



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**POLIPLOIDÍA EN LAS ASTERACEAE EN LA
RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE
SAN ÁNGEL, MÉXICO, D.F.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(S I S T E M Á T I C A)

P R E S E N T A

FABIOLA

SOTO

TREJO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

MÉXICO, D.F.

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



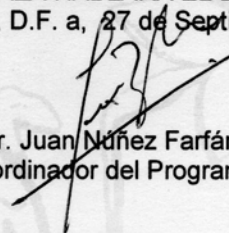
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de agosto de 2007, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) de la alumna **FABIOLA SOTO TREJO** con número de cuenta **96192023** con la tesis titulada: **"POLIPLOIDÍA EN LAS ASTERACEAE EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, MÉXICO, D.F."**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**.

Presidente: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán
Vocal: Dr. Armando García Velázquez
Secretario: Dr. José Luis Villaseñor Ríos
Suplente: Dra. Silvia Castillo Argüero
Suplente: Dra. Guadalupe Palomino Hasbach

Sin dudar de su atención, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 27 de Septiembre de 2007.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

Mis agradecimientos al Posgrado en Ciencias Biológicas por su apoyo durante el desarrollo y la culminación del presente proyecto de investigación.

La presente tesis se realizó con el apoyo de la beca de posgrado otorgada por Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con el número de registro de becario 197991 durante el periodo de agosto de 2005 a junio de 2007.

Agradezco de manera especial a los miembros del Comité tutorial: Dr. Armando García Velásquez, Dra. Guadalupe Palomino Hasbach y Dr. José Luis Villaseñor Ríos por su interés y su apoyo durante el desarrollo de este proyecto.

**ESTE TRABAJO SE REALIZO GRACIAS A LAS
FACILIDADES OTORGADAS POR EL
LABORATORIO DE CITOGENÉTICA DEL JARDÍN
BOTÁNICO Y EL INSTITUTO DE BIOLOGÍA DE LA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO,
UNAM.**

DEDICATORIA

A mi esposo, Luis, por su amor, comprensión, paciencia, apoyo y por ser parte de mi vida.

A mis padres, Enriqueta y Héctor, por su confianza, su apoyo y su infinito amor.

A mis hermanos, Karla y Héctor, por su amor y alegría.

GRACIAS.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo no hubiera sido posible sin la participación de las personas que me brindaron su apoyo incondicional. GRACIAS.

A mi comité tutorial por su invaluable participación en el desarrollo de este trabajo: al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por su interés, apoyo y dedicación durante el desarrollo de este proyecto; a la Dra. Guadalupe Palomino Hasbach por estar siempre dispuesta a apoyarme y al Dr. Armando García Velázquez por sus comentarios críticos a este trabajo.

A mis sinodales: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán y Dra. Silvia Castillo Argüero por sus valiosas observaciones para mejorar este trabajo.

Al Secretario Ejecutivo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Dr. Antonio Lot Helgueras por las facilidades otorgadas para trabajar en la reserva.

Al Biól. Enrique Ortiz Bermúdez por su ayuda y su apoyo durante la recolecta del material biológico, así como en la elaboración de mapas y bases de datos.

Al M. en C. Javier Martínez Ramón por su dedicación y su apoyo en el aprendizaje de las técnicas citogenéticas, la toma de fotografías y por sus valiosos comentarios.

A la Biól. Ingrid Brunner Caligaris por su apoyo en la limpieza y germinación de semillas y por su amistad.

Al Dr. Ignacio Méndez por su valiosa ayuda en la realización de los análisis estadísticos.

A la Coordinadora de Bibliotecas del Instituto de Biología Georgina Ortega Leite por su ayuda en la obtención de material bibliográfico.

A la Auxiliar de Posgrado Rocío González Acosta por su amable atención y ayuda en todo lo relacionado con los trámites de Posgrado.

A mis amigos Alejandra, Elisa, Esther, Julián, Norma, Mónica, Oyuki y Verónica por su amistad incondicional, gracias por los momentos juntos.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	5
HIPÓTESIS.....	19
OBJETIVOS.....	19
ÁREA DE ESTUDIO	20
MATERIAL Y MÉTODOS.....	22
RESULTADOS.....	26
DISCUSIÓN.....	52
CONCLUSIONES.....	64
LITERATURA CITADA.....	66
GLOSARIO.....	80
APÉNDICE 1.....	82

RESUMEN

La poliploidía (presencia de tres o más juegos cromosómicos completos), es considerada un mecanismo importante en la evolución y diversificación de las plantas. Este proceso está generalmente asociado con el origen de nuevas adaptaciones y con eventos de especiación. Para Asteraceae y la mayoría de las familias de plantas en México, se desconoce el papel de la poliploidía en la evolución y diversificación de las especies. Este estudio evaluó la importancia de la poliploidía en las Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), mediante la estimación del porcentaje de poliploides. De las 75 especies de asteráceas determinadas en este trabajo, se obtuvo el número cromosómico para 25, incluyendo los primeros conteos para tres especies endémicas, *Acourtia cordata* ($n=27$ y $2n=54$), *Ageratina cylindrica* ($2n=34$) y *Viguiera buddleiiformis* ($n=17$). Integrando los números cromosómicos obtenidos y los publicados en la literatura, se evaluó la poliploidía en 65 especies, empleando tres métodos: a) especies con tres o más juegos cromosómicos básicos (30.5%); b) especies con $n \geq 14$ (52.1%); c) especies con $n \geq 11$ (68.5%). Las especies de Asteraceae más abundantes en la REPSA, *Ageratina petiolaris* ($n=17$), *Dahlia coccinea* ($n=16$), *Dahlia sorensenii* ($n=32$), *Lagascea rigida* ($n=17$), *Montanoa tomentosa* ($n=19$), *Pittocaulon praecox* ($n=30$) y *Verbesina virgata* ($n=17$), presentan números cromosómicos haploides altos, con números básicos secundarios derivados probablemente por poliploidía; tales números sugieren que debido a la poliploidía estas especies tuvieron mayor capacidad de colonizar y establecerse en nuevos hábitats. En la REPSA han confluído una serie de factores biológicos, biogeográficos y geológicos, que se refleja en la presencia de una flora muy diversa y única en su género. La condición de poliploide en especies de asteráceas, probablemente contribuyó de manera importante en la colonización y establecimiento del Pedregal de San Ángel. Se comparó la frecuencia de poliploidía en Asteraceae entre siete regiones del mundo y se encontró que difirieron significativamente, esta diferencia podría deberse principalmente a eventos geológicos y climáticos ocurridos de manera particular en cada uno de las regiones. Se analizó la distribución geográfica en México de citotipos diploides y poliploides de tres especies (*Dahlia coccinea*, *Fleischmannia pycnocephala* y *Galinsoga parviflora*) y se observó que los poliploides aparentemente se encuentran en áreas geográficas distintas y en ocasiones más amplias que las ocupadas por los diploides, esto debido a la heterocigosidad genética y mayor tolerancia ecológica de los poliploides.

ABSTRACT

Polyploidy (the presence of three or more sets of chromosomes) has been considered an important mechanism in the evolution and diversification of plants. This process is generally associated with both the origin of novel adaptations and speciation. For Asteraceae and most plant families in Mexico, the role of the polyploidy in the evolution and species diversification is unknown. In this study, the significance of polyploidy in the Asteraceae from the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), was assessed through an estimation of the percentage of polyploid species. Chromosomal numbers were obtained for 25 out of 75 species of Asteraceae determined in this study, including the first counts for three endemic species: *Acourtia cordata* ($n=27$ y $2n=54$), *Ageratina cylindrica* ($2n=34$) and *Viguiera buddleiiformis* ($n=17$). Through the integration of the chromosomal numbers in this study and those published in the literature, polyploidy was evaluated for 65 species using three approaches: 1) species with three or more sets of chromosomes (30.5%); 2) species with $n \geq 14$ (52.1%); 3) species with $n \geq 11$ (68.5%). The more abundant species of Asteraceae, considered characteristic of the xerophytic scrub in REPSA, like *Ageratina petiolaris* ($n=17$), *Dahlia coccinea* ($n=16$), *Dahlia sorensenii* ($n=32$), *Lagascea rigida* ($n=17$), *Montanoa tomentosa* ($n=19$), *Pittocaulon praecox* ($n=30$) and *Verbesina virgata* ($n=17$), have a high haploid chromosomal number as their basic number, probably derived by polyploidy. It has been suggested that a high chromosome number enhance both an increased ability for colonization and establishment in new habitats. Biological, biogeographical, and geological factors have modeled a unique and diverse flora in the REPSA. Polyploidy has likely contributed significantly in both colonization and establishment of the Asteraceae in the Pedregal de San Ángel. Frequency of polyploidy in Asteraceae among seven regions worldwide was compared founding significant differences. These differences could be attributed to particular geological and climatic events in each region. Geographical distribution of diploid and polyploid cytotypes for three species (*Dahlia coccinea*, *Fleischmannia pycnocephala* y *Galinsoga parviflora*) in Mexico were analyzed and apparent larger geographical distributions were observed in polyploids regarding their diploid counterparts, which may be due to genetic heterozygosity as well as a wider ecological tolerance.

INTRODUCCIÓN

La poliploidía (presencia de tres o más juegos de cromosomas) ha sido reconocida como un mecanismo citogenético importante en la evolución y diversificación de las plantas, especialmente en pteridofitas y angiospermas, con 95% y 70% de especies poliploides respectivamente (Stebbins, 1971; Grant, 1989; Masterson, 1994; Leitch y Bennett, 1997; Soltis y Soltis, 1999; Levin, 2002). Se ha sugerido que la poliploidía confiere a los organismos poliploides una mayor capacidad para invadir y colonizar hábitats nuevos o perturbados comparados con sus progenitores diploides (Stebbins, 1971; Ehrendorfer, 1980).

Dentro de las angiospermas, la familia Asteraceae (o Compositae) es uno de los grupos mas diversos y ampliamente distribuidos, con alrededor de 1,535 géneros y aproximadamente 23,000 especies en el mundo (Bremer, 1994). La diversidad en Asteraceae ha sido atribuida a la poliploidía, uno de los procesos evolutivos más común en la familia, particularmente a la alopoliploidía, citada como base de la variabilidad cromosómica y del origen de varios grupos taxonómicos (Solbrig, 1977; Robinson *et al.*, 1981; Grant, 1989; Stuessy *et al.*, 2004). En México, Asteraceae es una de las familias más diversas con 361 géneros y cerca de 3,021 especies, de las cuales aproximadamente el 63% son endémicas. Esta riqueza de especies hace de México uno de los principales centros de diversificación de la familia (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor, 2003; Villaseñor, et al., 2004). Dado que se ha sugerido que la poliploidía es uno de los procesos evolutivos responsable de la gran diversidad en Asteraceae, es de gran importancia evaluar el papel de este mecanismo en la evolución y diversificación de las Asteraceae de México que hasta el momento se desconoce. Para contribuir con este objetivo, en el presente trabajo se evaluó la poliploidía en las Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), que se localiza dentro del campus de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Asteraceae es la familia con el mayor número de especies en la REPSA con aproximadamente 22% de un total de 337 especies de plantas (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). La REPSA es el resultado del derrame de lava de la erupción del volcán Xitle hace unos 2000 años, las características topográficas del derrame contribuyeron a una gran heterogeneidad espacial que permitió distintas condiciones microclimáticas y microhábitats para un gran número de organismos. Esta comunidad natural se caracteriza por un tipo de vegetación de matorral xerófilo único en su género, denominado *Senecionetum praecoxis* (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1982; Carrillo, 1995).

Su alto valor biológico y cultural para la conservación, hace de la REPSA una comunidad natural relevante por la diversidad y características de su biota, ya que contiene los últimos reductos de los ecosistemas del sur del valle de México (Rzedowski, 1954; Carrillo, 1995). Sin embargo, un rápido e intenso proceso de destrucción y fragmentación de los sistemas ecológicos, provocado por el desmedido desarrollo urbano de la ciudad de México, ha afectado las condiciones naturales de la REPSA, lo que ha provocado un mayor interés científico y social para el estudio de esta comunidad natural (Pantí, 1984; Carrillo, 1995; Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

ANTECEDENTES

CITOGENÉTICA

La citogenética es un campo de conocimiento en biología que estudia esencialmente el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis y la mitosis, así como su origen y relación con la transmisión y recombinación de los genes (Lacadena, 1988). Los análisis citogenéticos han permitido importantes aportaciones al conocimiento en las ciencias básicas y aplicadas. En la botánica, la citogenética ha contribuido de manera significativa al conocimiento de los mecanismos de aislamiento reproductivo y modos de especiación en plantas (Solbrig, 1977). El número, la forma y el tamaño de los cromosomas (cariotipo) son características consideradas por los taxónomos actuales como parte de un sistema dinámico que está moldeando el proceso de evolución (Kenton, 1986). Para la sistemática, el cariotipo puede proporcionar información importante acerca de las relaciones filogenéticas y tendencias evolutivas de los distintos niveles taxonómicos, así como ayudar a definir citológicamente a las especies (Solbrig, 1977; Kenton, 1986; Palomino, 2000).

En plantas la especiación híbrida es un proceso común, particularmente la especiación por aloploidía. En estos casos la citogenética, por medio del análisis del comportamiento cromosómico durante la meiosis, ha contribuido a determinar el origen y modos de especiación, ya que mutaciones que alteran las características estructurales y cuantitativas de los cromosomas juegan un papel importante en la evolución en las plantas (Stebbins, 1971). Una técnica que ha contribuido al conocimiento de la importancia de la poliploidía en la evolución y diversificación de las plantas es la de hibridación in situ (ISH) (Poggio y Naranjo, 2004; Hegarty y Hiscock, 2005). Esta técnica consiste en la reacción de hibridación entre una sonda de secuencias marcadas de ADN y el ADN de los cromosomas blanco; durante la reacción las secuencias complementarias hibridarán dependiendo de su homología, la sonda que no se unió es removida y finalmente se detectan los sitios de hibridación a través de fluorocromos (Poggio y Naranjo, 2004). La herramienta molecular de hibridación in situ ha contribuido de manera significativa en estudios evolutivos, biosistemáticos y de mejoramiento vegetal.

En estudios aplicados, principalmente en la agronomía, el conocimiento del comportamiento meiótico de los cromosomas es fundamental en la producción de híbridos y poliploides de importancia económica, ya que es necesario lograr una fertilidad elevada en las especies de interés y esto está relacionado con el comportamiento de los cromosomas en la meiosis.

Más recientemente, la citogenética ha cobrado mayor importancia en la conservación de la diversidad biológica (Coates, 1995; Martínez y Parker, 1995). La selección, mantenimiento y monitoreo de áreas naturales protegidas requieren del conocimiento de la estructura y comportamiento de los cromosomas en las poblaciones y las especies protegidas para determinar la variación intrapoblacional e intraespecífica (Martínez y Parker, 1995). La información sobre los patrones de variación cromosómica y genética dentro de una población o de una especie es importante para definir y seleccionar los grupos de poblaciones para la conservación (Coates, 1995). El conocimiento de los patrones de variación en los cromosomas ha permitido desarrollar y establecer estrategias adecuadas para la conservación, así como desarrollar programas de reproducción para el aumento de poblaciones de plantas y animales (Coates, 1995; Martínez y Parker, 1995). También ha sido importante en el desarrollo de programas efectivos para la rehabilitación y restauración de ecosistemas perturbados, así como la recuperación de especies en peligro; los estudios citogenéticos son necesarios para conocer la variación genética requerida en una población restaurada para su sobrevivencia a largo plazo (Martínez y Parker, 1995).

Para abordar los temas referentes a la poliploidía, es necesario definir conceptos citogenéticos básicos (ver Glosario).

POLIPLOIDÍA

La poliploidía se refiere a la presencia de más de dos juegos de cromosomas en células, tejidos u organismos (Stebbins, 1971; Lacadena, 1988). Los organismos poliploides poseen tres o más genomas, en lugar de dos como en los diploides ($2n=2x$) y se denominan de acuerdo al número de genomas: triploides con tres ($2n=3x$), tetraploides con cuatro ($2n=4x$), hexaploides con seis ($2n=6x$) o más (Stebbins, 1971; Grant, 1989; Leitch y Bennett, 1997; Levin, 2002).

Al realizar estudios en *Solanum*, Winkler (1916) introdujo y definió el término poliploidía, en los cuales a través de injertos obtuvo plantas tetraploides. Winge (1917) comparó el número cromosómico de especies del género *Chenopodium* y observó una serie aritmética regular, basada en $x=9$ y propuso que el número cromosómico se duplica en los híbridos de especies.

La poliploidía es un proceso evolutivo ampliamente distribuido en las plantas superiores (Stebbins, 1971; Grant, 1989). Entre las primeras estimaciones de especies poliploides en plantas superiores, particularmente en las angiospermas, Mûntzing (1936) y Darlington (1937) establecieron que cerca de la mitad de las plantas con flores son poliploides. Stebbins (1950) estimó que entre el 30-35% de las especies de angiospermas son poliploides. Grant (1963), basado en números cromosómicos de 17,138 especies de angiospermas, propuso que las especies con 14 o más pares de cromosomas se clasifican como poliploides y estimó que 47% de las plantas con flores son de origen poliploide, 58% para monocotiledóneas y 43% para dicotiledóneas. Goldblatt (1980) marcó la línea divisora entre diploides y poliploides en $n=9$ y 10; así calculó que entre el 70-80% de las monocotiledóneas son de origen poliploide y Lewis (1980) estimó que en dicotiledóneas entre 70-80% son poliploides. Estimaciones más recientes, basadas en la comparación del tamaño de los estomas en especies existentes y fósiles, calculan que 70% de las angiospermas son poliploides (Masterson, 1994).

