negro Mateado	Municipio de Amixtlan (3)	Desque mesófilo de montaña en transición. Clima: semicálido húmedo. A(C)m	1200-1230 msnm	Mateado	Negro	0.7 - 1.0	0.54 - 0.7	N. A. M. A.

TABLA 1. (Continuacion)

CARACTERISTICAS ECOLOGICAS, MORFOLOGICAS Y TIPO DE CRECIMIENTO DE LA SEMILLA DE 4 VARIETADES DE Phaseolus vulgaris.

NUMERO DE COLECTA	VARIETADES*	LOCALIDAD	VEGETACION Y CLIMA	ALTITUD	TIPO DE CRECIMIENTO	COLOR DE LA SEMILLA	LARGO Y ANCHO DE LA SEMILLA		NOMBRE DEL COLECTOR
							RANGO (cm)		
688	Majayan	Huahuastla Mpo. de Cuetzalan (2)	Bosque mesófilo Clima: semihúmedo húmedo. A(C)M	1100 msnm	Guía	Marrón con líneas negras	0.7 - 1.14	0.5 - 0.7	F. E.
595	Magueleño	Xelotla Mpo. de Pahuatlan (1)	Bosque mesófilo de montaña. Clima: Semihúmedo húmedo. A(C)M (Efecto de ladera del cerro del Musico).	1200 msnm	Mateado	Negro	0.8 - 1.1	0.5 - 0.7	N. A. N. A.

Clasificación de clima Koepfen mod. por E. García (1978).

* Variedades reconocidas localmente por los informantes

RESULTADOS

Se analizaron 6 poblaciones de 4 variedades de Phaseolus vulgaris L. procedentes del Estado de Puebla. Todas ellas presentaron en número diploide de $2n = 22$ y un $x = 11$ (figuras 2 - 7; figuras 8A - F; 9A - F) Tabla 2.

La población 640 variedad delgado o Nayarit de Huauchinango, y la 649 de la misma variedad procedente de Yancuictlalpan, presentaron un cariotipo constituido por $7M + 4Sm$; de los cuales 2 pares de metacéntricos tienen constricciones secundarias en ambos extremos de los brazos; dos pares de metacéntricos y dos pares de submetacéntricos presentan solo una constricción secundaria (figuras 2 - 3; figuras 8A - B y 9A - B). La única diferencia encontrada en ambos cariotipos es que en la 640 las constricciones secundarias de los submetacéntricos se encuentran en los brazos cortos, mientras que en la 649 se presentan en los brazos largos de los mismos cromosomas.

La población 609 variedad Negro Mateado de Yancuictlalpan y la 750 de la misma variedad procedente de Amixtlan, presentan diferencias cariotípicas significativas. La población 609 tiene un cariotipo constituido por $8M + 3Sm$; de las cuales 3 pares de metacéntricos y un submetacéntrico presentan una constricción secundaria, cabe señalar que esta es la única población en la cual no aparecen constricciones secundarias en ambos extremos de los brazos. La población 750 tiene un cariotipo formado por $4M + 5Sm + 2St$, de los cuales un par de metacéntricos tiene constricción secundaria en ambos extremos de los brazos; en dos pares de metacéntricos, dos pares de submetacéntricos y un par de

subtelocéntricos, se observó solamente una constricción secundaria (figuras 4 - 5; figuras 8C - D y 9C - D).

La población 608 variedad Majayan de Huahuaxtla tiene un cariotipo constituido por $8M + 3Sm$, de los cuales un par de metacéntricos presenta constricción secundaria en los extremos de ambos brazos cromosómicos; en tres pares de metacéntricos y un par de submetacéntricos solo se obtuvo una constricción secundaria (figura 6; figuras 8E y 9E). Como se puede observar esta población y la 609 variedad Negro Mateado presentan igual fórmula cariotípica, con la diferencia de que en la población 608 existe un par de metacéntricos con constricción secundaria en ambos extremos de los brazos y la población 609 carece de esta característica.

La población 695 variedad Napueño de Xolotla presenta un cariotipo formado por $6M + 4Sm + 1St$, de los cuales un par de metacéntricos y otro de submetacéntricos tienen constricción secundaria en ambos extremos de los brazos; mientras que tres pares de metacéntricos y uno de submetacéntricos presentan solamente una constricción secundaria (figura 7; figuras 8F y 9F).

La longitud de los cromosomas analizados en las 6 poblaciones varió en un rango de $0.72 - 2.7 \mu m$ (Tabla 2).

El índice de asimetría determinado por el valor TF% varió en estas poblaciones de TF% = 36 a TF% = 46 (Tabla 2). La población 750 variedad Negro Mateado presentó el valor TF% = 36 lo que indica que presenta mayor proporción de submetacéntricos y telocéntricos que de metacéntricos en su complemento; mientras que la población 608 variedad Majayan presentó un valor TF% = 46

con mayor proporción de metacéntricos que de submetacéntricos y telocéntricos (Tabla 2).

TABLE 2.

NUMEROS CROMOSOMICOS ($2n$), FORMULA CARIOTIPICA, CONSTRICCIONES SECUNDARIAS, LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS E INDICE DE ASIMETRIA DE 4 VARIETADES DE Phaseolus vulgaris.