La presencia de la poliploidía en pteridófitas alcanza los niveles más altos conocidos en las plantas con un 95% de especies poliploides (Grant, 1989). Sin embargo, entre las gimnospermas la poliploidía es muy rara, con menos de 5% de especies; en coníferas cerca de 1.5% son poliploides y en las cicadáceas no se presenta (Bennett, 2004; Khoshoo, 1959). Otto y Whitton (2000) estimaron que entre 2-4% de los eventos de especiación en angiospermas y cerca de 7% en pteridófitas involucra poliploidía.

A diferencia de las plantas, la poliploidía en animales ha sido considerado como un proceso relativamente raro (Orr, 1990). Sin embargo, la poliploidía ocurre en varios grupos incluyendo insectos (Kerr y Da Silveira, 1972; Normark BB. 1996), moluscos (Goldman et al., 1983; Johnson, 1992), crustáceos (Dufresne y Hebert, 1994), anfibios (Bogart y Tandy, 1976; Ptacek et al., 1994; Keller y Gerhardt, 2001; Licht y Bogart, 1987), reptiles (Bogart, 1980), peces (Schultz, 1980; Le Comber y Smith, 2004) y mamíferos (Gallardo et al., 2004). Los estudios se han enfocado en el origen y las consecuencias genéticas de la duplicación del genoma, particularmente en anfibios y peces (Bogart, 1980; Schultz, 1980; Le Comber y Smith, 2004).

En peces la evidencia sugiere que la poliploidía es un proceso importante en la evolución y diversificación en varios grupos taxonómicos con un gran número de especies, por ejemplo en Perciformes, Cypriniformes y Siluriformes (Le Comber y Smith, 2004). Estudios citogenéticos y moleculares recientes sugieren que la poliploidía puede ser un fenómeno más ampliamente distribuido en los animales de lo que previamente se pensaba, por lo que se ha enfatizado el papel evolutivo de la poliploidía, particularmente en patrones de especiación, dentro del reino animal (Soltis y Soltis, 1999; Mable, 2003; Le Comber y Smith, 2004; Gallardo et al., 2004; Moore y Purugganan, 2005).

AUTO Y ALOPOLIPLOIDES

Originalmente, Kihara y Ono (1926) reconocieron dos tipos básicos de poliploides: autopoliploides y alopoliploides o anfiploides. Los auto y alopoliploides han sido clasificados de acuerdo a la similitud citológica y genética de los genomas involucrados, reflejada en el comportamiento del apareamiento de los cromosomas durante la meiosis (Bennett, 2004).

Los autopoliploides contienen tres o más juegos de cromosomas homólogos, genéticamente idénticos provenientes de la misma especie y se caracterizan por la presencia de asociaciones principalmente multivalentes durante la meiosis y una herencia multisómica (Stebbins, 1971; Ramsey y Schemske, 2002).

Los alopoliploides presentan tres o más juegos de cromosomas no homólogos, provenientes de un híbrido entre progenitores específica y genéticamente diferentes; el comportamiento meiótico depende de la homología entre los genomas y se caracterizan por formar asociaciones bivalentes y por una herencia disómica (Stebbins, 1971; Lacadena, 1988; Ramsey y Schemske, 2002).

Hay posibilidades intermedias entre auto y alopoliploides, Stebbins (1947) reconoció a los alopoliploides segmentales, originados por la duplicación de dos genomas de especies cercanas con cierta homología cromosómica. Lewis (1980) se refiere a autopoliploides y alopoliploides como poliploidía intraespecífica e interespecífica respectivamente.

FORMACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE POLIPLÓIDES

Existen dos principales modos de formación de los poliploides: la no reducción de gametos en la meiosis y la duplicación somática en la mitosis (Heilborn, 1934; Harlan y De Wet, 1975; Ramsey y Schemske, 1998). La producción de gametos no reducidos es considerada el principal modo de formación de poliploides en poblaciones naturales. En la no reducción, la pared celular no se forma durante la meiosis y se originan gametos diploides ($2n$); óvulos y granos de polen pueden estar no reducidos, pero el mayor número de reportes se ha observado en polen (Ramsey y Schemske, 1998; Levin, 2002). En la duplicación somática, durante la mitosis los cromosomas se dividen, pero no se separan hasta los polos y todos se incluyen en un núcleo hijo y puede ocurrir en el cigoto, embrión o estadio meristemático del ciclo de vida de las plantas (Grant, 1989; Levin, 2002).

La producción de gametos no reducidos ($2n$) desempeña un papel importante en el origen de poliploides (Harlan y De Wet, 1975; Thompson y Lumaret, 1992; Ramsey y Schemske, 1998). Los poliploides pueden originarse ya sea por poliploidización bilateral, es decir, la unión de dos gametos no reducidos provenientes de la misma o diferente planta o por poliploidización unilateral, que involucra la unión de un gameto no reducido y un gameto reducido formando triploides dentro de una población diploide (Ramsey y Schemske, 1998; Levin, 2002). Por ejemplo, una mutante de *Rhoeo spathacea* (Commelinaceae) produce gametos no reducidos por medio de la restitución de la segunda división meiótica en gametos femeninos y masculinos (diploginoides y diplandroides) por lo cual se generan autopoliploides vía tetraploidización bilateral (García, 1991). Dado que el comportamiento cromosómico está regulado genéticamente, se conocen genes que controlan todo el proceso miótico, entre ellos los que coordinan de manera precisa la formación de gametos no reducidos (Kaul y Murthy, 1985). En algunas plantas ha sido posible identificar los genes específicos involucrados en la producción de gametos no reducidos; por ejemplo, en solanáceas una mutación en el gen *ps* provoca la restitución de la primera división meiótica debido a la formación paralela del huso acromático (Mok y Peloquin, 1975). También, hay genes recesivos simples que causan la restitución de la segunda división a través de la ausencia de la citocinesis produciendo gametos no reducidos (Mok y Peloquin, 1975; McCoy, 1982).

También se ha demostrado que factores ambientales afectan la producción de gametos no reducidos (Sax, 1937; McHale, 1983). Sax (1937) demostró que en plantas de *Tradescantia*, un cambio repentino en la temperatura de 18°C a 38°C provocaba

irregularidades durante la meiosis, como la interrupción del huso acromático en las células madre del polen formando granos de polen no reducidos ($2n$). Estudios en *T. pallida* sugieren que la ocurrencia de diploides, triploides y tetraploides podría ser indicativo de autopoliploidía vía gametos no reducidos (García, 1998). Además, se ha demostrado que la deshidratación inhibe la formación del huso acromático y por lo tanto la segregación no es normal durante la meiosis (Giles, 1939). Existen otros factores que pueden inducir la formación de gametos no reducidos, incluyendo la radiación por rayos X, rayos ultravioleta, lesión mecánica, productos químicos, infección por virus o ácaros (Sax, 1937).

El establecimiento y persistencia de los nuevos poliploides es considerado como un paso crítico en su evolución, por lo que se han desarrollado algunos modelos para determinar cómo los citotipos poliploides pueden establecerse en poblaciones diploides (Fowler y Levin, 1984; Felber, 1991; Rodriguez, 1996). La producción de los poliploides ocurre dentro de las poblaciones diploides; esto significa que el nuevo citotipo poliploide inicialmente constituye una minoría en la población de la cual se origina (Levin, 2002). El predominio de un citotipo excluye otros citotipos que alcanzan una alta frecuencia en una población con entrecruzamientos aleatorios, debido a los apareamientos ineficaces del citotipo raro (principio de exclusión del citotipo en minoría) (Levin, 2002). Un nuevo y raro poliploide en una población diploide estaría en una desventaja importante de fertilidad, puesto que la mayoría de los polinizadores bióticos de los poliploides involucrarán el polen de diploides (Fowler y Levin, 1984).

Felber (1991) desarrolló un modelo, en el cual consideró la producción de los gametos no reducidos ($2n$) por el citotipo diploide, de modo que en cada generación se forma una cierta frecuencia de tetraploides. De acuerdo con Felber (1991), los tetraploides se pueden mantener en frecuencias bajas en una población diploide si la producción de los gametos $2n$ por los diploides está debajo de un valor umbral ($< 17.16\%$, en su modelo). Una vez que la producción de gametos $2n$ excede el umbral, los tetraploides pueden sustituir a los diploides.

Los modelos pueden contener suposiciones y condiciones que no necesariamente están presentes en la naturaleza. Sin embargo, pueden ser utilizados para plantear los principios teóricos que se pueden probar experimentalmente y las observaciones experimentales pueden ser clarificadas probando nuevos modelos (Fowler y Levin, 1984; Felber, 1991).

Previamente se pensaba que las especies poliploides se forman una sola vez y presentan un genotipo uniforme. Sin embargo, hay evidencia que apoya la formación recurrente de poliploides en diversas localidades geográficas a partir de diferentes genotipos parentales (Werth *et al.*, 1985; Doyle *et al.*, 1999; Soltis y Soltis, 1999, 2000). Soltis y Soltis (1999) realizaron un estudio en el género *Tragopogon* que muestra cómo dos especies de origen reciente se han originado en varias ocasiones. Tres especies diploides parentales del viejo mundo (*T. dubius*, *T. porrifolius* y *T. pratensis*) fueron introducidas a Norteamérica a principios de 1900, y plantas híbridas derivadas de estos progenitores diploides fueron descubiertas en Washington y en Idaho antes de 1949 (Ownbey, 1950). La evidencia morfológica y citológica (Ownbey, 1950), seguida por estudios en la variación de sus isoenzimas (Roose y Gottlieb, 1976) y RFLPs en DNA del cloroplasto (Soltis y Soltis, 1989), han demostrado y confirmado que el tetraploide *T. mirus* fue derivado de los diploides *T. dubius* y *T. porrifolius*, mientras que el tetraploide *T. miscellus* fue derivado de los diploides *T. dubius* y *T. pratensis*.

Los estudios de alopoliploidía reciente en *Trogopogon* indican que el origen múltiple de poliploides puede ocurrir frecuentemente en periodos de tiempo corto y áreas pequeñas (Soltis *et al.*, 1995; Soltis y Soltis, 1999).

DIPLOIDIZACIÓN

La diploidización es el proceso evolutivo por el cual un poliploide tiende a ser más parecido a un diploide (Grant, 1989; Wolfe, 2000). Este proceso afecta tanto el comportamiento citológico así como la constitución genética del poliploide (Grant, 1989). Después de un evento de poliploidización se lleva a cabo una rápida y extensa reorganización del genoma (Soltis *et al.*, 2003). Los cambios en el genoma poliploide incluyen: 1) rearreglos intra e intergenómicos (translocaciones o deleciones); 2) la eliminación de cromosomas o secuencias específicas del genoma que facilita el apareamiento de los cromosomas homólogos durante la meiosis; 3) el silenciamiento de genes, es decir, la pérdida de la expresión de genes duplicados por medio de mecanismos genéticos y epigenéticos; y finalmente 4) la activación de elementos genéticos móviles que facilita la reestructuración genómica (Soltis y Soltis, 1999; Wendel, 2000; Soltis *et al.*, 2003; Hegarty y Hiscock, 2005).

Durante la reorganización del genoma después de un evento de poliploidización, las copias de los genes duplicados pueden experimentar uno o más de los siguientes posibles destinos: a) la redundancia funcional, las dos copias pueden mantener la función original; b) la subfuncionalización, actividad combinada de ambas copias del gen para la función original; c) la neofuncionalización, una copia del gen puede retener la función original, mientras que la segunda copia puede efectivamente cambiar su función; y d) la formación de pseudogenes, mutaciones genéticas puede llevar a la segunda copia del gen a la pérdida de su función (Lawton-Rauh, 2003). La diploidización permite que los poliploides se comporten genéticamente como los diploides y hace posible que los complejos poliploides evolucionen a niveles de ploidía altos (Grant, 1989).

CARACTERÍSTICAS DE LOS POLIPLOIDES

La poliploidía está acompañada por cambios genéticos, citológicos, bioquímicos, fisiológicos, morfológicos y de desarrollo en los organismos. De acuerdo con Levin (1983, 2002), estos cambios pueden proveer tolerancias únicas o transgresivas y patrones de desarrollo para condiciones que están más allá de los límites de sus progenitores diploides.

Las consecuencias más evidentes de la poliploidía son los cambios físicos en el tamaño y geometría de las células. Se ha sugerido que el aumento en el tamaño celular está asociado con un retardo del metabolismo, del crecimiento de las células poliploides y una reducción de las tasas de procesos de mitosis y meiosis (Stebbins, 1971). La actividad enzimática por unidad de proteína es afectada en células poliploides, pero no necesariamente en la misma dirección y el nivel de cambio en la actividad enzimática es dependiente del genotipo (Albuzio *et al.*, 1978; Levin, 2002). Las investigaciones muestran que el contenido de hormonas de crecimiento (auxinas, ácido abscísico, giberelinas), importantes reguladores en la mayoría de las funciones en plantas, es menor en especies poliploides que en diploides (Avery y Pottorf, 1945; Smith, 1946; Tal, 1980). También se ha observado que en plantas poliploides se reduce el número de estomas por unidad de área y aumentan su tamaño (Sapra *et al.*, 1975; Setter *et al.*, 1978; Li *et al.*, 1996). Las tasas de fotosíntesis y de transpiración difieren entre niveles de ploidía, pero la dirección de cambio varía con las especies (Bazzaz *et al.*, 1983; Warner y Edwards, 1989).

Generalmente los poliploides presentan cambios en la producción de metabolitos secundarios; por ejemplo, el contenido de alcaloides por unidad de peso en poliploides es mayor (50% o más) que en diploides (Banerjee, 1968; Dnyansager y Sudakeran, 1970; Milo *et al.*, 1987).

Otras características, como follaje denso, tallos más gruesos, estructuras reproductoras más grandes y una fenología floral prolongada, son evidentes en especies poliploides. Por ejemplo, alotetraploides obtenidos de *Gossypium davidsonii* presentaron hojas más gruesas, así como flores y semillas más grandes con respecto a sus progenitores diploides (Brown 1951). En otro caso, el periodo de floración de tetraploides artificiales de especies de *Medicago* y *Melilotus* fue extendido semanas o meses, comparado con el de sus progenitores diploides, debido a una combinación del vigoroso crecimiento y fertilidad reducida (Jaranowski & Kalasa, 1971).

Se ha sugerido que los atributos genéticos de los poliploides son el factor que les ha permitido superar las barreras ecológicas y geográficas para su establecimiento (Levin, 1983). El incremento de la heterocigosidad (fracción de loci heterocigóticos en un individuo) en los poliploides es un atributo que podría proveerles beneficios, ya que portan mayor diversidad genética, resultado posiblemente de la formación recurrente a partir de los parientes diploides genéticamente diferentes y de los rearrreglos genómicos (Soltis y Soltis, 1999).

Los poliploides pueden tener un mayor espectro de tolerancia ecológica, comparados con sus progenitores diploides debido a su diversidad genética (Levin, 1983). Esta diversidad genética resulta en una gran diversidad bioquímica, la cual también puede tener beneficios para el poliploide; estos atributos genéticos y bioquímicos podrían tener consecuencias ecológicas (Levin, 1983). Se ha observado que los poliploides poseen mayor resistencia a patógenos y a herbívoros, comparados con sus progenitores diploides (Bingefors, 1959; Vestad, 1960; Burdon y Marshall, 1981). También se ha demostrado que especies poliploides tienen mayor tolerancia a suelos deficientes en nutrientes que especies diploides, por ejemplo en *Nicotiana* (Noguti *et al.*, 1940). Los poliploides pueden tener una mayor resistencia a temperaturas bajas, por ejemplo, los autotetraploides *Lolium multiflorum* (Wit, 1958), *Trifolium pratense* (Goral *et al.*, 1964), *Brassica campestris* (Choudhury *et al.*, 1968); sin embargo, algunos tetraploides presentan menor tolerancia a bajas temperaturas, como *Trifolium repens* (Goral *et al.*, 1964) o *Festuca pratensis* (Tyler *et al.*, 1978). Los poliploides pueden experimentar nuevas interacciones con otras especies, como algunos polinizadores (Segraves y Thompson, 1999).

Hagerup (1932) y Tischler (1935) realizaron los primeros estudios que relacionaban la poliploidía y la distribución geográfica en angiospermas, y demostraron que la frecuencia de poliploides incrementa a medida que aumenta la latitud. Esta tendencia fue interpretada como resultado de un mayor éxito de los poliploides bajo condiciones ecológicas extremas, así como el alto potencial de los poliploides para colonizar nuevos hábitats (Manton 1937). Otra generalización fue propuesta por Löve y Löve (1949), quienes mostraron que la frecuencia de poliploidía incrementa con la altitud en las floras alpinas. Stebbins (1938) demostró la existencia de una correlación positiva entre el hábito de crecimiento y los caracteres citológicos en angiospermas.

Estudios posteriores muestran que las especies poliploides crecen en latitudes o altitudes menores que los diploides; estas observaciones falsean la existencia de la tendencia del incremento de la poliploidía con el aumento de la latitud y la altitud (Lewis, 1980). Ehrendorfer (1980) ilustró algunos aspectos de la poliploidía y la distribución de complejos poliploides de angiospermas, concluyendo que no existe relación directa entre poliploidía y ecología, hábitat y distribución.