VARIETADES	NUMERO DE COLICTA	$2n$	FORMULA CARIOTIPICA	CONSTRICCIONES SECUNDARIAS	CONSTRICCION SECUNDARIA EN LOS 2 EXTREMOS DEL CROMOSOMA	INTERVALO DE LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS (μm)	INDICE DE ASIMETRIA (x)
Belgado o Magarit	688	22	$7n + 4b_n$	$4n \ 2b_n$	$2n$	0.92 - 1.55	42
Belgado o Magarit	689	22	$7n + 4b_n$	$4n \ 2b_n$	$2n$	1.6 - 2.5	39.62
Negro Matando	689	22	$8n + 2b_n$	$3n \ 1b_n$		1.29 - 2.09	45
Negro Matando	758	22	$4n + 5b_n + 2c_n$	$3n \ 2b_n \ 1c_n$	$1n$	1 - 2.3	36
Malayan	688	22	$8n + 3b_n$	$4n \ 1b_n$	$1n$	1.2 - 2.7	46
Maguelono	595	22	$6n + 4b_n + 1c_n$	$4n \ 2b_n$	$1n \ 1b_n$	1.2 - 2.35	48



FIGURA 9. CARIOTIPOS DE 4 VARIETADES DE *Phaeoecolus vulgaris* L. $2n = 22$.

A) POBLACIÓN 640

B) POBLACIÓN 649

C) POBLACIÓN 609

D) POBLACIÓN 750

E) POBLACIÓN 608

F) POBLACIÓN 595

LA BARRA EQUIVALE A 5 µm

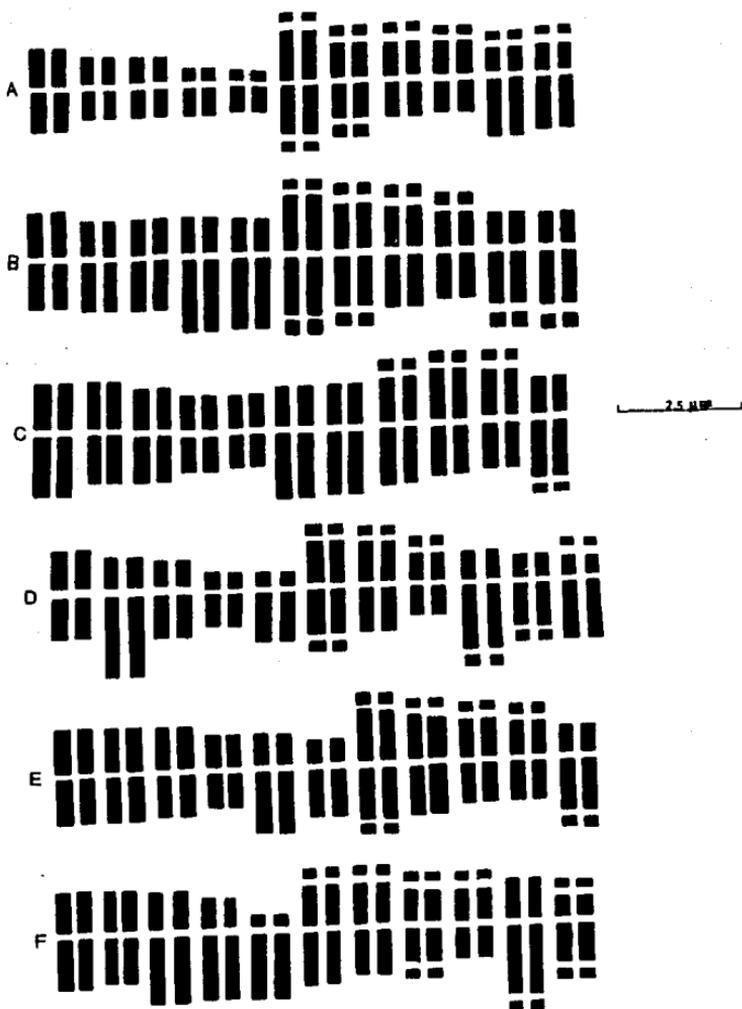


FIGURA 8. IDIOGRAFAS DE 6 VARIIDADES DE *EUSSELMUS VULGARIS* L. 2x = 22.

A) POBLACIÓN 620
 B) POBLACIÓN 649
 C) POBLACIÓN 609
 D) POBLACIÓN 750
 E) POBLACIÓN 698
 F) POBLACIÓN 695

LA BARRA REPRESENTA A 2.5 μ M.



FIGURA 2. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 640 VARIEDAD DELGADO Ó NAYARIT DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2n = 22$. LOS NÚMEROS 1 Y 2 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS; 3 Y 4 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; 5 Y 6 INDICAN SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.



FIGURA 3. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 649 VARIEDAD: DELGADO 6 NAYARIT DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2N = 22$. LOS NÚMEROS 1 Y 2 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS; 3 Y 4 METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; 5 Y 6 SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.

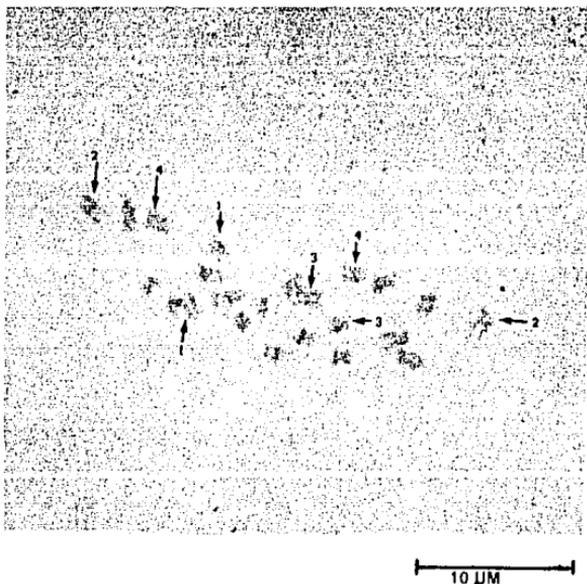


FIGURA 4. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 609 VARIEDAD NEGRO MATEADO DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2n = 22$. LOS NÚMEROS 1, 2 Y 3 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA Y EL NÚMERO 4 SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.