Stebbins (1950) y Manton (1950) observaron un patrón común en angiospermas y en helechos, en el que los miembros poliploides de un grupo tienen una distribución amplia y sus parientes diploides tienen distribuciones más restringidas. Por ejemplo, el complejo *Gilia inconspicua* (Polemoniaceae), distribuido en desiertos y montañas del occidente de Norteamérica, contiene especies diploides generalmente restringidas geográfica y ecológicamente en comparación con especies poliploides (Grant, 1989).

FAMILIA ASTERACEAE (O COMPOSITAE)

Dentro de las angiospermas, la familia Asteraceae o Compositae es uno de los grupos más diversos y ampliamente distribuidos. El número de géneros y especies que la componen varía de acuerdo al criterio del autor. Turner (1977) estimó que existen 1,300 géneros y 22,000 especies; Cronquist (1981) calculó más de 1,100 géneros y 20,000 especies; Bremer (1994) reportó alrededor de 1,535 géneros y 23,000 especies y McVaugh (1984) estimó que la familia representa el 10% del total mundial de angiospermas (25,000-30,000 especies).

Para la familia Asteraceae en México, Rzedowski (1991) estimó que hay aproximadamente 314 géneros y 2,400 especies, mientras que Turner y Nesom (1998) reportaron 323 géneros y 2,700 especies. Más recientemente, Villaseñor (2003) calculó

que existen cerca de 3,021 especies pertenecientes a 361 géneros. Se ha estimado que aproximadamente el 63% de las especies de la familia en México son endémicas, por lo que se considera su principal centro de diversificación por su gran riqueza de especies (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor, 2003; Villaseñor *et al.*, 2004).

Especies de Asteraceae son favorecidas por la perturbación de comunidades naturales y llegan a ser elementos abundantes en las primeras etapas sucesionales de comunidades vegetales secundarias. Un gran número de especies son arvenses (malezas o malas hierbas) y ruderales (Villaseñor *et al.*, 2004).

Los miembros de la familia Asteraceae son principalmente plantas herbáceas o arbustivas, que se caracterizan por presentar una inflorescencia primaria, constituida por una cabezuela que semeja una flor (pseudántica), rodeada por un conjunto de brácteas (involucro) simulando un cáliz. El cáliz está ausente o modificado en una estructura denominada vilano; las flores son gamopétalas epíginas; los estambres están unidos por las anteras (singenesios); el ovario es ínfero, bicarpelar, unilocular y presenta un solo óvulo; el estilo está dividido en dos ramas estigmatíferas en el ápice; el fruto es simple, seco e indehiscente denominado aquenio y la semilla en la etapa madura esta desprovista de tejido endospermico.

IMPORTANCIA ECONÓMICA DE LA FAMILIA

Algunos de los miembros de la familia Asteraceae son económicamente importantes incluyendo plantas comestibles, ornamentales y medicinales. En las plantas comestibles de esta familia, se aprovechan: a) raíces, como el salsifi (*Tragopogon porrifolius*), la escorzonera (*Scorzonera hispanica*), los tupinambos (*Helianthus tuberosus*); b) tallos, como el cardo *Cynara cardunculus* (Sarli, 1980; Maroto, 1992); c) hojas, como la lechuga (*Lactuca sativa*), el estragón (*Artemisia dracunculus*), la achicoria (*Cichorium intybus*) o la escarola (*Cichorium endivia*); d) inflorescencias, como la alcachofa (*Cynara scolymus*); y e) semillas oleaginosas, como el girasol (*Helianthus annuus*) y el cártamo (*Carthamus tinctorius*).

Entre las plantas ornamentales podemos citar especies de los siguientes géneros: *Ageratum*, *Argyranthemum*, *Aster*, *Bellis*, *Calendula*, *Cosmos*, *Chrysanthemum*, *Dahlia*, *Gazania*, *Gerbera*, *Senecio*, *Tagetes* o *Zinnia*, de las cuales se han seleccionado artificialmente numerosas variedades para cultivar.

En la medicina tradicional de México, especies de Asteraceae son utilizadas como remedios para problemas de salud, como el estafiate (*Artemisia ludoviciana*), el zoapatle (*Montanoa tomentosa*), la árnica (*Arnica montana*), la escorzonera (*Iostephane heterophylla*), la falsa damiana o mariola (*Chrysactinia mexicana*), o la manzanilla (*Matricaria chamomilla*) (Delgado, 1996; Heinrich *et al.*, 1998).

Se han aislados diversos compuestos naturales a partir de algunos miembros de la familia Asteraceae; sin embargo, la mayoría no han sido estudiados. Los principales constituyentes activos reportados de los productos naturales de Asteraceae son: lactonas sesquiterpenas, polyacetilenos, alcaloides, flavonoides, aceites esenciales (monoterpenos), diterpenos, triterpenos y coumarinas (Heinrich *et al.*, 1998). Algunas de estas sustancias funcionan como antiinflamatorios, como en *Artemisia monosperma* (Abu-Niaaj *et al.*, 1993), *Baccharis crispa*, *B. trimera* y *B. articulata*; insecticidas, como en *Chrysanthemum cinerariifolium* (Heinrich *et al.*, 1998), antitumorales, como en *Parthenium hysterophorus*, (Kupchan *et al.*, 1971; Mew *et al.*, 1982; Woerdenbag *et al.*, 1987); antiplasmodium, como en *Artemisia ludoviciana*; monoterpenos antisépticos, como en *Chrysactinia mexicana*, diterpenos uteroactivos, como en *Iostephane madrensis*, o terpenoides antimicrobiales y citotóxicos, como en *Iostephane heterophylla* (Delgado, 1996).

NÚMEROS CROMOSÓMICOS EN LA FAMILIA ASTERACEAE

Además de la amplia distribución geográfica y la alta riqueza de especies, la familia Asteraceae muestra una gran diversidad de números cromosómicos. A partir de una revisión de los números cromosómicos en la familia Asteraceae, Solbrig (1977) notó que $n=9$ es el número gamético de cromosomas más frecuente y Raven (1975) ya antes lo había propuesto como el número básico ancestral en la familia ($x=9$). Sin embargo, Asteraceae presenta grupos taxonómicos con distintos números básicos. En el cuadro 1 se muestran los números cromosómicos básicos para cada tribu de Asteraceae y es evidente que la familia es polibásica.

Cuadro 1. Número básico (x) en tribus de la familia Asteraceae.

Tribu	Número Básico (x)	Referencia
Anthemideae	8,9,10,17	Vallés <i>et al.</i> , 2005
Arctoteae	5,7,8,9	Norlindh, 1977.
Astereae	3,4,5,6,7,8,9	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Semple, 1995.
Barnadesieae	8,9,12	Wulff, 1980.
Calenduleae	7,8,9,10	Norlindh, 1977.
Cardueae	8,9,10,11,12	Susanna <i>et al.</i> , 1995.
Eupatorieae	4,5,9,10,11,12,15,16,17,18,25	King <i>et al.</i> , 1976; Watanabe <i>et al.</i> , 1995.
Gnaphalieae	4,5,7,8,10,11,12,13,14	Watanabe <i>et al.</i> , 1999.
Helenieae	8,9,10,11,12,15,17,18	Powell <i>et al.</i> , 1975; Raven y Kyhos, 1961.
Heliantheae	8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18, 19,20,25,30	Solbrig <i>et al.</i> , 1972; Robinson <i>et al.</i> , 1981.
Inuleae	5,7,8,9,10,11,14,17	Keil y Stuessy, 1975; Robinson <i>et al.</i> , 1989; Vallés <i>et al.</i> , 2005.
Lactuceae	3,4,5,6,7,8,9,10	Spencer <i>et al.</i> , 1978.
Liabeae	7,9,10,12,14,16,18	Robinson <i>et al.</i> , 1985.
Mutisieae	8,9,12,18,23,24,25,27	Powell <i>et al.</i> , 1974; Powell y Powell, 1978.
Plucheeae	10	Watanabe <i>et al.</i> , 1999.
Senecioneae	5,6,8,9,10,19,20,22,23,24,29,30	Ornduff <i>et al.</i> , 1963; Ornduff <i>et al.</i> , 1967; Robinson <i>et al.</i> , 1997.
Vernonieae	9,10,12,17	Jones, 1974, 1979; Robinson <i>et al.</i> , 1985.

Los números cromosómicos básicos superiores a $x=11$ probablemente fueron originados a través de eventos de poliploidía y aneuploidía involucrando diferentes números básicos (Stebbins, 1971). Dentro de la familia Asteraceae, la tribu Heliantheae presenta gran diversidad de números cromosómicos. En Heliantheae existen ejemplos que incluyen series en base de $n=8$, 12, 13, 18, 19 y es la tribu en la que se han registrado algunos de los números haploides más altos de la familia ($n=120$) (Robinson *et al.*, 1981). La poliploidía es aparentemente uno de los procesos evolutivos más común en Heliantheae y en la familia completa, particularmente la alopoliploidía que ha sido citada como base para la variabilidad cromosómica o para el origen de grupos (Robinson *et al.*, 1981; Stuessy *et al.*, 2004).

IMPORTANCIA DE LA INVESTIGACIÓN DE LA POLIPLOIDÍA EN ASTERACEAE

La diversidad observada en la familia Asteraceae es de interés para estudios genéticos, moleculares, citológicos, ecológicos, sistemáticos o biogeográficos. De acuerdo con Cabrera-Rodríguez y Villaseñor (1987), la diversidad de Asteraceae puede atribuirse, principalmente, a su plasticidad genética y a su capacidad para adaptarse a diferentes condiciones ecológicas. Stuessy *et al.* (2004) sugieren que la poliploidía es un mecanismo que podría estar contribuyendo de manera importante al proceso de especiación activo que existe en los miembros de la familia Asteraceae. La poliploidía confiere cambios genéticos y posibilita rearrreglos genómicos que podrían estar interviniendo en el origen de nuevas adaptaciones y en procesos de especiación; estos cambios pueden alterar algunas propiedades fundamentales de las plantas, favoreciendo la tolerancia a diferentes condiciones ecológicas (Stebbins, 1971; Grant, 1989; Levin, 2002; Stuessy *et al.*, 2004).

Aun cuando se sabe que la poliploidía ha sido un proceso importante en la diversificación de las plantas superiores (Leitch y Bennett, 1997; Soltis y Soltis, 1999; Levin, 2002), en la familia Asteraceae hay pocos estudios al respecto. Entre los géneros estudiados están *Artemisia* (McArthur y Sanderson, 1999), *Aster* (Semple, 1979; Dean y Chambers, 1983), *Chaenactis* (Mooring, 1980), *Dahlia* (Gatt *et al.*, 1998; 1999), *Eriophyllum* (Mooring, 1975), *Eupatorium* (Watanabe, 1986), *Melampodium* (Stuessy *et al.*, 2004) y *Stevia* (Watanabe *et al.*, 2001; Soejima *et al.*, 2001).

Considerando que México es el principal centro de diversificación de esta familia y que se desconoce el papel de la poliploidía en la evolución de su riqueza de especies, es importante evaluar el papel de este proceso en la diversificación de las Asteraceae de México. Para contribuir con este objetivo, en el presente proyecto se evaluó la importancia de la poliploidía en las Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, que se localiza dentro del campus de la Universidad Nacional Autónoma de México. Asteraceae es la familia con el mayor número de especies que representan 22% del total de las especies de la reserva (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

HIPÓTESIS

- Sí la frecuencia de especies poliploides en Asteraceae es alto, entonces la poliploidía podría ser un proceso evolutivo importante en el origen de nuevas adaptaciones que favorecen la diversificación de la familia.

OBJETIVOS

GENERAL

- Estudiar la poliploidía en los miembros de la familia Asteraceae presentes en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), mediante la estimación de la frecuencia de especies poliploides.

PARTICULARES

- Actualizar el listado florístico de la familia Asteraceae en la REPSA.
- Obtener los números cromosómicos de especies de Asteraceae de la REPSA.
- Estimar la frecuencia de diploides y poliploides de Asteraceae en la REPSA.
- Analizar la viabilidad del polen en especies de Asteraceae de la REPSA.
- Conocer la distribución geográfica en México de algunas especies de Asteraceae de la REPSA con citotipos diploides y poliploides.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en el área de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), localizada dentro del campus de la Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. La reserva fue establecida el 30 de septiembre de 1983, para conservar la fauna y la flora de la comunidad natural de matorral xerófilo. La reserva es parte de un mosaico complejo de comunidades vegetales, con una gran diversidad de especies. Se ubica en el Eje Neovolcánico Transversal, donde convergen dos regiones biogeográficas (la neotropical y la neártica). Presenta una topografía heterogénea, resultado del derrame de lava producto de la erupción hace unos 2000 años del volcán Xitle y conos adyacentes. En ella han podido establecerse poblaciones animales y vegetales con afinidades tanto neárticas como neotropicales, e incluso especies endémicas (Rzedowski, 1954; Carrillo, 1995).

El tipo de vegetación presente en la REPSA es un matorral xerófilo, denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecoxis*, debido a la abundancia de *Senecio* (= *Pittocaulon*) *praecox* y se caracteriza por un gran número de hierbas y pocos elementos arbóreos. El pronunciado relieve topográfico contribuye a una gran heterogeneidad espacial (hondonadas, hoyos, grietas, planos, etc.) y permite distintas condiciones microclimáticas (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982). La temperatura media anual es de 15.5°C, con variaciones entre -6°C a 34.6°C; la precipitación promedio anual es de 835 mm y una altitud de 2200 a 2300 m.s.n.m. (Valiente-Banuet y de Luna, 1990; Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

Su alto valor biológico y cultural para la conservación hacen de la REPSA una comunidad natural única en su género, por la diversidad y características de su biota y que contiene los últimos reductos de ecosistemas del sur del valle de México (Rzedowski, 1954; Carrillo, 1995). Las características físicas, químicas y biológicas del área de la reserva contribuyen a la captación de agua y a la recarga de acuíferos, así como a la calidad del aire de la zona sur de la ciudad (Carrillo, 1995). Sin embargo, un rápido e intenso proceso de destrucción y fragmentación de los sistemas ecológicos, provocado por el desmedido desarrollo urbano de la ciudad de México, ha afectado las condiciones naturales de la REPSA, lo que ha provocado un mayor interés científico y social para el estudio de esta comunidad natural antes de su desaparición (Pantí, 1984; Carrillo, 1995; Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

Entre los estudios realizados en el área de la REPSA se encuentran los siguientes: estudios florísticos (Rzedowski, 1954; Valiente-Banuet y de Luna, 1990; (80–99%) Castillo-Argüero *et al.*, 2004), faunísticos (Arenas, 2004; González, 1984; Hinojosa, 1996; Ríos, 1993; Wilson y Ceballos, 1993), de ecología vegetal (Meave *et al.* 1994; Cano-Santana, 1994), de conservación (Pantí, 1984; Mendoza, 2001), entre otros.

Actualmente la REPSA tiene una extensión total de 237.3 hectáreas, integrada por tres áreas de protección estricta, definidas por su alto grado de conservación y diversidad (zona núcleo con un total de 171.14 ha) y 13 áreas de uso restringido para protección ambiental, cuya presencia permite reducir el efecto de los disturbios antropogénicos sobre los perímetros núcleo (zona de amortiguamiento con 66.19 ha) (Fig. 1).

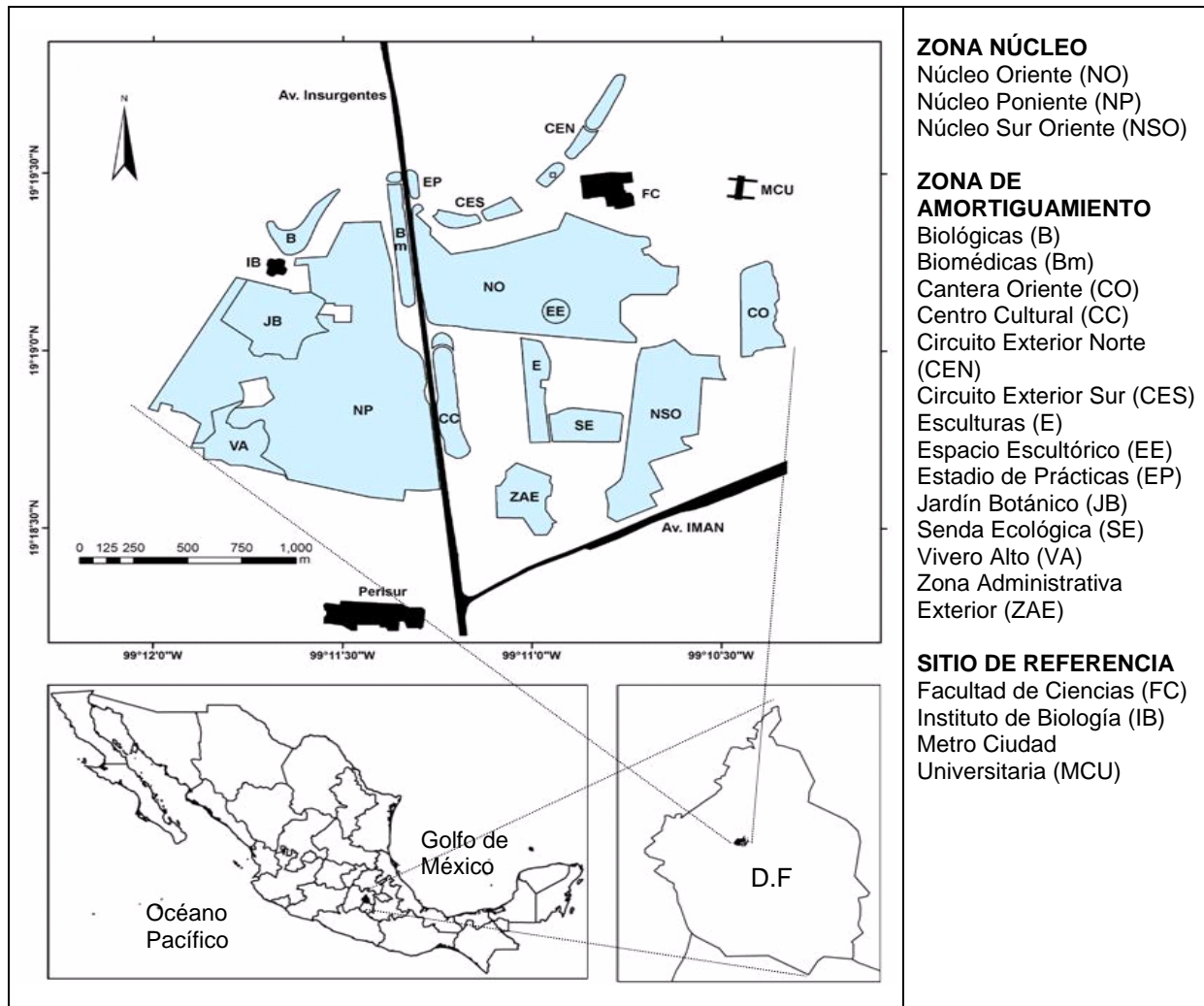


Fig. 1. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (UNAM, 2005).