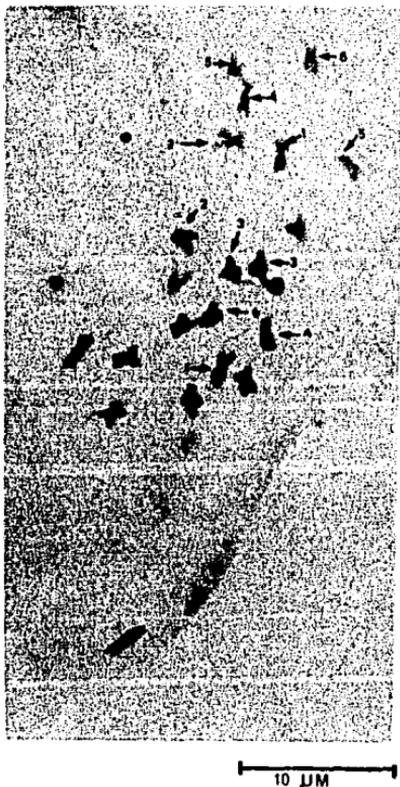
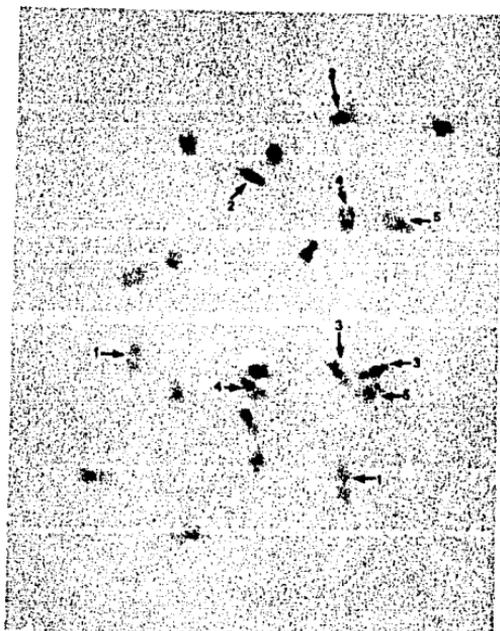


FIGURA 5. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 750 VARIEDAD NEGRO MATEADO DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2n = 22$. EL NÚMERO 1 INDICA METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS; 2 Y 3 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; 4 Y 5 SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; 6 SUBTELOCÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.



10 μ M

FIGURA 6. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 608 VARIEDAD MAJAYAN DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2N = 22$. EL NÚMERO 1 INDICA METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS; LOS NÚMEROS 2,3 Y 4 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; Y EL NÚMERO 5 INDICA SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.

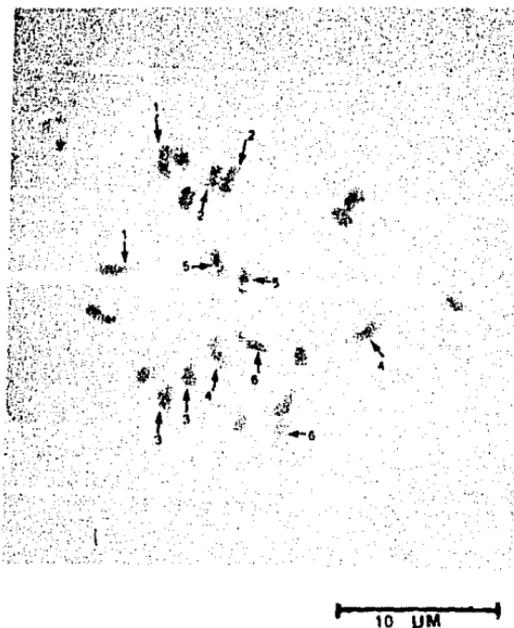
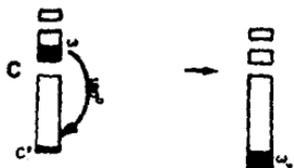
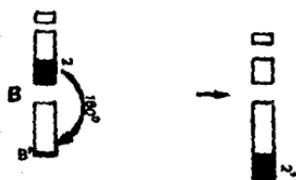
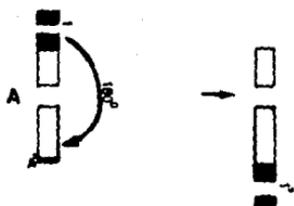
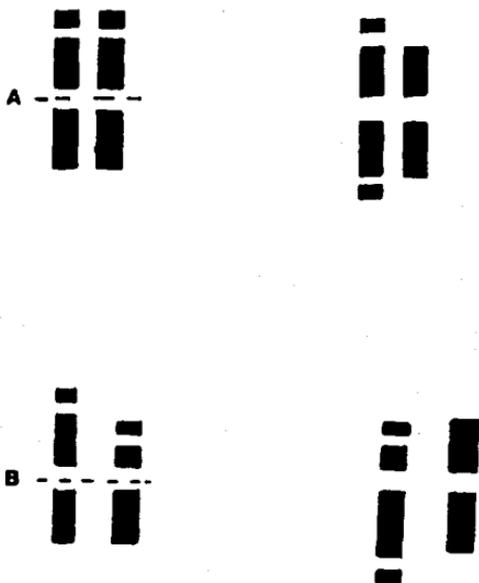


FIGURA 7. CÉLULA SOMÁTICA DE PHASEOLUS VULGARIS DE LA POBLACIÓN 595 VARIEDAD NAPUALEÑO DONDE SE APRECIA EL NÚMERO CROMOSÓMICO $2N = 22$. LOS NÚMEROS 1, 2 Y 3 INDICAN METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; EL NÚMERO 4 INDICA METACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS; EL 5 INDICA SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA; Y EL 6 INDICA SUBMETACÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS EXTREMOS DE LOS BRAZOS.