MATERIAL Y MÉTODOS

ACTUALIZACIÓN DEL LISTADO FLORÍSTICO DE LA FAMILIA ASTERACEAE EN LA REPSA

Se realizaron visitas cada 7 o 15 días a zonas núcleo y zonas de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel durante el período de septiembre de 2005 a diciembre de 2006. Se recolectó material para ejemplares de herbario, así como las muestras de botones florales y semillas para el análisis de números cromosómicos de las especies. La identificación del material recolectado se realizó en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, con la ayuda del Dr. José Luis Villaseñor, especialista en la familia Asteraceae.

Se elaboró una lista comparativa basada en la compilación de los reportes para la familia Asteraceae en los diferentes trabajos florísticos realizados en la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, adicionando las especies registradas en este estudio. Se compararon los siguientes listados florísticos: Rzedowski (1954), Álvarez *et al.*, (1982), Panti (1984), Valiente-Banuet y de Luna (1990), Castillo-Argüero *et al.*, (2004) y las especies recolectadas en este estudio. Los trabajos de Rzedowski (1954) y Panti (1984) abarcaron toda el área del Pedregal de San Ángel, pero se consideraron sólo las especies presentes en el matorral xerófilo. Los listados florísticos realizados por Álvarez (1982) Valiente-Banuet y de Luna (1990) y Castillo-Argüero *et al.*, (2004), incluyendo el presente trabajo se ubican dentro de los límites actuales de la REPSA. Se revisó detenidamente la nomenclatura de los todos nombres para reducir la sinonimia y se obtuvo una lista total de Asteraceae.

OBTENCIÓN DE LOS NÚMEROS CROMOSÓMICOS DE ESPECIES DE ASTERACEAE DE LA REPSA

Las especies para el análisis de números cromosómicos fueron seleccionadas con base en la disponibilidad de material biológico (botones florales y semillas). Se realizaron conteos meióticos (n) y mitóticos ($2n$).

ANÁLISIS DE CROMOSOMAS MEIÓTICOS

Los conteos meióticos (n) se realizaron en células madres de polen o microsporocitos. Para observar los cromosomas durante la meiosis se recolectaron inflorescencias en diferentes etapas de desarrollo y fueron fijadas *in situ* y conservadas en

Carnoy (6:1:1 v/v/v Alcohol absoluto: Ácido acético glacial: Cloroformo). Una vez fijado el material, se seleccionaron uno o dos botones florales y se extrajeron las anteras. A continuación, las anteras se colocaron en el centro del portaobjetos, agregando una gota de colorante (propiono-orceína al 1.8%). Enseguida, con una aguja curva de disección, se maceraron las anteras y se colocó un cubreobjetos presionando ligeramente con la aguja. Después se observaron al microscopio y se identificaron las células en profase y metafase 1 (García, 1990).

Una vez teñido el tejido, las preparaciones fueron montadas, colocando la preparación en hielo seco y se desprendió el cubreobjetos; después se deshidrató rápidamente con alcohol al 96% y se colocó una gota de bálsamo de Canadá; posteriormente se colocó el cubreobjetos. El secado de las preparaciones se realizó en una estufa a 50°C durante 2 ó 3 semanas (Conger y Fairchild, 1953).

ANÁLISIS DE CROMOSOMAS MITÓTICOS

Los conteos mitóticos ($2n$) se realizaron en células somáticas de meristemos radicales, obtenidas de semillas germinadas. Las semillas se germinaron en cajas petri sobre algodón y papel filtro húmedo; se colocaron entre 20 y 30 semillas por caja.

Una vez germinadas las semillas, se seleccionaron las raíces con una longitud de 1.0 a 3.0 cm y fueron pretratadas en una solución acuosa 8-hidroxiquinoleína a una concentración de 0.002 molar, durante cinco horas en oscuridad a una temperatura de 18°C. Después, las raíces se lavaron en agua destilada y se fijaron en una solución fresca de Farmer (3:1 v/v Alcohol absoluto: Ácido acético glacial) y fueron almacenadas al menos 24 a 48 horas. Una vez fijadas las raíces se lavaron con agua destilada y se hidrolizaron en HCl 1N durante 15 minutos a una temperatura de 60°C. Después de la hidrólisis, los meristemos radicales fueron teñidos con una solución acuosa de reactivo de Schiff (Feulgen) durante 15 minutos y secados en papel filtro.

Los ápices radicales teñidos se cortaron y se colocaron en un portaobjetos, agregando una gota de propio-orceína al 1.8% y se procedió a separar el tejido por aplastamiento. Después se observó el tejido al microscopio y se identifican las células en metafase. Las laminillas fueron montadas por el método antes mencionado (Conger y Fairchild, 1953). Las preparaciones fueron analizadas en un microscopio óptico Carl Zeiss y fotografiadas en un FOMI II Carl Zeiss. Para el estudio de los cromosomas somáticos, se analizaron de 3 a 5 células radicales provenientes de 2 a 4 individuos.

CONSERVACIÓN DE LAS SEMILLAS PARA EL ANÁLISIS DE CROMOSOMAS MITÓTICOS

Una vez recolectadas las semillas, cada muestra se limpió y se colocó en una bolsa de papel agregando un poco de Agrymicin 500 (antibacterial y antimicótico) y se sometieron a una temperatura de -18°C durante tres días para eliminar cualquier tipo de plaga. Después, se retiró el exceso de Agrymicin y se colocaron en frascos con silica gel y fueron mantenidas a una temperatura de 4°C .

ESTIMACIÓN DE LA FRECUENCIA DE POLIPLOIDÍA EN LAS ASTERACEAE DE LA REPSA

Se llevó a cabo la compilación bibliográfica de los números cromosómicos de las especies de Asteraceae presentes en la REPSA. Se consultaron revisiones taxonómicas (p.ej. Torres, 1963; Stuessy, 1976; Stuessy, 1978), estudios citológicos (p.ej. Keil y Stuessy, 1975; 1977; Canne, 1983; Watanabe, *et al.*, 1995), estudios citotaxonómicos (p.ej. Turner y King, 1962; Melchert, 1968), estudios citogeográficos (p.ej. Soejima *et al.*, 2001; Watanabe *et al.*, 2001; Stuessy *et al.*, 2004) e índices de números cromosómicos (p.ej. Goldblatt, 1981, 1984, 1985; <http://www.asteraceae.cla.kobe-u.ac.jp/index.html>; <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html>). A partir de la literatura consultada, se obtuvo información referente a números cromosómicos haploides (n) y diploide ($2n$), localidad y nivel de ploidía de las especies.

Para analizar la frecuencia de poliploidía fueron consideradas las especies con números cromosómicos disponibles en la literatura incluyendo los obtenidos en este estudio. El porcentaje de poliploidía en las Asteraceae de la REPSA fue calculado con base en tres métodos: 1) especies con tres o más juegos básicos de cromosomas son poliploides (Stebbins, 1950); 2) especies poliploides son aquellas con números haploides de $n=14$ o más Grant (1963, 1989); 3) especies con números haploides de $n=11$ o más se consideran poliploides (Goldblatt 1980).

ESTIMACIÓN DE LA VIABILIDAD DE POLEN EN ESPECIES DE ASTERACEAE

Las especies de Asteraceae utilizadas en el análisis de la viabilidad de polen fueron seleccionadas con base en la disponibilidad de muestras de polen fresco obtenidas de anteras recién abiertas, por lo que se colectaron flores en anthesis durante la época de floración de cada especie examinada.

Para analizar la viabilidad de polen se utilizó la técnica de azul de algodón propuesta por Radford *et al.*, (1974). El polen fresco se colocó en un portaobjetos, se agregaron unas gotas de azul de algodón al 1% en lactofenol, para preparaciones en fresco, por 20 minutos. Después las láminas se observaron en un microscopio. Se observó un mínimo de 100 granos de polen de cada especie y se contó el número de granos teñidos y no teñidos. Los granos de polen teñidos de azul son considerados viables y los granos de polen no viables se observaron transparentes, vacíos y pueden conservar la forma típica o ser amorfos.

FRECUENCIA DE POLIPLOIDIA EN ASTERACEAE EN DIFERENTES REGIONES

Se comparó la frecuencia de poliploidía en las Asteraceae de siete regiones diferentes: Camerún (Morton, 1993), Hawaii (Carr, 1998), Islas Juan Fernández (Sanders *et al.*, 1983), Montañas Hengduan (Nie *et al.*, 2005), Nigeria (Gill y Omoigui, 1987), India (Gupta y Gill, 1989), incluyendo los resultados obtenidos para de la REPSA. Se utilizó la prueba estadística chi-cuadrada (χ^2) (JMP versión 6.0) para tres o más muestras independientes con el fin de saber si existen o no diferencias en la frecuencia de poliploidía en Asteraceae con respecto a la flora o región.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE CITOTIPOS DIPLOIDES Y POLIPLOIDES EN TRES ESPECIES

Con el propósito de conocer la distribución geográfica en México de algunas especies de Asteraceae con poblaciones o citotipos diploides y poliploides, se elaboraron los mapas para tres especies: *Dahlia coccinea*, *Fleischmannia pycnocephala* y *Galinsoga parviflora*. Estas especies se seleccionaron con base en la disponibilidad en la literatura de información sobre números cromosómicos y distribución geográfica. La información relacionada con la distribución geográfica de cada especie fue obtenida de una base de datos que incluye las localidades de registro de ejemplares de herbario, adicionando los registros con información cromosómica encontrados en la literatura. La representación gráfica de los puntos se llevo a cabo con la ayuda de un Sistema de Información Geográfica y finalmente se construyo una red de tendido mínimo (trazo individual) con la cobertura de puntos, a través del programa ArcView GIS 3.2.

RESULTADOS

ASTERACEAE EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL

El trabajo de campo realizado en este estudio, permitió actualizar el listado de especies de la familia Asteraceae presentes en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Basados en 197 ejemplares botánicos, se determinó un total de 75 especies de asteráceas pertenecientes a 45 géneros (Apéndice 1). El 31% (23/75) de las especies son endémicas de México. Los géneros con el mayor número de especies fueron *Stevia* con 6, *Ageratina* con 6, *Baccharis* y *Pseudognaphalium* con 4, *Brickellia*, *Conyza*, *Erigeron* y *Tagetes* con 3, mientras que el resto de los géneros presentan una o dos especies.

La revisión y comparación de los trabajos florísticos realizados en la zona que comprende la REPSA (Cuadro 2), arrojó un total de 136 especies de Asteraceae registradas durante los últimos 50 años (Apéndice 1).

Cuadro 2. Listados florísticos comparados y número de especies de Asteraceae registradas para matorral xerófilo en la REPSA.

Autores	No. especies
Rzedowski (1954)	58
Álvarez <i>et al.</i> , (1982)	64
Panti (1984)	44
Valiente y De Luna (1990)	54
Castillo-Argüero <i>et al.</i> , (2004)	72
Este estudio	75

La frecuencia de aparición de las 136 especies en los listados florísticos revisados fue irregular (Cuadro 3). De las 136 especies, sólo 18 fueron registradas en todos los trabajos: *Ageratum corymbosum*, *Baccharis pteronioides*, *Brickellia veronicifolia*, *Chromolaena pulchella*, *Cosmos bipinnatus*, *Dahlia coccinea*, *Dahlia sorensenii*, *Florestina pedata*, *Lagascea rigida*, *Montanoa tomentosa* subsp. *tomentosa*, *Piqueria trinervia*, *Pittocaulon praecox*, *Schkuhria pinnata* var. *wislizenii*, *Stevia ovata*, *Stevia salicifolia* var. *salicifolia*, *Tagetes micrantha*, *Verbesina virgata* var. *virgata* y *Zinnia peruviana*.

Más de la tercera parte de las especies (49/136) fueron registradas sólo por un autor, doce de ellas fueron reportadas exclusivamente en este trabajo: *Ageratina brevipes*, *Ageratina choricephala*, *Ageratina cylindrica*, *Ambrosia confertiflora*, *Baccharis heterophylla*, *Conyza bonariensis*, *Erigeron karvinskianus*, *Lactuca serriola*, *Melampodium longifolium*, *Montanoa grandiflora*, *Pseudognaphalium semilanatum* y *Pseudognaphalium viscosum*.

Cuadro 3. Frecuencia de aparición de las especies en los listados florísticos realizados en la reserva.

No. Especies	Listas en las que aparecen	Especies en este estudio
18	6	18
6	5	6
16	4	16
19	3	13
28	2	10
49	1	12

NÚMEROS CROMOSÓMICOS OBTENIDOS PARA ESPECIES DE ASTERACEAE DE LA REPSA.

A partir de botones florales y semillas, se obtuvieron 30 conteos cromosómicos correspondientes a 25 especies de la familia Asteraceae; éstos son los primeros reportes para las especies obtenidos de plantas de la REPSA. (Cuadro 4). Las fotografías de los cromosomas somáticos y meióticos para cada especie se ilustran en las figuras 2-13.

Cuadro 4. Números cromosómicos observados en especies de Asteraceae de la REPSA.

Espece	n	2n	x	Nivel de ploidía
<i>Acourtia cordata</i>	27	54	27	2x
<i>Ageratina cylindrica</i>		34	17	2x
<i>Ambrosia psilostachya</i>	36		18	4x
<i>Baccharis sordescens</i>	9	18	9	2x
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>		60	30	2x
<i>Bidens odorata</i> var. <i>odorata</i>	12		12	2x
<i>Brickellia secundiflora</i> var. <i>secundiflora</i>		18	9	2x
<i>Brickellia veronicifolia</i>		18	9	2x
<i>Cosmos bipinnatus</i>	12		12	2x
<i>Dahlia coccinea</i>		32	16	2x
<i>Fleischmannia pycnocephala</i>	20		10	4x
<i>Galinsoga parviflora</i>		16	8	2x
<i>Lactuca serriola</i>		18	9	2x
<i>Lagascea rigida</i>	17	34	17	2x
<i>Montanoa grandiflora</i>		38	19	2x
<i>Picris echioides</i>		10	5	2x
<i>Pittocaulon praecox</i>	30	60	30	2x
<i>Sonchus oleraceus</i>		32	8	4x
<i>Stevia salicifolia</i> var. <i>salicifolia</i>		24	12	2x
<i>Stevia origanoides</i>		33	11	3x
<i>Tagetes tenuifolia</i>		24	12	2x
<i>Tithonia tubiformis</i>	17	34	17	2x
<i>Verbesina virgata</i> var. <i>virgata</i>		34	17	2x
<i>Viguiera buddleiiformis</i>	17		17	2x
<i>Zinnia peruviana</i>		24	12	2x

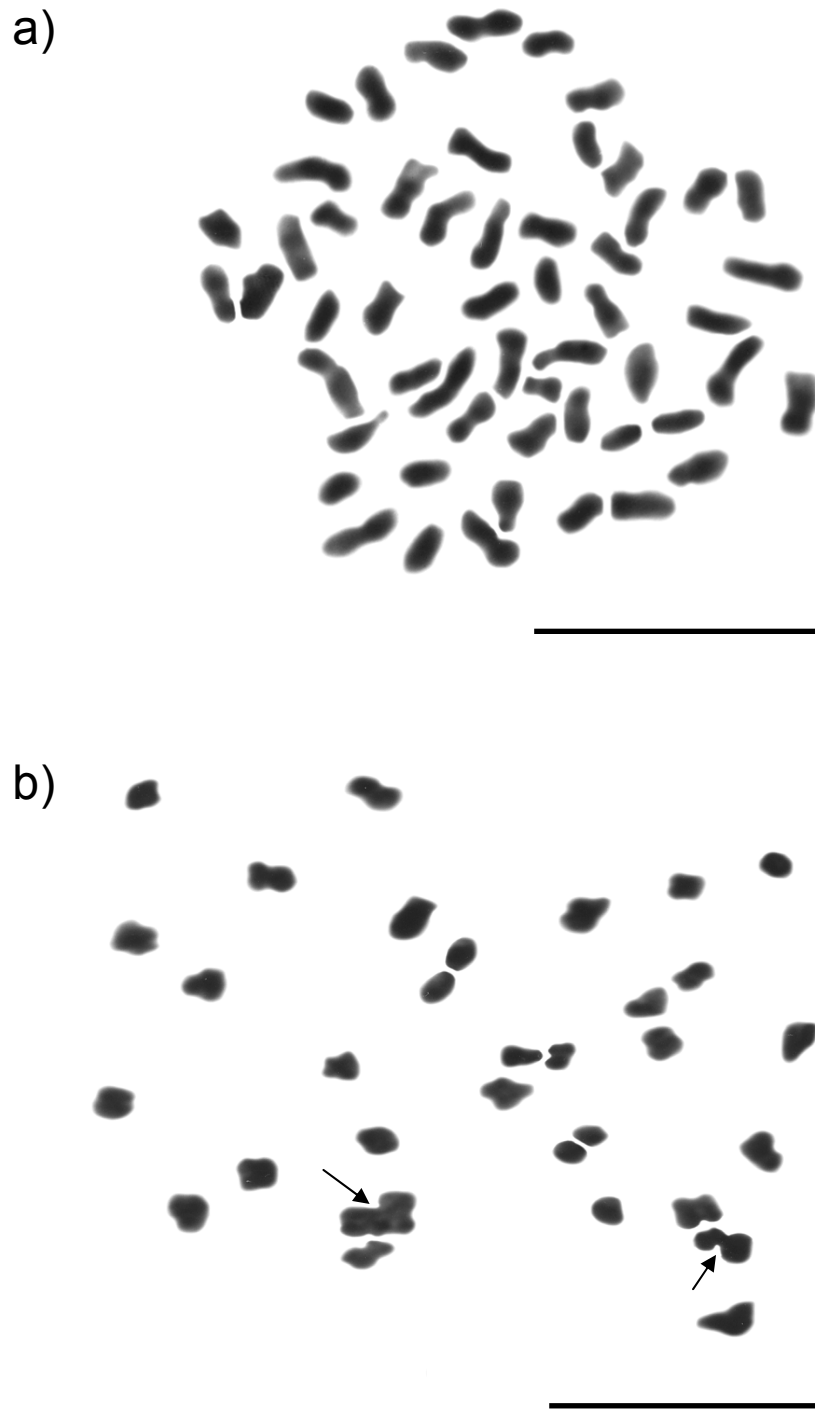


Fig. 2. Cromosomas somáticos, a) *Acourtia cordata* 2n=54; b) *Ageratina cylindrica* 2n=34. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μ m.



Fig. 3. Cromosomas somáticos, a) *Baccharis sordescens* $2n=18$; b) *Barkleyanthus salicifolius* $2n=60$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μm .

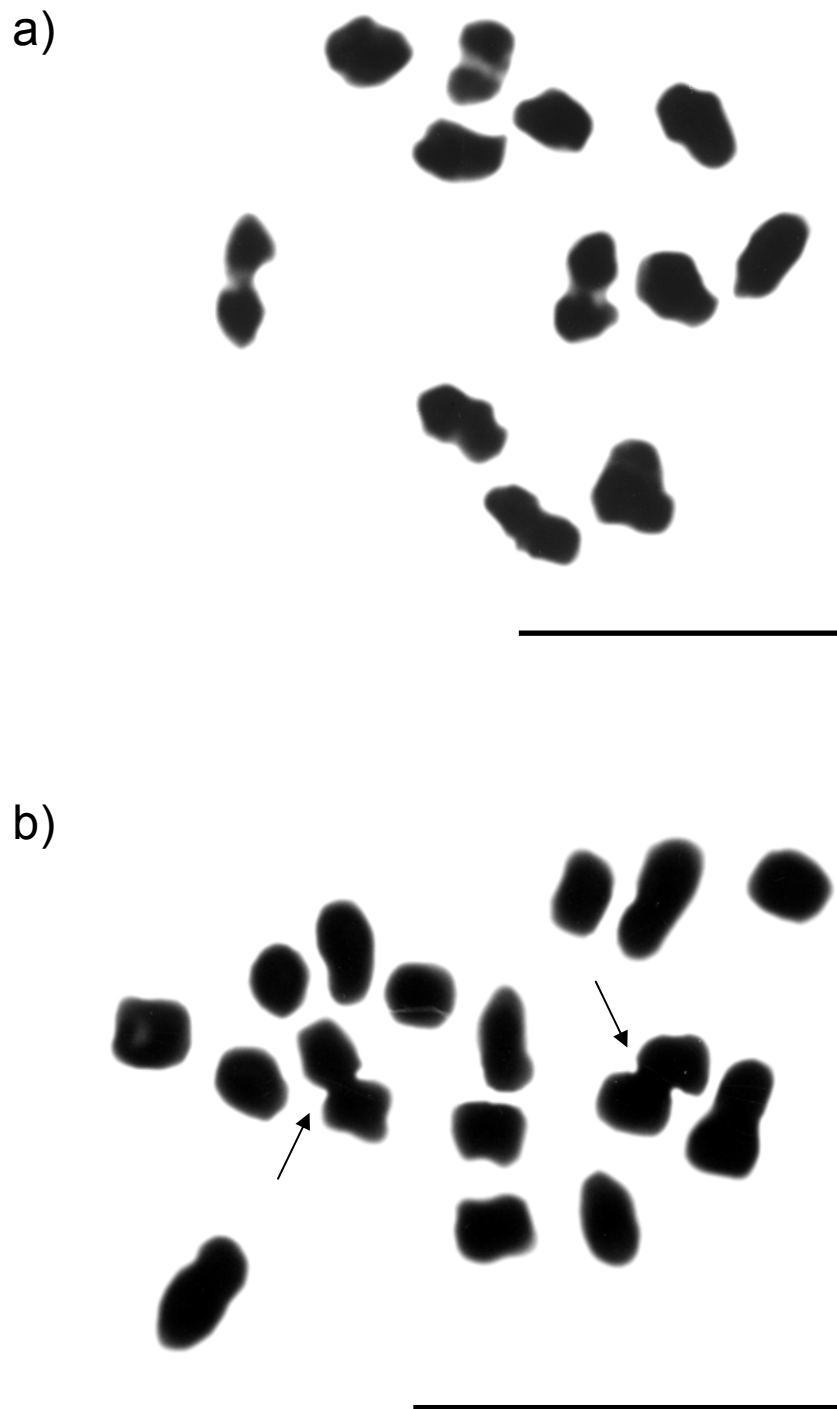


Fig. 4. a) Cromosomas de *Bidens odorata* var. *odorata*, diacinesis $n=12$ II; b) Cromosomas somáticos de *Brickellia secundiflora* var. *secundiflora* $2n=18$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μm .

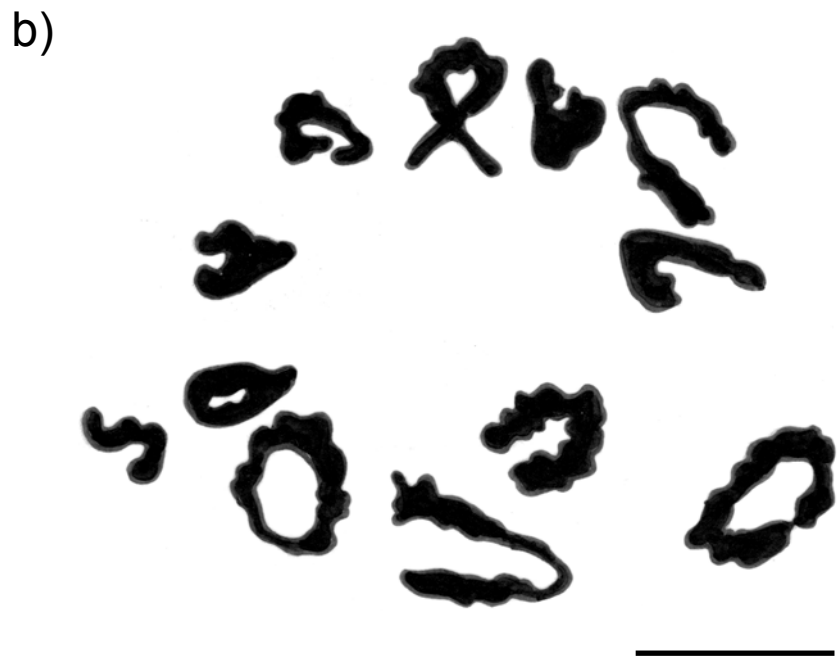
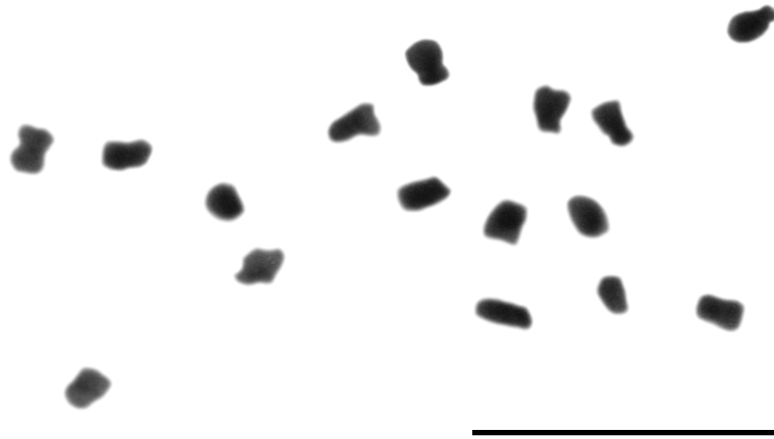


Fig. 5. a) Cromosomas somáticos de *Brickellia veronicifolia* $2n=18$; b) Cromosomas de *Cosmos bipinnatus*, diacinesis $n=12$ II. Escala 10 μ m.



Fig. 6. a) Cromosomas somáticos de *Dahlia coccinea* $2n=32$; b) Cromosomas de *Fleischmannia pycnocephala*, diacinesis $n=20$ II. Escala $10\ \mu\text{m}$.

a)



b)



Fig. 7. Cromosomas somáticos a) *Galinsoga parviflora* $2n=16$; b) *Lactuca serriola* $2n= 18$. Escala 10 μm .

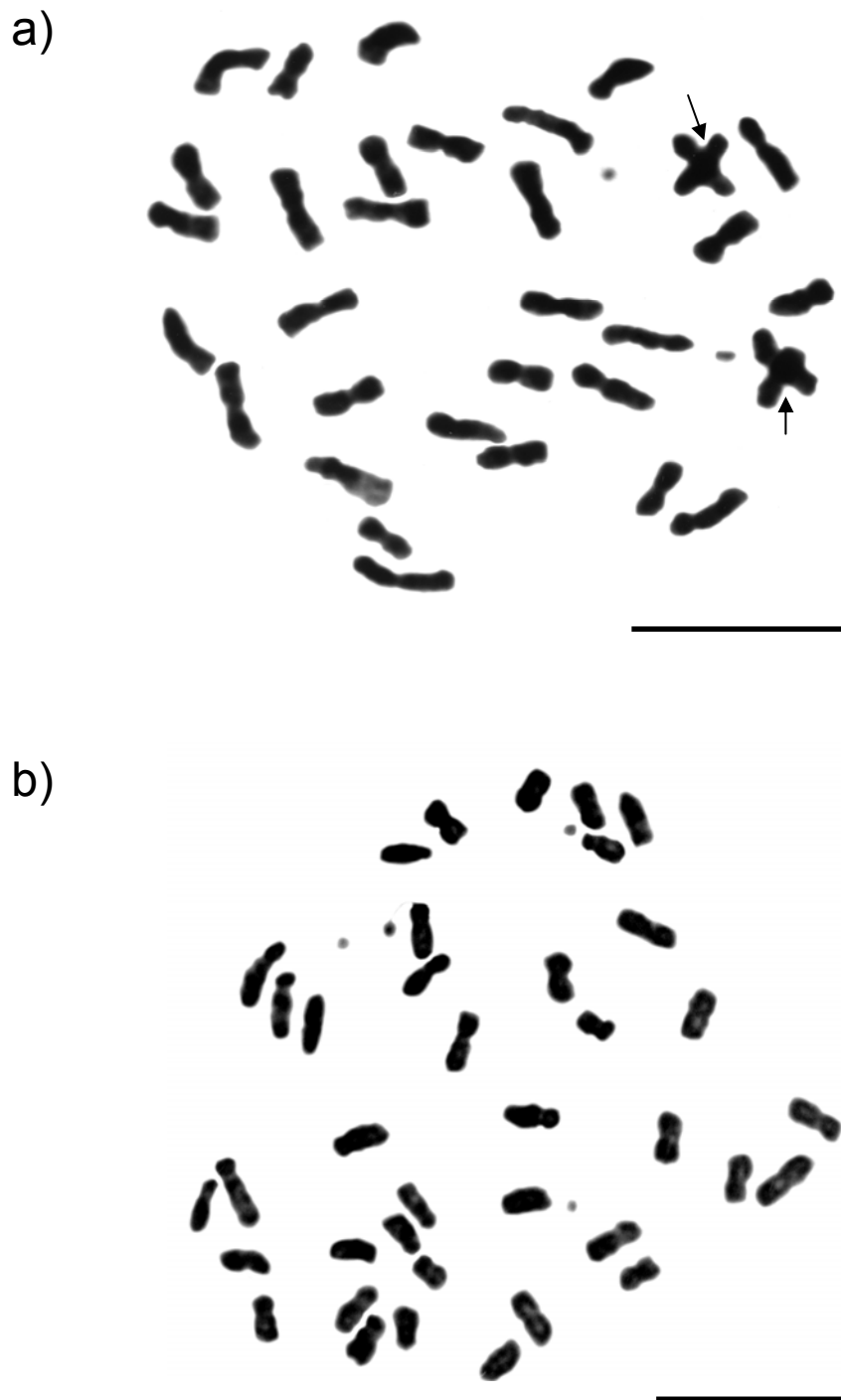


Fig. 8. Cromosomas somáticos a) *Lagascea rigida* 2n=34; b) *Montanoa grandiflora* 2n=38. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μ m.

a)



b)



Fig. 9. Cromosomas somáticos a) *Picris echioides* $2n=10$; b) *Stevia salicifolia* var. *salicifolia* $2n=24$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μm .

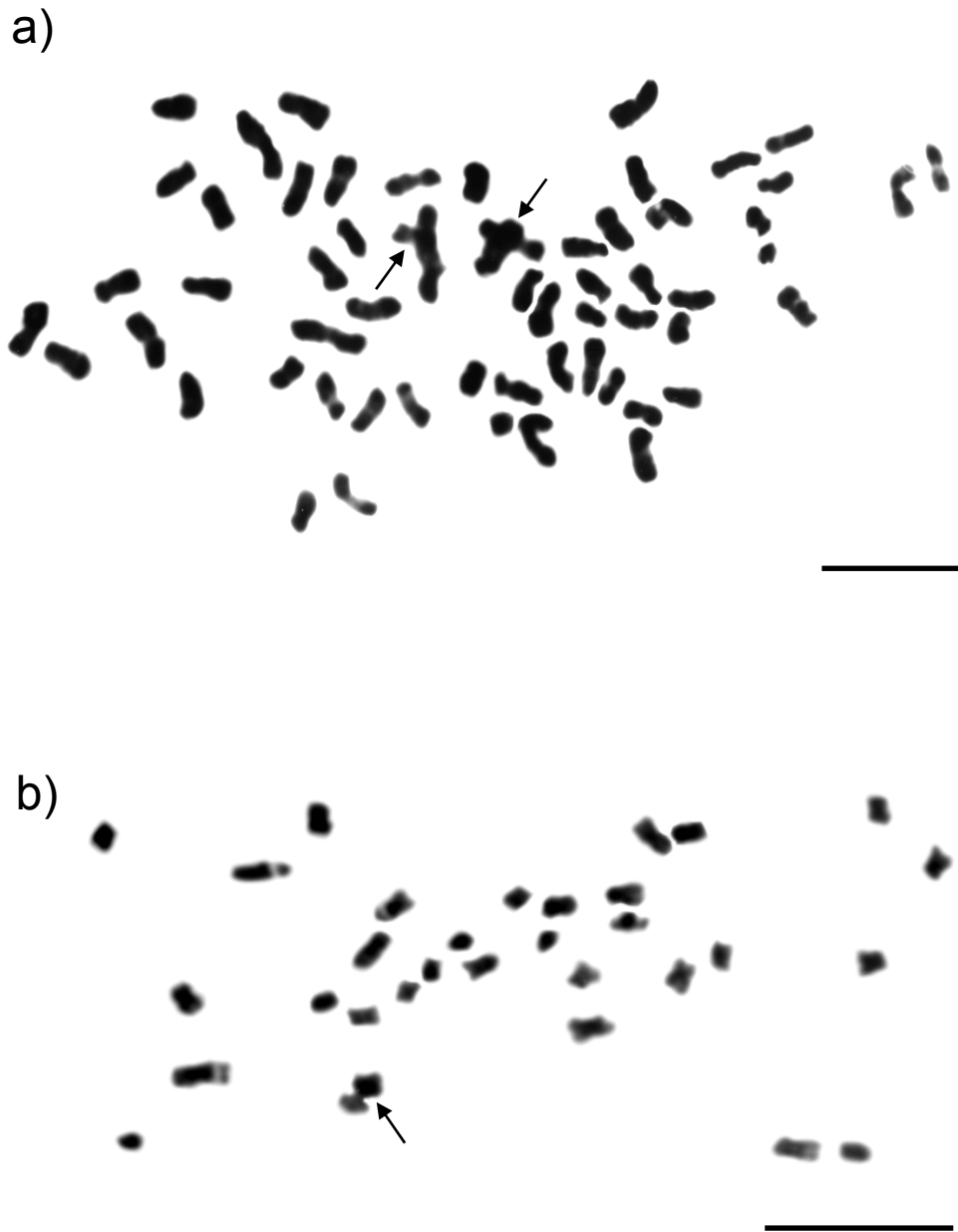


Fig. 10. Cromosomas somáticos a) *Pittocaulon praecox* $2n=60$; b) *Sonchus oleraceus* $2n=32$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μm .

a)



b)



Fig. 11. Cromosomas somáticos a) *Stevia organoides* $2n=33$; b) *Tagetes tenuifolia* $2n=24$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μm .

a)



b)

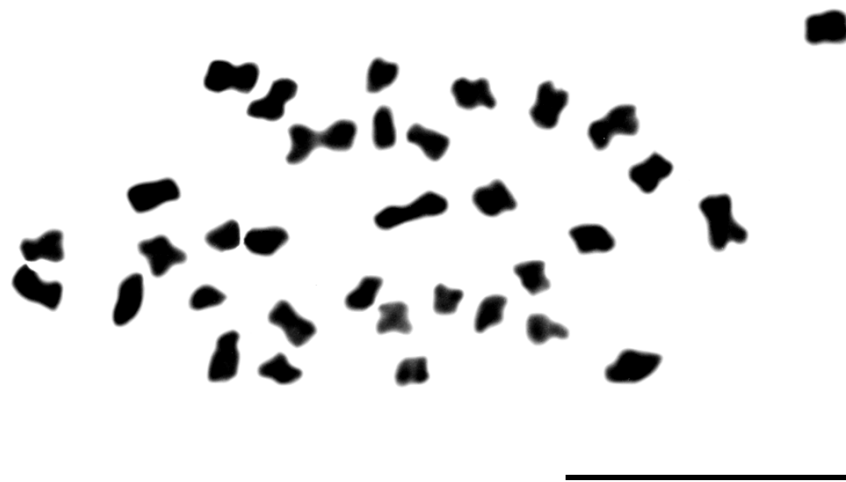


Fig. 12. Cromosomas somáticos a) *Tithonia tubiformis* $2n=34$; b) *Verbesina virgata* var. *virgata* $2n=34$. Escala 10 μm .