POSIBLE MECANISMO DE:

- A) FORMACIÓN DE SUBMETACÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA, A TRAVÉS DE DELECIÓN (A') EN METACÉNTRICO Y POSTERIOR INVERSIÓN PARACÉNTRICA (1,1').
- B) FORMACIÓN DE SUBMETACÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN BRAZOS CORTO A TRAVÉS DE DELECIÓN (B') EN UN METACÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA Y POSTERIOR INVERSIÓN PERICÉNTRICA (2,2').
- C) FORMACIÓN DE SUBTELOCÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN BRAZO CORTO, A TRAVÉS DE DELECIÓN (C') Y POSTERIOR INVERSIÓN PERICÉNTRICA (3,3').



POSIBLE MECANISMO DE:

- A) FORMACIÓN DE METACÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS BRAZOS, A TRAVÉS DE FISIÓN Y POSTERIOR FUSIÓN CÉNTRICA EN META CÉNTRICOS HOMÓLOGOS CON UNA CONSTRICCIÓN SECUNDARIA.
- B) FORMACIÓN DE SUBMETACÉNTRICO CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN AMBOS BRAZOS, A TRAVÉS DE FISIÓN Y POSTERIOR FUSIÓN CÉNTRICA DE UN METACÉNTRICO Y UN SUBMETACÉNTRICO NO HOMÓLOGOS CON CONSTRICCIÓN SECUNDARIA EN UN EXTREMO DE LOS BRAZOS.

DISCUSION

El número diploide determinado en este trabajo para las 6 poblaciones de 4 variedades de *Phaseolus vulgaris* es de $2n = 22$; lo cual es congruente con los reportes para esta especie publicadas por Kawasami, 1930; Malinowski, 1935; Senn, 1938; Takagi, 1938; Berger et al., 1958; Shibata, 1962a; Thomas, 1964; Merechal, 1965; Ayonoadu, 1974; Shina & Roy, 1979; Sarbhoy, 1980; Haq et al., 1980. Este número también ha sido encontrado para 31 especies del género (Bolkhovskith, 1969; Golblatt, 1981; 1984) Evans (1979) y Sarbhoy (1980) reportan para el género *Phaseolus* un número básico de $x = 11$, lo cual coincide con nuestros resultados y es indicativo que el género es muy estable en cuanto a número cromosómico se refiere.

En este estudio no se observaron aneuploidias o poliploidias; en la literatura las poliploidias han sido poco reportadas para el género *Phaseolus*, solo Dana (1964) y Sarbhoy (1980) han observado en especies aloploidias silvestres la presencia de tetraploides $2n = 44$. En virtud de esto podemos sugerir que la poliploidía es un mecanismo que ha tenido poca trascendencia en la evolución del género, y es posible que esto mismo suceda para las variedades de *P. vulgaris* aquí analizadas.

Como se muestra en la Tabla 2 las poblaciones 640 y 649 de la variedad Delgado o Nayarit presentan una fórmula cromosómica de $7M + 4Sm$ con el mismo número de constricciones secundarias, sin embargo en los 2 pares de submetacéntricos de la 640 las constricciones secundarias se observaron en los brazos cortos, mientras que en la 649 se observan en los brazos largos de estos

mismos cromosomas.

Las poblaciones 609 y 750 de la variedad Negro Mateado presentan diferencias cariotípicas significativas. La primera tiene una fórmula cariotípica de $8M + 3Sm$ y la segunda de $4M + 5Sm + 2St$; también existe diferencia en cuanto al número y posición de las constricciones secundarias.

La población 608 variedad Majayan presenta una fórmula de $8M + 3Sm$, es importante resaltar que su fórmula es igual a la fórmula de la población 609 variedad Negro Mateado a pesar de ser diferentes variedades.

La población 595 variedad Napueleño con fórmula $8M + 4Sm + 1St$ presenta al igual que las 640 y 649 variedad Delgado o Nayarit y la 750 variedad Negro Mateado una alta proporción de submetacéntricos y subtelocéntricos. El origen de estos cromosomas puede considerarse a partir de metacéntricos, en los cuales se llevaron a cabo inversiones paracéntricas y pericéntricas como se muestra en el Esquema 1.

Shina & Roy (1979) han propuesto que la aparición de submetacéntricos y telocéntricos en cariotipos de *P. radiatus*, *P. sublubatus*, *P. aurea* y *P. torusus*, han sido debidos a deleciones que han reducido la talla de los brazos, y a inversiones pericéntricas que han cambiado la posición del centrómero. Así mismo Homma (1968) reporta la aparición de inversiones paracéntricas en híbridos de *P. vulgaris*.

Esas inversiones paracéntricas y pericéntricas pudieron haber causado también la variación en la posición de las constricciones secundarias en los submetacéntricos de las poblaciones 640 y 649 de la variedad Delgado o Nayarit.