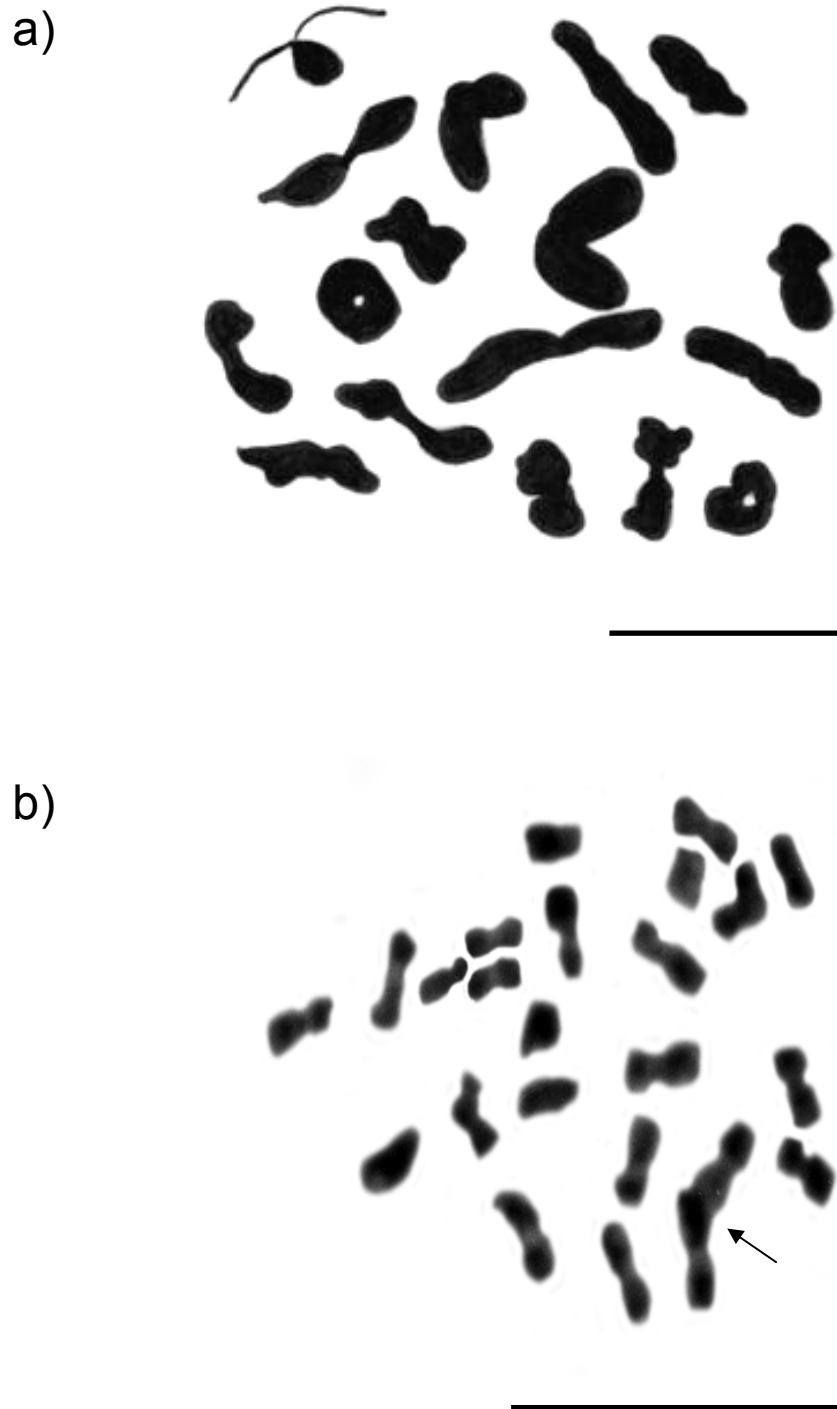


Fig. 13. a) Cromosomas de *Viguiera buddleiformis*, diacinesis $n=17$ II; b) Cromosomas somáticos de *Zinnia peruviana* $2n=24$. Las flechas señalan dos cromosomas sobrepuestos. Escala 10 μ m.

POLIPLOIDÍA EN ESPECIES DE ASTERACEAE DE LA REPSA

Para analizar la frecuencia de poliploidía en las especies de Asteraceae en la REPSA, se consideraron un total de 65 especies que presentan al menos un conteo cromosómico reportados en la literatura incluyendo los números cromosómicos obtenidos en este trabajo (Cuadro 5).

Cuando la poliploidía es calculada con base en la presencia de tres o más juegos cromosómicos básicos, 30.5% de las especies de Asteraceae de la reserva son poliploides. Usando este mismo método, Stebbins (1950) estimó que 30-35% de las angiospermas y 36% de las monocotiledóneas son poliploides (Goldblatt, 1980).

De acuerdo con el método de Grant (1963, 1989), el número haploide $n=14$ o más indica poliploidía. En consecuencia, 52.1% de las asteráceas de la reserva son poliploides. Grant (1963) reportó que 47% de 17,138 especies de angiospermas consideradas en su estudio resultaron poliploides.

Basados en el criterio de Goldblatt (1980), una especie con $n=11$ o más es poliploide. De esta manera, 68.5% de las especies de Asteraceae presentes en la reserva son poliploides. Usando este mismo criterio, Goldblatt (1980) reportó que el 68% de las 10, 580 especies de monocotiledóneas son poliploides.

Cuadro 5. Números cromosómicos de especies de Asteraceae observados en el presente estudio y obtenidos de la literatura.

Especie	n	2n	Nivel de ploidía	Referencia
<i>*Acourtia cordata</i>	27	54	2x	Este estudio.
<i>Ageratina adenophora</i>		51	3x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>*Ageratina cylindrica</i>		34	2x	Este estudio.
<i>*Ageratina deltoidea</i>		34	2x	Grashoff <i>et al.</i> , 1972.
<i>*Ageratina petiolaris</i>	17	34	2x	King <i>et al.</i> , 1976.
<i>Ageratum corymbosum</i>	10,20	40	2x,4x	Keil y Stuessy, 1975; Este estudio.
<i>Ambrosia confertiflora</i>	36,54		4x,6x	Payne <i>et al.</i> , 1964.
<i>Ambrosia psilostachya</i>	36		4x	Payne <i>et al.</i> , 1964; Este estudio.
<i>Artemisia ludoviciana</i>	18		4x	Keil y Stuessy, 1975.
<i>Aster subulatus</i>	5		2x	Turner <i>et al.</i> , 1961.
<i>Baccharis heterophylla</i>	9		2x	Keil y Stuessy, 1977.
<i>Baccharis salicifolia</i>	9,18		2x,4x	Pinkava y Keil, 1977.
<i>*Baccharis sordescens</i>	9		2x	Keil y Stuessy, 1977; Este estudio.
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	30		2x	Turner y Flyr, 1966. Este estudio.
<i>Bidens odorata</i>	12		2x	Keil <i>et al.</i> , 1988. Este estudio.
<i>*Brickellia secundiflora</i>	9		2x	Turner y King, 1964; Este estudio
<i>Brickellia veronicifolia</i>	9		2x	King <i>et al.</i> , 1976; Este estudio
<i>Conyza bonariensis</i>	27		6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969.
<i>Conyza canadensis</i>	9		2x	Turner <i>et al.</i> , 1962.
<i>Conyza coronopifolia</i>	9		2x	Keil y Stuessy, 1977.

Cuadro 5. Continuación

<i>Cosmos bipinnatus</i>	12		2x	Carr <i>et al.</i> , 1999; Este estudio.
<i>Cosmos parviflorus</i>	12		2x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Dahlia coccinea</i>	16	32	2x	Gatt <i>et al.</i> , 1998; Este estudio
<i>Dahlia sorensonii</i>	32		4x	Hansen y Hjerting, 1996.
<i>Dyssodia papposa</i>	13	26	2x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>Erigeron delphinifolius</i>	9,18		2x,4x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Erigeron karwinskianus</i>	9,18	27,36	2x,3x,4x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Erigeron longipes</i>	9,18		2x,4x	Sundberg <i>et al.</i> , 1986.
<i>Fleishmannia pycnocephala</i>	20		4x	King <i>et al.</i> , 1972; Este estudio.
<i>Florestina pedata</i>	10,11		2x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>Galinsoga parviflora</i>		16	2x	Canne, 1983; Este estudio.
<i>Gamochaeta americana</i>	14		4x	Carr <i>et al.</i> , 1999
<i>Heterosperma pinnatum</i>	25		4x	Keil y Stuessy, 1975.
<i>Jaegeria hirta</i>	18		4x	Keil y Stuessy, 1975.
<i>Lactuca serriola</i>	9		2x	Spencer <i>et al.</i> , 1978; Este estudio.
<i>Laennecia sophiifolia</i>	9		2x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Lagascea rigida</i>	17		2x	Stuessy, 1978; Este estudio.
* <i>Melampodium longifolium</i>	9		2x	Turner y King, 1962.
<i>Melampodium perfoliatum</i>	11,12		2x	Keil y Stuessy, 1975.
* <i>Montanoa grandiflora</i>	19		2x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972; Este estudio.
* <i>Montanoa tomentosa</i>	19		2x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>Picris echioides</i>	5	10	2x	Keil y Pinkava, 1976; Este estudio.
<i>Piqueria trinervia</i>	11,12		2x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
* <i>Pittocaulon praecox</i>	30		2x	Strother, 1983; Este estudio.
* <i>Pseudognaphalium chartaceum</i>	14	28	4x	Keil y Stuessy, 1977.
<i>Pseudognaphalium luteo-album</i>	7	14	2x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Pseudognaphalium viscosum</i>	14	28	4x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
* <i>Roldana sessilifolia</i>		60	2x	Zhao y Turner, 1993.
<i>Sanvitalia procumbens</i>	8		2x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972.
<i>Schkuhria pinnata</i>	10,20		2x,4x	Carr <i>et al.</i> , 1999.
<i>Simsia amplexicaulis</i>	17		2x	Jansen y Stuessy, 1980.
<i>Sonchus oleraceus</i>	16		4x	Turner <i>et al.</i> , 1961; Este estudio.
<i>Stevia micrantha</i>		22,24	2x	Watanabe <i>et al.</i> 2001.
* <i>Stevia organoides</i>		22,33,44	2x,3x,4x	Soejima <i>et al.</i> 2001. Este estudio.
<i>Stevia ovata</i>		22,33,44	2x,3x,4x	Soejima <i>et al.</i> , 2001.
<i>Stevia salicifolia</i>	12	24	2x	Watanabe <i>et al.</i> , 1995; Este estudio.
* <i>Stevia tomentosa</i>		33	3x	Watanabe <i>et al.</i> , 1995.
<i>Stevia viscida</i>	11	22,33,44	2x,3x,4x	Watanabe <i>et al.</i> , 2001.
<i>Tagetes lucida</i>	11		2x	Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>Tagetes micrantha</i>	12		2x	Keil y Stuessy, 1975.
<i>Tagetes tenuifolia</i>		24	2x	Keil <i>et al.</i> , 1988; Este estudio.
<i>Tithonia tubiformis</i>	17		2x	Keil y Stuessy, 1977; Este estudio.
* <i>Verbesina virgata</i>	17		2x	Turner <i>et al.</i> , 1961.
* <i>Viguiera buddleiiformis</i>	17		2x	Este estudio.
<i>Zinnia peruviana</i>	12		2x	Torres, 1963; Este estudio.

* Especies endémicas de México

De las 21 especies endémicas de México, solo 13 cuentan con números cromosómicos en la literatura y tres más fueron obtenidos por primera vez en este trabajo (*Acourtia cordata* con $n=27$ y $2n=54$, *Ageratina cylindrica* con $2n=34$ y *Viguiera buddleiiformis* con $n=17$). En el cuadro 6 se muestran la frecuencia de poliploidía en las 16 especies endémicas de México.

Cuadro 6. Porcentajes de poliploidía en las asteráceas de la REPSA basados en los tres métodos.

	Total de especies	≥ 3 genomas (Stebbins, 1950)	$n \geq 14$ (Grant, 1963)	$n \geq 11$ (Goldblatt, 1980)
Todas las especies	65	30.5%	52.1%	68.5%
Especies endémicas de México	16	18.75%	81.25%	81.25%

El nivel de ploidía más frecuente dentro de los poliploides (con tres o más juegos completos de cromosomas) fue el tetraploide ($4x$); por ejemplo, *Ambrosia psilostachya* ($n=36$), *Artemisia ludoviciana* ($n=18$), *Dahlia sorensenii* ($n=32$), *Fleishmannia pycnocephala* ($n=20$), *Gamochoa americana* ($n=14$), *Heterosperma pinnatum* ($n=25$), *Jaegeria hirta* ($n=18$), *Pseudognaphalium chartaceum* ($n=14$), *Pseudognaphalium viscosum* ($n=14$) y *Sonchus oleraceus* ($n=16$). Solo tres especies fueron triploides, *Stevia organoides* ($2n=3x=33$), *S. tomentosa* ($2n=3x=33$) y *Ageratina adenophora* ($2n=3x=51$), que son generalmente asociados con reproducción asexual (agamospermia) (King *et al.*, 1976). Algunas de las especies poliploides, como *Sonchus oleraceus* ($2n=4x=32$) y *Conyza bonariensis* ($2n=6x=54$) son malezas introducidas que se observan con mayor frecuencia como ruderales; sin embargo se registraron dentro de las zonas núcleo de la REPSA.

De acuerdo con el criterio de Grant (1963,1989) y de Goldblatt (1980), especies diploides ($2x$) con número cromosómico alto podrían ser poliploides cuyos números básicos secundarios fueron derivados por poliploidía. Tal es el caso de *Acourtia cordata* ($n=27$), *Ageratina deltoidea* ($n=17$), *Ageratina petiolaris* ($n=17$), *Barkleyanthus salicifolius* ($n=30$), *Dahlia coccinea* ($n=16$), *Lagascea rigida* ($n=17$), *Montanoa grandiflora* ($n=19$), *Montanoa tomentosa* ($n=19$), *Pittocaulon praecox* ($n=30$), *Roldana sessilifolia* ($n=30$), *Tithonia tubiformis* ($n=17$), *Verbesina virgata* ($n=17$) y *Viguiera buddleiiformis* ($n=17$).

POLIPLOIDÍA EN GÉNEROS DE ASTERACEAE DE LA REPSA

De acuerdo con el último listado florístico realizado por Castillo-Argüero *et al.* (2004), en la REPSA se encuentran representados 34 géneros de Asteraceae. Sin embargo, una vez revisada la nomenclatura y adicionando las especies recolectadas en este estudio, se registraron 45 géneros de asteráceas para la reserva (Cuadro 7).