Sarbhoy (1980) estudió 15 especies de *Phaseolus*, entre ellas dos poblaciones de *P. vulgaris*. El encuentro un cariotipo igual para las poblaciones de *P. vulgaris*, sin embargo hubo variación en la proporción de submetacéntricos y telocéntricos con respecto a las otras especies del género que analizó. Así mismo propone que la disminución evidente en el largo de la cromátina de éstas especies, es un factor determinante en su evolución. Particularmente reporta para *P. vulgaris* una fórmula cariotípica de $8M + 3Sm$, sugiere que al presentar esta especie un cariotipo simétrico es más primitiva que las otras especies analizadas, las cuales presentan cariotipos más asimétricos. Finalmente plantea que los grandes metacéntricos de *P. vulgaris* por deleciones en regiones heterocromáticas de la parte distal de los brazos, incluyendo constricciones secundarias y grandes nudos, originan la formación de submetacéntricos y telocéntricos.

De las poblaciones analizadas en este trabajo sólo en la población 608 variedad Majayan y 609 variedad Negro Mateado se presentó una fórmula cariotípica igual a la reportada por Sarbhoy para *P. vulgaris*.

En 5 de las poblaciones estudiadas con excepción de la 609 se presentan cromosomas metacéntricos y submetacéntricos con constricción secundaria en ambos extremos de los brazos (Tabla 2). Este tipo de cromosomas son raros, se han observado en material experimental de cebada (Nicoloff *et al.*, 1977 cit por Kenton, 1988) y en tomate (Quiros, 1976), sin embargo también se han observado en la naturaleza en especies de *Datura* (Palomino, 1988). La función y significado de estos cromosomas no ha sido

bien explorada. Kenton (1988) estudiando Gibasis pulchella los ha evidenciado en híbridos heterocigotos que presentan cromosomas con constricciones secundarias en ambos extremos de los brazos, que se formaron a través de fisiones y fusiones céntricas. En la metafase I de la meiosis se forman cromosomas bivalentes normales pero otros forman anillos; cuando estos cromosomas fueron tratados con Giemsa para obtener su patrón de bandas C, fue fácil para Kenton evidenciar en estos híbridos las fisiones y fusiones céntricas, que no necesariamente involucraban a los brazos completos de los cromosomas. Así mismo al marcarlos con nitrato de plata encontró que la actividad del organizador nucleolar es dominante en los dos extremos de los cromosomas.

En este trabajo es la primera vez que se reporta para el género Phaseolus la aparición de estos cromosomas con constricción secundaria en ambos extremos de los brazos cromosómicos; posiblemente se han formado como ya se ha sugerido a través de fisiones y fusiones a nivel del centrómero, entre cromosomas homólogos y no homólogos (Esquema 2) como lo reporta Kenton para Gibasis pulchella. Este mecanismo de formación de cromosomas con constricciones secundarias en ambos extremos de los brazos, puede estar presentándose en las variedades de P. vulgaris estudiadas en este trabajo, evidenciando el alto grado de hibridación existente entre ellas.

Todas las poblaciones de las variedades estudiadas en este trabajo presentaron un alto número de cromosomas con satélites o constricciones secundarias en un extremo de los brazos. Schweizer et al (1979) al estudiar el género Anacyclus propone que el cambio de vida de planta perene a planta anual es acompañado

de ciertos cambios cromosómicos con tendencia a aumentar el número de cromosomas nucleolares y a un aumento de cromosomas con satélite, lo que a su vez se acompaña de un aumento en el contenido del ARN. Sthal (1981) propone que el ADN satélite tiene como una de sus funciones el facilitar los rearrreglos estructurales, lo que de alguna manera permite por este mecanismo la evolución de los cariotipos, por favorecer la presencia de traslocaciones viables, así como facilitar la atracción de cromosomas no homólogos para establecer proximidad entre regiones cromosómicas que son relativamente funcionales.

Por otro lado Goswami (1979) que estudió 32 variedades de *P. mungo* L. reconocida por otros autores como *V. mungo* Hepper (1929). Y Munian et al (1985) que analizó 16 cultivos de *P. acutifolius*. También encontraron diferencias cariotípicas en las poblaciones que estudiaron. Ellos proponen que la aparición de satélites, cromosomas submetacéntricos y telocéntricos en un mismo complemento cromosómico, sugiere un origen reciente de las variedades estudiadas, y que dichos cambios pudieron haber favorecido el proceso de evolución de las especies originando estas variedades.

Suponemos que en estas variedades de *P. vulgaris* mexicano existe un alto grado de hibridación natural como lo propone Miranda (1974) quien afirma que *P. vulgaris* es una especie anual autógena, sin embargo, el cruzamiento natural puede presentarse en diferentes grados según la variedad, la distancia entre las plantas, las condiciones ambientales de la localidad y de la época del año. También se ha observado que el porcentaje de

cruzamiento es mayor en variedades cultivadas que en las silvestres, y esto guarda relación con la diversidad genética que presenta la especie.

Así mismo Hernández (1973) puntualiza que el hombre hace mucho manejo de las semillas de frijol, transportandolas de un sitio a otro, así como sembrandolas con maíz y en mezclas de semillas como respuesta a condiciones ecológicas extremadamente variables, lo que propicia un alto cruzamiento natural hasta alcanzar un porcentaje de cruzamiento alógamo. También afirma que las variedades cosechadas hace 25 años todavía existen, y que nuevas recombinaciones han aparecido y que éstas a su vez se han conservado según las necesidades cambiantes de los grupos étnicos al ampliar sus áreas agrícolas y al cambiar las condiciones ecológicas, especialmente las edáficas.