Con base en la información obtenida a partir de la literatura, se estimó que el 75% (34/45) de los géneros de Asteraceae en la reserva presentan poliploidía, es decir, contienen especies con tres o más juegos cromosómicos completos con respecto al número básico (x) para cada género. Los géneros *Acourtia* ($x=27$), *Archibaccharis* ($x=9$), *Brickellia* ($x=9$), *Critonia* ($x=10$), *Florestina* ($x=10$), *Lagascea* ($x=17$), *Pittocaulon* ($x=30$), *Roldana* ($x=30$), *Simsia* ($x=17$) y *Tithonia* ($x=17$) no presentan poliploidía, pues solo contienen especies diploides. Sin embargo, es importante notar que los números básicos en estos géneros varían y se observan números bajos ($x=9, 10$) y otros relativamente altos ($x=17, 27$ y 30), probablemente de origen poliploide (Stebbins, 1971; Grant, 1989).

Cuadro 7. Número básico (x) y nivel de ploidía en los géneros de Asteraceae presentes en la REPSA.

Género	Número básico (x)	Nivel de ploidía $2n=$	Referencia
<i>Acourtia</i>	27	2x	Powell y Powell, 1978
<i>Ageratina</i>	17	2x,3x,4x,5x	King <i>et al.</i> , 1976
<i>Ageratum</i>	10	2x,3x,4x	Turner, 1964; King <i>et al.</i> , 1976
<i>Ambrosia</i>	18	2x,4x,6x,8x	Payne <i>et al.</i> , 1964; Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Archibaccharis</i>	9	2x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Powell <i>et al.</i> , 1974
<i>Artemisia</i>	9	2x,4x,6x,8x	McArthur y Sanderson, 1999
<i>Aster</i>	5,8,9	2x,3x,4x,6x,8x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Semple, 1995
<i>Baccharis</i>	9	2x, 4x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Carr <i>et al.</i> , 1999
<i>Bartleyanthus</i>	30	2x	Robinson <i>et al.</i> , 1997
<i>Bidens</i>	10,11,12,14	2x,4x,6x,12x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson, <i>et al.</i> , 1989
<i>Brickellia</i>	9	2x	King <i>et al.</i> , 1976; Keil y Pinkava, 1976
<i>Chromolaena</i>	10	2x,4x,6x	King <i>et al.</i> , 1976; Watanabe <i>et al.</i> , 1995
<i>Conyza</i>	9	2x,4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Carr <i>et al.</i> , 1999
<i>Cosmos</i>	11,12	2x,4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Critonia</i>	10	2x	King <i>et al.</i> , 1976
<i>Dyssodia</i>	7,8,13	2x,4x	Robinson <i>et al.</i> , 1989; Powell y Turner, 1963.
<i>Erigeron</i>	9	2x,4x,6x,8x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Semple, 1995
<i>Fleischmannia</i>	10	2x,4x,6x,8x	Robinson <i>et al.</i> , 1989

Cuadro 7. Continuación

<i>Florestina</i>	10	2x	Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Galinsoga</i>	8	2x,4x,6x,8x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Gamochaeta</i>	7	2x,4x	Keil <i>et al.</i> , 1988
<i>Heterosperma</i>	11,13	2x,4x	Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Jaegeria</i>	9	2x,4x,8x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Lactuca</i>	9	2x,4x	Spencer <i>et al.</i> , 1978
<i>Laennecia</i>	9	2x,4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1969; Carr <i>et al.</i> , 1999
<i>Lagascea</i>	17	2x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Melampodium</i>	9,10,11,12	2x,3x,4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Montanoa</i>	19	2x,3x,4x,6x,8x,12x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Parthenium</i>	12	2x, 4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Picris</i>	5	2x,4x,6x	Spencer <i>et al.</i> , 1978
<i>Piqueria</i>	11,12	2x,4x	Turner <i>et al.</i> , 1962; King <i>et al.</i> , 1976
<i>Pittocaulon</i>	30	2x	Robinson <i>et al.</i> , 1997
<i>Pseudognaphalium</i>	7	2x,4x	Powell y Turner, 1963; Keil <i>et al.</i> , 1988.
<i>Roldana</i>	30	2x	Robinson <i>et al.</i> , 1997
<i>Sanvitalia</i>	8	2x,4x	Jansen y Stuessy, 1980.
<i>Schkuhria</i>	10,12	2x,4x	Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Simsia</i>	17	2x	Powell y Turner, 1963.
<i>Sonchus</i>	8,9	2x,3x,4x	Spencer <i>et al.</i> , 1978
<i>Stevia</i>	11,12,17	2x,3x,4x,5x	Turner, 1964; King <i>et al.</i> , 1976
<i>Tagetes</i>	11,12,18	2x,4x	Ralston <i>et al.</i> , 1989; Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Tithonia</i>	16,17	2x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Verbesina</i>	16,17,18	2x,4x,5x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Viguiera</i>	8,12,17,18,21	2x,4x,6x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989
<i>Zinnia</i>	8,9,10,11,12	2x,4x,8x	Solbrig <i>et al.</i> , 1972, Robinson <i>et al.</i> , 1989

Varios géneros como *Ageratina*, *Bidens*, *Erigeron*, *Stevia*, *Verbesina* y *Viguiera* muestran una tendencia a la presencia de un gran número de especies y la presencia de varios niveles de ploidía (Cuadro 8).

Cuadro 8. Géneros de Asteraceae en la REPSA con número elevado de especies y sus niveles de ploidía.

Género	No. Especies	Número básico (x)	Niveles de ploidía
<i>Ageratina</i>	290	17	2x,3x,4x,5x,6x,8x
<i>Bidens</i>	240	11,12	2x,3x,4x,6x,8x
<i>Erigeron</i>	200	9	2x,3x,4x,5x,6x,8x
<i>Stevia</i>	230	11,12	2x,3x,4x,5x,6x
<i>Verbesina</i>	300	17	2x,4x,6x
<i>Viguiera</i>	180	17	2x,4x,6x

VIABILIDAD DE POLEN EN ESPECIES DE ASTERACEAE EN LA REPSA

La tinción con azul de algodón de los granos de polen fue usada para indicar su viabilidad. Se analizaron muestras para un total de 38 especies de asteráceas de la reserva (Cuadro 9). El porcentaje de viabilidad de polen en las especies examinadas fue relativamente alto (80~99%). Las especies que presentan los porcentajes de viabilidad más bajos son *Melampodium perfoliatum* (80.08%), *Barkleyanthus salicifolius* (80.50%) y *Baccharis pteronioides* (82.77%)

La viabilidad de polen en las especies tetraploides fue de más del 90%: *Ambrosia confertiflora* (93.83%), *Ambrosia psilostachya* (97.48%), *Artemisia ludoviciana* (90.18%), *Dahlia sorensenii* (98.18%) y *Jaegeria hirta* (91.46%).

Cuadro 9. Porcentajes de polen viable en 38 especies de la REPSA.

Especie	Número cromosómico (n)	Total de granos observados	Polen viable (%)
<i>Ageratina cylindrica</i>	17	506	95.65
<i>Ageratina petiolaris</i>	17	219	92.68
<i>Ambrosia confertiflora</i>	36	519	93.83
<i>Ambrosia psilostachya</i>	36	516	97.48
<i>Artemisia ludoviciana</i>	18	438	90.18
<i>Aster subulatus</i>	5	332	97.89
<i>Baccharis pteronioides</i>	9	360	82.77
<i>Baccharis salicifolia</i>	9	444	99.32
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	30	318	80.50
<i>Bidens odorata</i>	12	537	98.69
<i>Conyza coronopifolia</i>	9	400	98.25
<i>Cosmos bipinnatus</i>	12	565	98.58
<i>Cosmos parviflorus</i>	12	472	97.88
<i>Dahlia coccinea</i>	16	509	99.21
<i>Dahlia sorensenii</i>	32	550	98.18
<i>Dyssodia papposa</i>	13	350	99.14
<i>Florestina pedata</i>	10	457	97.81
<i>Heterosperma pinnatum</i>	25	422	93.36
<i>Jaegeria hirta</i>	18	175	91.46
<i>Lagascea rigida</i>	17	439	98.63
<i>Melampodium longifolium</i>	9	181	95.26
<i>Melampodium perfoliatum</i>	12	236	80.08
<i>Montanoa tomentosa</i>	19	604	91.39
<i>Parthenium hyterophorus</i>	17	492	98.57
<i>Picris echioides</i>	5	366	95.08
<i>Piqueria trinervia</i>	10	270	93.70

Cuadro 9. Continuación

<i>Pittocaulon praecox</i>	30	256	98.14
<i>Sanvitalia procumbens</i>	8	519	97.49
<i>Schkuhria pinnata</i>	10,20	69	95.65
<i>Simsia amplexicaulis</i>	17	485	93.40
<i>Stevia salicifolia</i>	12	310	89.67
<i>Tagetes lucida</i>	11	517	98.25
<i>Tagetes micrantha</i>	12	336	94.05
<i>Tagetes tenuifolia</i>	12	523	98.66
<i>Tithonia tubiformis</i>	17	556	99.28
<i>Verbesina virgata</i>	19	389	95.27
<i>Viguiera excelsa</i>	--	453	99.55
<i>Zinnia peruviana</i>	11	400	98.00

FRECUENCIA DE POLIPLOIDIA EN ASTERACEAE EN SIETE REGIONES DEL MUNDO

En el cuadro 10 se muestran los porcentajes de especies poliploides en las Asteraceae de siete regiones diferentes del mundo, incluyendo los resultados obtenidos para la REPSA. En la mayoría de los casos, la frecuencia de poliploidía varía de acuerdo con el criterio utilizado, sin embargo, los porcentajes pueden ser iguales o muy parecidos como en el caso de las asteráceas de Camerún.

Cuadro 10. Porcentajes de poliploidía en Asteraceae para siete floras diferentes.

Región	No. Especies	≥ 3 genomas (%)	n≥ 14 (%)	n≥ 11 (%)	Referencia
Camerún	54	44	41	44	Morton, 1993
Hawai	70	30	70	83	Carr, 1998
Islas Juan Fernández	8	25	100	100	Sanders <i>et al.</i> , 1983
Montañas Hengduan	48	17	77	77	Nie <i>et al.</i> , 2005
Nigeria	53	25	36	58	Gill y Omoigui, 1987
Norte y Centro India	140	20	37	51	Gupta y Gill, 1989
REPSA	65	31	52	69	Este trabajo

En la comparación de los porcentajes de poliploidía se consideraron los tres métodos usados previamente para evaluar la frecuencia de poliploidía (Fig. 14).

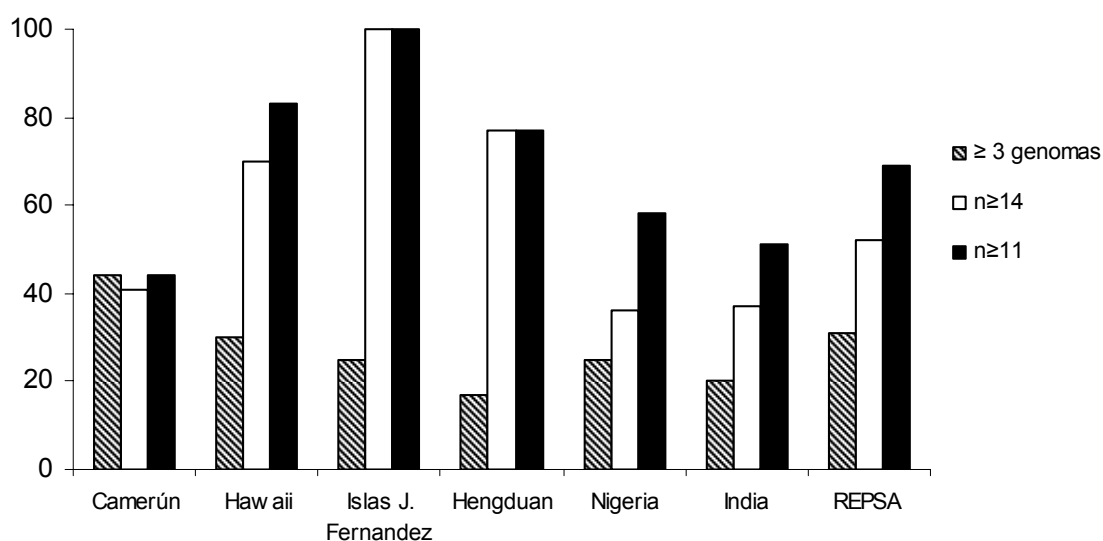


Fig. 14. Porcentajes de poliploidía para Asteraceae en siete regiones basados en tres métodos de estimación de niveles de poliploidía (ver cuadro 10).

Los resultados de la prueba estadística de χ^2 muestran que sí existen diferencias significativas en la frecuencia de poliploidía en Asteraceae respecto a la región en los tres métodos utilizados para calcularla (Cuadro 11).

Cuadro 11. Valores de χ^2 y P del análisis comparativo de la frecuencia de poliploidía para Asteraceae en las siete regiones listadas en el cuadro 10 para los tres criterios de estimación de niveles de poliploidía.

Criterio	χ^2	P
≥ 3 genomas (Stebbins, 1950)	15.517	0.0166
n ≥ 14 (Grant, 1963)	48.744	<0.0001
n ≥ 11 (Goldblatt, 1980)	38.984	<0.0001

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE CITOTIPOS DIPLOIDES Y POLIPLOIDES EN TRES ESPECIES

A continuación se describe la distribución geográfica de poblaciones diploides y poliploides en tres especies de Asteraceae.

Dahlia coccinea es una especie polimórfica, con una distribución geográfica amplia en México y Guatemala. Es un poliploide compuesto por citotipos diploides ($n=16$) y tetraploides ($n=32$) (Sorensen, 1969). El número cromosómico reportado en este trabajo es diploide ($2n=32$), que es consistente con los conteos realizados por otros autores para poblaciones del centro del país, mientras que los citotipos tetraploides ($n=32$) han sido reportados para el norte y sur de México (Giannasi, 1975; Sundberg *et al.*, 1986; Gatt, *et al.*, 1998). Los citotipos tetraploides de *Dahlia coccinea* se distribuyen en áreas distintas a las ocupadas por los diploides (Sorensen, 1969) (Fig. 15).

Fleischmannia pycnocephala es una especie poliploide ampliamente distribuida en México y Sudamérica. Muestra una serie basada en $n=10$, con citotipos diploides ($2x$), tetraploides ($4x$), hexaploides ($6x$) y octoploides ($8x$) (Robinson *et al.*, 1989). La población analizada en este estudio fue tetraploide, con número cromosómico $n=20$. Este citotipo es el más frecuente encontrado a lo largo de México, mientras que los citotipos hexaploides han sido reportados hacia el sur en Chiapas y los octoploides fueron observados para poblaciones de Guatemala (Turner *et al.*, 1962; King *et al.*, 1976; Robinson *et al.*, 1989). En el centro-este del país se observa que los diploides tienen una distribución relativamente restringida, mientras que los tetraploides se distribuyen más ampliamente. Sin embargo, hacia el sur, en el estado de Chiapas, se encuentran citotipos $2x$, $4x$ y $6x$ (Fig. 16).

Se han reportado citotipos diploides ($n=8$) y tetraploides ($n=16$) para *Galinsoga parviflora*, una hierba ampliamente distribuida en el sur de Estados Unidos, México y Sudamérica. En este estudio se encontró un número cromosómico $2n=16$, lo que concuerda con los conteos cromosómicos haploides ($n=8$) para poblaciones del centro de México reportados por Turner *et al.*, (1962). Sin embargo, estos mismos autores reportaron citotipos tetraploides ($n=16$) para ejemplares del sur de México y Guatemala. Por otro lado, Canne (1983) y Keil *et al.* (1988) reportaron poblaciones tetraploides en el noroeste de Chihuahua y sureste de Arizona (Fig. 17).

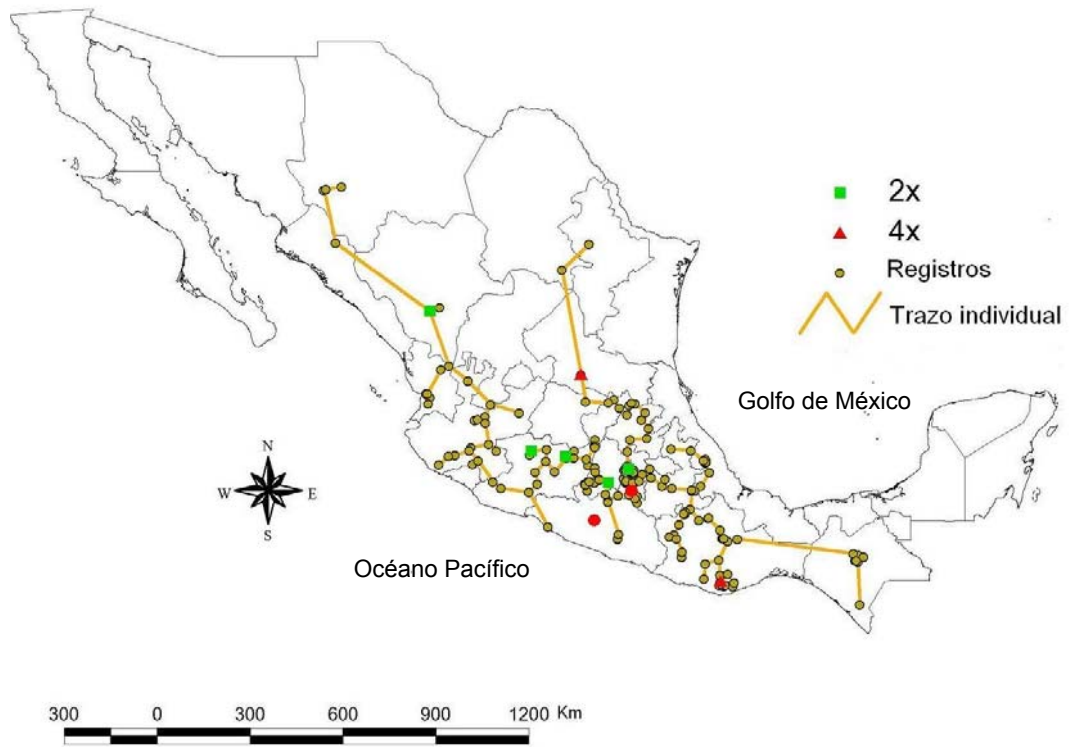


Fig. 15. Distribución de poblaciones diploides y tetraploides de *Dahlia coccinea*.