CONCLUSIONES

- 1.- El número diploide de las variedades estudiadas es de $2n = 22$ con un número básico de $x = 11$, no habiendo encontrado aneuploidías o poliploidías.
- 2.- Existen diferencias en los cariotipos de las variedades analizadas, particularmente en la porción de metacéntricos, submetacéntricos, telocéntricos y aparición de constricciones secundarias, lo que sugiere que se trata de variedades con un origen reciente.
- 3.- Las modificaciones que ha sufrido el cariotipo de las poblaciones son debidas a deleciones, inversiones paracéntricas y pericéntricas, así como a fisiones y fusiones céntricas sin modificar el número básico.
- 4.- Por primera vez se reporta para *Phaseolus vulgaris* la presencia de cromosomas con constricción secundaria en ambos extremos de los brazos, lo que indica que existe un alto grado de hibridación natural entre las variedades. Esta hibridación ha sido favorecida por el manejo que el hombre le da a la especie en virtud de su uso para la alimentación.

BIBLIOGRAFIA

- Arispe, L. 1972. La Sierra de Puebla. Artes de Méx. Méx. 120pp.
- Ayala, F.J. y J.A. Kiger. 1980. Modern Genetics. The Benjamin Cumming. Company, Inc., USA: 35-123.
- Babcock, E.B. y D.R. Cameron. 1934. Chromosome and Phylogeny in *Crepis* II the Relationships of 108 Species Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. 6: 287-324.
- Battaglia, E. 1964. Cytogenetics of B Chromosomes. Caryologia. 17: 245-249
- Beadle, G.W. y E.L. Tatum. 1941. Genetic Control of Biochemical Reactions in Neurospora. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 27:499-506.
- Benzer, S. 1957. Fine Structure of a Genetic Region in Bacteriophage. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 41: 344-354.
- Berger, C.A., Witkus, E.R., Mc. Mahon, R.M. 1958. Cytotaxonomic Studies in the Leguminosae. Bull. Torrey Bot. Club, 85, 6:405-414.
- Brenner, S., Jacob, F y Meselson, M. 1961. An Unstable Intermediate Carrying Information from Genes to Ribosomes for Protein synthesis. Nat. Lond 190:576-581.
- Bolkhovskith, et al., 1969. Kromosomye Chisia Tsvetkovij Rastenyi. Otto Koelz Science Publishers. 926pp.
- Bukasov, S.M. 1931. The Cultivated Plants of Mexico, Guatemala and Colombia. Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Breed, Suppl. 47: 1-553.
- Burkart, A. 1952. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y

Cultivadas. 2a. Ed. Buenos Aires. 569pp.

Caballero, S.L. 1984. Plantas comestibles utilizadas en la Sierra Norte de Puebla por Totonacos y Nahuas: Tuzamapan de Galeana y Santiago Yancuictlalpan, Pue. Tesis. Iztacala. Edo. de Méx.

Clausen, J., Keck, D.D. y Hiesey, W.M. 1945. Experimental Studies on the Nature of Species. I. Efectes of Varial Enviroments on Western Nort Americal Plants. Carnegie Inst. of Wash. Publ. No 520. Wash, D.C. 1-452.

Conger, A.D. and Farichild, L.M. 1953. A Quick Freeze Method for Making Smear Slides Permanent Stain. Technol. 28: 281-283.

Dana, S. 1964. Interspecific Cross Between tetraploid Phaseolus Species and P. ricciardianus Ten Nucleus 7: 1-10.

1965. Phaseolus aureus Roxb. x. Tetraploid Phaseolus Species Cross. Rev. de Biol. 5: 109-114.

1966a. Cross Between Phaseolus aureus Roxb a P mungob. Genet. 37: 249-274.

1966b Chromosome Diferentiation in Tetraploid Phaseolus Species and Phaseolus ricciardianus. Ten Nucleus 9: 97-101.

1966c Cross Between Phaseolus aureus Roxb a P ricciardianus Ten. Genet. lber. (in press)

1966d. Species Cross Betwen Phaseolus aureus Roxb and Phaseolus trilobus Ait. Cytologia 31: 176-187.

Darlington, C.D. 1929. Chromosome Behaviour and Structural Hybridity in the Tradescantiae. J. Genet. 21: 207-286.

De Candolle, A. 1886. Origin of Cultivated Plants. 2a ed. Lond.

- Dobzhansky, T. 1980. Evolution. E.D. Omega. Barcelona. 558pp.
- Dyer, J. 1979. Investigating Chromosomes. Eduard Arnold. London
1a. edición 215pp.
- Evangelista, O.V; Mendoza, C.M. 1989. Calendarios Agrícolas en
Cuatro Ejidos del Municipio de Coxquihui, Ver. Tesis. Ciencias
UNAM. 249pp.
- Evans, A.M. 1979. Evolution of Crop Plants. S.C.D. Aicta FRSE
Fibiol. Lond. 168-172.
- Frankel. O.H. 1978. Conservation of Crop Genetic Resources and
their Relatives: an Over View. In Conservation and
Agriculture. ed.J.G. Hawkes. Lond. pp. 123-149
- García, A. 1988. Técnicas y procedimientos de citogenética
vegetal. Tercera Edición. Postgraduados, Chap. Méx. 196pp.
- Goswami, L.C. 1979. Karyological Studies of Thirty Two Varieties
of Black Gram (Phaseolus mungo L.). Cytologia 44: 549-556.
- Haq, M.N. G.R. Lane y J. Smartt. 1980. The Cytogenetics of
Phaseolus vulgaris L., Phaseolus coccineus L. their
Interspecific Hybrids, Derived Amphyploid and Backcross Progeny
in Relation to their Potential Exploitation in Breeding.
Cytol. 45: 791-798.
- Hawkes, J.G. 1983. The Diversity of Crop Plants. Harvard
University. Press Lond.
- Hernández, X.E. 1973. Commentary upon: Plant Introduction and
Germoplasm of Phaseolus vulgaris and Other Food Legumes in
Latin America. Centro Internacional de Agricultura Tropical.
Cali, Colombia. Serie 2 E. pp 253-258.
- Hernández, X. E; . 1979. Etnobotánica. pág 113-138. En
Contribuciones al Conocimiento del Frijol (Phaseolus) E. Mark

Engleman Ed. Col. de Postgraduados Chap. Méx.

- Homna, S. 1968. Inversion in the Chromosomes of Phaseolus vulgaris. Cytol. 33:78-81.
- Hutchinson, J. 1964. The Genera of Flowering Plants. Dicotyledones. Claren Don Press Oxford. pp 434-454.
- John, B., and Lewis, K.R. 1968. The Chromosome Cycle in Mitosis. Protoplasmatología, VIB, Springer - Verlag. 206p.
- Jones, K. 1977. The Role of Robertsonian Change in Karyotype Evolution in Higher Plants. Chromosomes Today, 6: 121-129.
- Jones, K. 1978. Aspects of Chromosome Evolution in Higher Plants. In Advances in Botanical Research, H.W. Woolhouse (ed) Academic Press. Lond. 216pp.
- Kaplan, L. 1965. Archaeology and Domestication in American Phaseolus Beans. Econ. Bot., 19: 358-366.
- Kaplan, L., T.F. Linch. and C.E. Smith. C.E. 1973 Early Cultivated Beans Phaseolus vulgaris from an Intermontane Peruvian Valley. Sci. N.Y. 179: 7-76.
- Kato, Y.T. 1978. La Investigación Básica en el Plasma Germinal en Recursos Genéticos Disponibles a México. SOMEFI. Chap. Méx.
- Kawakami, I. 1930. Chromosome Numbers in Leguminosae. Bot. Mag (Tokio), 44, 522: 319-328.
- Kenton, A. 1986. Importancia de los Cromosomas en la Especiación y Evolución como base para el Conocimiento y Caracterización de Especies Vegetales con Valor Potencial. pag. 11-36. En la Aplicación de la Citogenética en el Conocimiento Biológico de los Recursos Vegetales en México. III Seminario Maximino Martinez. Jard. Bot. del Inst. de Biol. U.N.A.M.

- Kenton, A.Y. 1988. The Origin of Ring Formation and Self Compatibility in Gibasis pulchella (Commelinaceae). in: P.E. Brandham Ed. pag 76-84 Her Majesty Stationery Office, Lond.
- Krishnan, R. y D.N. De. 1968a. Cytogenetical Studies in Phaseolus. I. Autotetraploid P. aureus x a Tetraploid Species of Phaseolus and the Back-Crosses. Ind. J. Genet. and Pl. Breed. 28: 12-22.
- 1968b Cytogenetical Studies in Phaseolus II. Phaseolus mungo x tetraploid Phaseolus Species and the Anfliploid. Ind. J. Genet. and Pl. Breed 28: 23-30.
- Lacadena, J.R. 1981. Genética. A.G.E.S.A., Madrid 1303pp.
- Levan, A., K. Fredga. y A. Sandberg. 1964. Nomenclature for Centromeric Position on Chromosomes. Hereditas. 52: 201-219.
- Levitzky, G.A. 1931. Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed. 27: 103-169.
- Malinowski, E. 1935. Studies on Hybrid Vigour in Phaseolus vulgaris L. Savi-Zeitschr. Induckt. Abstamm. U. Ververbungslehre, 70, 1: 96-124.
- Marechal, R., Otoul, E. 1965. Contribution a' L'etude Cytotaxonomique des Papilionaceae Phaseoleae Phaseolinae. I. Observation's sur Quatre Espe'ces de Holichos L. et sur Haydonia triphylla R. Wilezeck. Bull. Jard. Bot. (Bruxelles), 35, 1: 73-84.
- Miranda, S. 1959. Estudio Biosistemático para Definir el Fenómeno de Infiltración Genética entre Phaseolus coccineus L. y Phaseolus vulgaris L. Tesis Profesional. Esc. Nac. Agric. Chap. Méx. 89pp.
- Miranda, S. 1974. Evolutionary Genetics of Wild and Cultivated

Phaseolus vulgaris L. and Phaseolus coccineus L. Tesis

de Ph. D. Cambridge Univ. Lond. 213pp.

- Morales, G.G.; Toledo, O.G. 1987. Contribución a la flora Medicinal y Medicina Tradicional del Municipio de Coxquihui, Ver. Tesis. Ciencias UNAM. Mex. 394pp.
- Muller, H.J., Herzkowitz, I. 1954. Concerning the Healing of Chromosome Produced by Breakage in *Drosophila Melanogaster*. Amer. Naturalist. 88: 177-208.
- Munian, M., Subramunian, D. 1985. Karyological Studies of Sixteen Cultivars of Tepary Bean Phaseolus acutifolius A. Gray. Cytol. 50: 501-512.
- Muntzing, A. 1954. Cytogenetics of Accessory Chromosomes (B-Chromosomes). Caryologia, Vol. Suppl. 6: 282-301.
- Muntzing, A. 1974. Accessory Chromosomes. Ann. Rev. Genet. 8: 243-266.
- Naranjo, C.A.L. y P.E. Poggio. 1983. Practical Method of Chromosome Classification on the Basis of Centromero Position Genet 62: 51-53.
- Naranjo, C.A.L. 1986. A New Template for Direct Morphological classification of Chromosome. Darwiniana 27 (1-4): 39-41.
- Ortega, P.R. 1973. Variación en Maíz y Cambios Socioeconómicos en Chiapas, Méx. 1946-1971. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, E.N.A. Chap. Méx
- Palomino, G., Mercado, P. 1983. Cytological Studies in the Genus Oxyrhynchus (Leguminosae). Kew Chromosome Conference 11 George Allen & Unwin.
- Palomino, G., Mercado, P. y Ramamoorthy, P.P. 1986. Chromosom of

Salvia subgenus Calosphaea. A Preliminary Report. *Cytologia*

51:381-388.

- Palomino, G. 1986. Estudios Citogenéticos como Apoyo al Conocimiento de los Recursos Genéticos. pag 82 - 85. En la Aplicación de la Citogenética en el Conocimiento Biológico de los Recursos Vegetales en México. III seminario Maximino Martínez. Jard. Bot. del Inst. de Biol. U.N.A.M.
- Palomino, G., Lechuga, Z. y Scheinvar, L. 1987. Estudio Citogenético de dos Especies y una Variedad del Género Nictocereus (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México. 48.
- Palomino, G. y Romo V. 1988. Karyotypical Studies in Two Mexican species of Echeandia Ort. (Liliaceae) the South. Nat. Vol 33 (3): 382 - 384.
- Palomino, G., Viveros, R. and Bye, R. 1988a. Cytology of Five Mexican Species of Datura L. (Solanaceae). The Southwestern Naturalist 33 (1) : 85-90.
- Palacios E.J. 1917. Puebla su Territorio y sus Habitantes. Talleres Gráficos de Fomento. Méx. 748pp.
- Puertas, M.J. 1975. B. Chromosomes. Ser Monog. Dept. Genética. Fac. Biol. Univ. Complutense, Madrid. No 2.
- Puig, R. 1976. Vegetacion de la Huasteca, Mexique. Mision Arqueologique et Etnologique Francaise au Mexique. Mexico Etudes Mesoamericaines Vol. V. 531 pp.
- Purseglove, J.W. 1968. Tropical Crops: Dicotyledons I. Lond. 284-310
- Rieger, R., Michaelis, A., y Green, M.M. 1982. Diccionario de Genética y Citogenética Clásica y Molecular. Ed. Alhambra

- España. 647pp.
- Kzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa. Méx. 432pp.
- Sarbhoj, R.K. 1977. Cytogenetical Studies in the Genus Phaseolus Linn. III Evolution in the Genus Phaseolus. Cytologia 42:401-413.
- Sarbhoj, R.K. 1980. Karyological Studies in the Genus Phaseolus Linn. Cytologia. 45: 363-373.
- Schweizer, D., Ehrendorfer, F. 1976. Giemsa banded Karyotypes, Systematics, and Evolution in Anacyclus (Asteraceae - Anthemidae). Plant. Syst. Evol. 126 (2): 107-148.
- Senn, H. A. 1938b. Chromosome Number Relationship in Leguminosae. Bibl. Genet. 12:175-336.
- Shibata, K. 1962. Estudio Citológicos de plantas Colombianas Silvestres y Cultivadas. J. Agric. Sci. Tokyo. Nogyo Daigaku. 8:48-62.
- Shina, S.S.N. and H. Roy. 1977. Cytological Studies in the genus Phaseolus I Mitotic Analysis in Fourteen Species. Cytologia 44: 191-199.
- Smith y Keary, P.F. 1979. Genética, Estructura y Función. Publicaciones S.A. México.
- Srivastava, L.M. 1963. Cytogenetical Studies in Certain Species of Vicia. Cytol. 28:154-169.
- Stahl, A. 1981. Le He'te'rochromatine. Ann Ge'ne't. 24, No 2. 69 - 77.
- Stebbins, G.L. 1971. Chromosomal Evolution in the Higher Plants. Addison - Wesley Publ. CD. Menlo Park (Calif). 216pp.
- Sutton, W.S. 1903. The Chromosomes in the Hereity. Biol. Bull. 4:231-251.

- Swanson, C.P. 1957. Cytology and Citogenetics. Prentice Hall, Englewood Cliffs. N.J.
- Swanson, C.P. 1960. Cytology and Cytogenetics. Macmillan. & Co.Ltd. Lond. 566pp.
- Takagi, N. 1938. A List of Chromosome Number in Some Ornamental Plants Bull Miyazaki. Coll. Agric. Forest, 10: 83-87.
- Tamayo, J. 1962. Geografía General de México. Inst. Méx. de Invest.Econ. Geografía Física tomos I y II 535pp.
- Thomas, H. 1964. Investigations in to the Inter-relationships of Phaseolus vulgaris L. and P. coccineus Lam. Genet, 35, 1: 59-74.
- Vavilov, N.I. 1949/50. The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants. Chronica Botanica Co., Waltham, Massachusetts.
- Verdcourt, B. 1970. Kew Bull. 24:507.
- Villaseñor, M.R. 1988. Etnobotánica de Plantas Comestibles en dos comunidades: San Pablito y Xolotla en la Sierra Norte de Puebla. Tesis. Ciencias UNAM. Méx.
- Westphal, E. 1974. Pulses in Ethiopia, Their Taxonomy and Agricultural Significance. Phaseolus. Agric. Res. Rep. Wageningen. 815: 126-176.
- White, M.J.D. 1973. Animal Cytology and Evolution, 3 rd ed., Cambridge University Press, Cambridge.