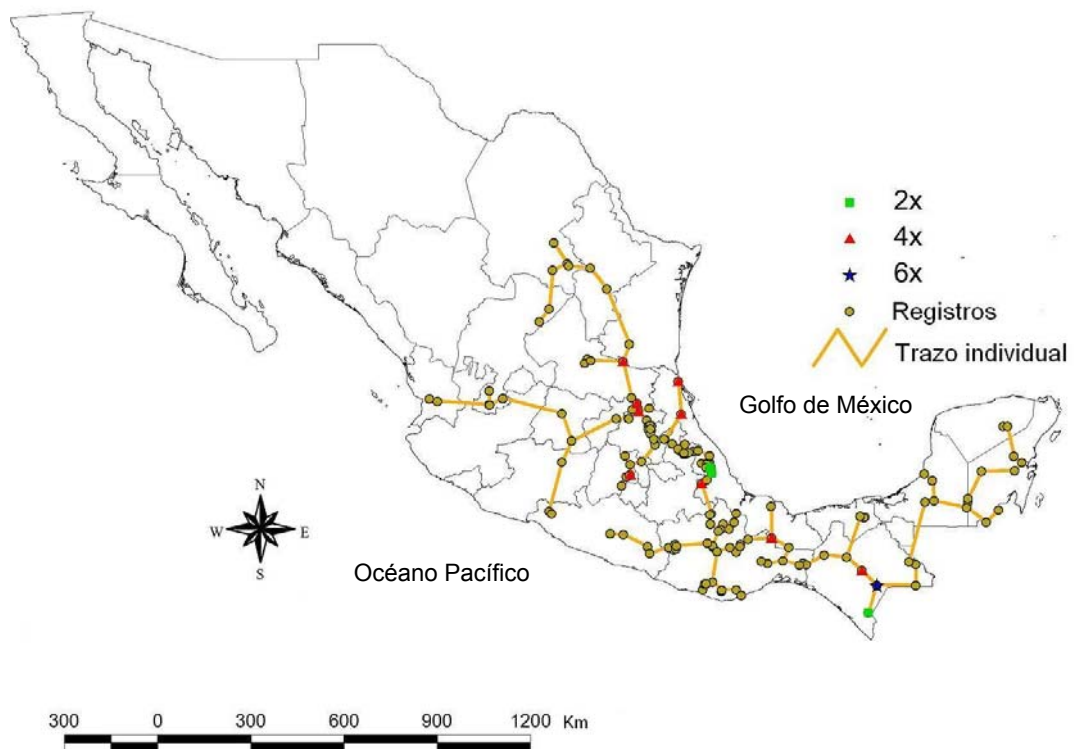


Fig. 16. Distribución de poblaciones diploides y poliploides de *Fleischmannia pycnocephala*.

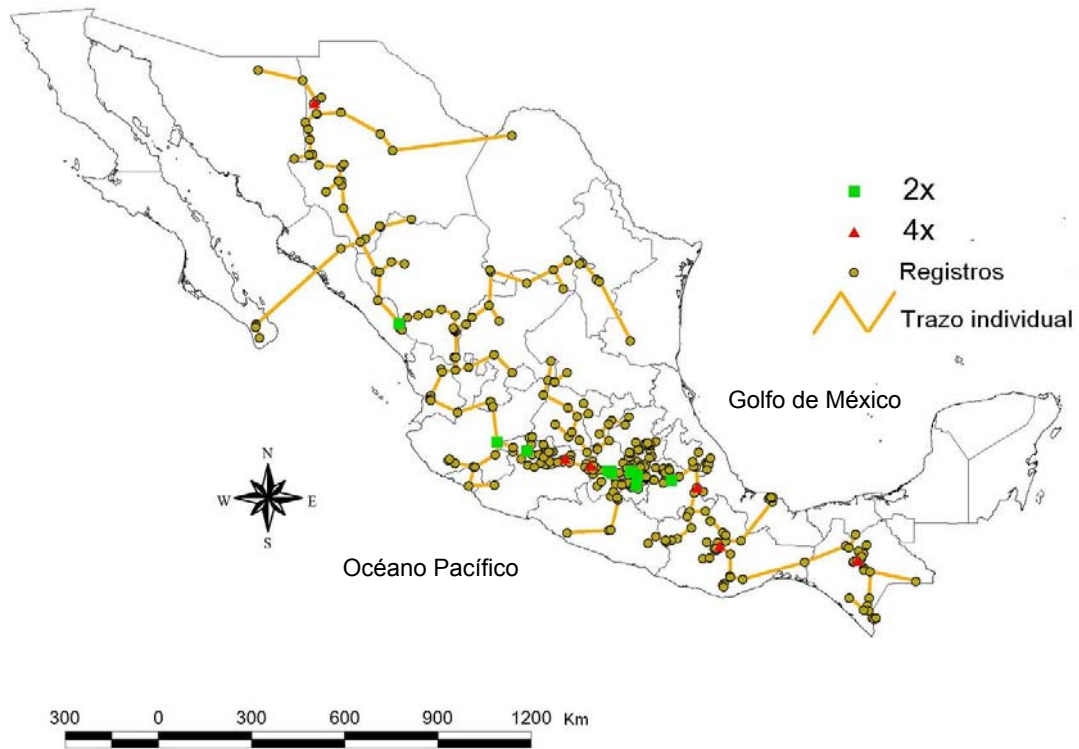


Fig. 17. Distribución de poblaciones diploides y tetraploides de *Galinsoga parviflora*.

Otro ejemplo es *Ambrosia psilostachya*; en esta especie herbácea de amplia distribución en las zonas templadas de México, han sido observados números cromosómicos $n=18$, 36 y 54 (Payne *et al.*, 1964). Solo se conoce el citotipo diploide ($n=18$) en una localidad de Tamaulipas; sin embargo, las poblaciones tetraploides se distribuyen en el centro y norte de México, mientras que las poblaciones hexaploides ($n=54$) se han encontrado en el oeste de Estados Unidos (Payne *et al.*, 1964; Keil y Stuessy, 1975).

DISCUSIÓN

COMPARACIÓN DE LOS LISTADOS FLORÍSTICOS DE ASTERACEAE EN LA REPSA

Rzedowski (1954) realizó el trabajo florístico más completo del Pedregal de San Ángel, que abarcaba todo el derrame del Xitle, un área bastante más extensa que la REPSA y con un intervalo altitudinal mayor. Sin embargo, enlista las especies presentes en matorral xerófilo, el tipo de vegetación presente en la reserva, al igual que el estudio de Panti (1984). Los trabajos de Álvarez *et al.*, (1982), Valiente y De Luna (1990), Castillo-Argüero *et al.* (2004) y el presente estudio se circunscriben al área actual que abarca la REPSA.

La revisión de los estudios florísticos para la REPSA, incluido el material recolectado y determinado en este estudio, registra un número alto de especies de Asteraceae. La diferencia entre el número total de las Asteraceae compiladas en la literatura (136) y las reportadas en este trabajo (75) es de 61 especies. Esta diferencia podría disminuir si se consideran los siguientes ejemplos.

Especies que probablemente fueron mal identificadas y que podrían ser fácilmente confundidas por especies del Pedregal: *Parthenium bipinnatifidum* pudo ser confundida por *Parthenium hysterophorus*, mientras que *Pseudognaphalium oxyphyllum* quizá fue tomada por *Pseudognaphalium viscosum*.

También hay registros de especies que crecen en otros tipos de hábitat diferentes al matorral xerófilo, por ejemplo *Achillea millefolium*, una especie que crece en bosques de *Abies* en suelos profundos y húmedos; un ejemplar del MEXU indica que fue recolectado dentro del Jardín Botánico, donde se cultiva como planta medicinal. Otro ejemplo, *Bidens aurea*, es una planta de ambientes acuáticos y por lo tanto poco probable de encontrarse en la REPSA.

Es probable que algunas de las especies que son citadas sólo por un autor pertenezcan a comunidades vegetales de altitudes superiores a los 2400 m y por lo tanto fuera de los límites actuales establecidos para la REPSA. Por ejemplo, *Ageratina glabrata*, *Ageratina maireriana*, *Baccharis conferta*, *Bidens ostruthioides*, *Erigeron maximus*, *Iostephane heterophylla*, *Pectis prostrata*, *Pectis schaffneri*, *Pseudognaphalium oxyphyllum*, *Stevia jorullensis*, *Tagetes foetidissima*, *Tridax coronopifolia* y *Trixis longifolia*, entre otras.

Otras especies, como *Aster subulatus*, *Tagetes lucida* y *Viguiera excelsa* fueron consideradas como extinciones locales por Valiente-Banuet y De Luna (1990); sin embargo, en el presente estudio fueron nuevamente registradas dentro de los límites de la reserva. Aún considerando los ejemplos anteriores, el número de especies de Asteraceae registradas para la REPSA en los trabajos florísticos revisados es elevado.

NUEVOS REGISTROS DE ASTERACEAE PARA LA REPSA

Doce especies de Asteraceae son reportadas por primera vez para la flora de la REPSA. Entre ellas se encuentran especies de amplia distribución en México presentes en regiones adyacentes al Distrito Federal en diversos tipos de vegetación, incluido el matorral xerófilo, por ejemplo *Ageratina brevipes*, *Ageratina choricephala*, *Ageratina cylindrica*, *Ambrosia confertiflora*, *Baccharis heterophylla*, *Erigeron karvinskianus* y *Pseudognaphalium semilanatum*. En particular *Montanoa grandiflora* es una especie que crece de forma silvestre en el Valle de México y es ampliamente cultivada por su valor ornamental; las plantas de esta especie se encontraron creciendo en la zona núcleo poniente, probablemente escapada del Jardín Botánico. Otro ejemplo es *Melampodium longifolium*, hierba de 5 a 10 centímetros de alto que posiblemente ha pasado desapercibida por otros autores y tal vez ha estado presente en la zona del Pedregal desde hace mucho tiempo.

Otras especies, como *Conyza bonariensis* y *Lactuca serriola* son malezas introducidas al país de amplia distribución. Estas especies tienen hábitos ruderales y su presencia generalmente está asociada a sitios perturbados. *Picris echioides*, *Sonchus oleraceus* y *Taraxacum officinale* son otros ejemplos de malezas introducidas, ya antes reportadas por Rzedowski (1954) y Castillo-Argüero *et al.*, (2004).

No obstante su pequeña superficie, la REPSA alberga una gran diversidad de plantas vasculares, de las cuales la familia Asteraceae es la más diversa, con más del 22% de la flora total (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). El análisis y comparación de los estudios florísticos realizados en el área que comprende la REPSA muestran cambios a través del tiempo en la composición florística de Asteraceae; prueba de ello son los doce nuevos registros reportados en este trabajo, cuyas poblaciones más cercanas se hayan en los bosques de encino o pino aledaños a la Ciudad de México. Este cambio en la composición de la flora de las asteráceas en la REPSA debe ser objeto de constantes monitoreos florísticos.

NÚMEROS CROMOSÓMICOS OBTENIDOS PARA ESPECIES DE ASTERACEAE DE LA REPSA

El número cromosómico de $2n=54$ para *Acourtia cordata*, obtenido en este trabajo, es el primero que se reporta para la especie. Este número es consistente con reportes anteriores de números cromosómicos de $n=27$ para otras especies de *Acourtia* (Goldblatt 1981, 1985; Strother y Panero, 2001). Powell y Sikes (1970) propusieron $x=9$ como el número cromosómico básico para *Acourtia*; sin embargo, conteos cromosómicos para cerca de 10 especies de las 85 reconocidas para el género, sugieren que el número básico para *Acourtia* es $x=27$. El conocimiento del número cromosómico en el resto de las especies de *Acourtia* permitiría determinar el número básico en el género. De confirmarse el número básico $x=9$, las especies con $n=27$ serían hexaploides, mientras que si se confirma que $x=27$ es el número básico, las especies con $n=27$ son diploides y se trataría de un género de origen poliploide.

Para *Ageratina cylindrica*, especie endémica de México, se obtuvo el primer conteo cromosómico ($2n=34$) reportado para la especie consistente con el número básico $x=17$ para el género (Watanabe *et al.*, 1995).

En *Ambrosia psilostachya* se han observado los números cromosómicos $n=18$, 36 y 54. En el presente estudio se observó el citotipo tetraploide ($n=36$), consistente con reportes anteriores (Payne *et al.*, 1964; Keil y Stuessy, 1975).

Para *Dahlia coccinea* han sido reportados citotipos diploides ($2n=2x=32$) y tetraploides ($2n=4x=64$). El número cromosómico observado en este trabajo es diploide ($2n=32$), que es consistente con los conteos realizados para poblaciones del centro del país (Sorensen, 1969).

Otra especie poliploide es *Fleischmannia pycnocephala*, que muestra una serie basada en $x=10$ ($2x$, $4x$, $6x$ y $8x$). La población analizada en este estudio fue tetraploide ($4x$), con número cromosómico $n=20$ (Robinson *et al.*, 1989).

En *Galinsoga parviflora* se han reportado citotipos diploides ($n=8$) y tetraploides ($n=16$). En el presente estudio se observó el número cromosómico $2n=2x=16$, que es consistente con los conteos cromosómicos diploides para poblaciones del centro de México (Turner *et al.*, 1962).

Stevia origanoides es una especie endémica y ampliamente distribuida en México. Han sido reportados conteos diploides, triploides y tetraploides basados en $x=11$ (Soejima *et al.*, 2001 y Watanabe *et al.*, 2001). El número cromosómico obtenido en este trabajo corresponde a un triploide ($2n=33$).

En este estudio, se obtuvo el primer conteo cromosómico de $n=17$ reportado para *Viguiera buddleiiformis*, especie endémica del centro de México. Este número concuerda con el número básico $x=17$ reportado para el género (Robinson *et al.*, 1981).

Los números cromosómicos obtenidos para las especies de *Lagascea* ($x=17$), *Tithonia* ($x=17$), *Baccharis* ($x=9$), *Brickellia* ($x=9$), *Ageratina* ($x=17$) *Barkleyanthus* ($x=30$) *Bidens* ($x=12$), *Cosmos* ($x=12$), *Lactuca* ($x=8$), *Montanoa* ($x=19$), *Picris* ($x=5$), *Pittocaulon* ($x=30$), *Sonchus* ($x=8$), *Stevia* ($x=12$), *Tagetes* ($x=12$), *Verbesina* ($x=17$) y *Zinnia* ($x=12$), son consistentes con reportes previos de sus números cromosómicos y con los números básicos establecidos para los géneros (Solbrig *et al.*, 1972, King *et al.*, 1976; Robinson *et al.* 1989; Robinson *et al.*, 1997).

FRECUENCIA DE POLIPLOIDÍA EN ASTERACEAE EN LA REPSA

Los porcentajes de poliploidía en las Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) varían de acuerdo con el criterio usado para definir una especie como poliploide. Las estimaciones de la poliploidía van de 30.5% de acuerdo con Stebbins (1950), 52.1% según Grant (1963) y 68.5% de acuerdo con Goldblatt (1980).

La poliploidía calculada basada en el criterio de Stebbins (1950) (especies con tres o más genomas) analiza de manera parcial el fenómeno, pues excluye los grupos taxonómicos por arriba del nivel de especie como familias, tribus y géneros que son poliploides con números básicos secundarios derivados probablemente por poliploidía a partir de números originales menores. Si bien, los criterios de Grant (1963) y Goldblatt (1980) (especies con números haploides de $n \geq 14$ y $n \geq 11$, respectivamente) son considerados subjetivos, proveen una medida de poliploidía reciente, pero también consideran a especies y categorías superiores que son poliploides antiguos.

POLIPLOIDÍA EN ASTERACEAE Y COLONIZACIÓN DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL

Los poliploides tienen mayor habilidad para invadir y colonizar hábitats nuevos o perturbados que sus progenitores diploides (Stebbins, 1971; Ehrendorfer, 1980). Esta hipótesis supone que los poliploides pueden surgir y mantenerse en una variedad de hábitats, dependiendo de sus atributos genéticos (Stebbins, 1985). De acuerdo con Soltis y Soltis (2000), los poliploides presentan algunos atributos genéticos y genómicos importantes para su éxito comparados con sus progenitores diploides: a) mayores niveles

de heterocigosidad; b) menores niveles de depresión endogámica y mayor tolerancia a altos niveles de autocruzamiento; c) formación recurrente a partir de progenitores diploides genéticamente diferentes; d) rearrreglos genómicos basados en evidencia de la hibridación in situ utilizando ADN genómico total como sonda (GISH) y por último e) poliploidía antigua.

La creación de nuevos hábitats disponibles a la colonización, así como de hábitats perturbados representan oportunidades donde las ventajas genéticas conferidas a los organismos poliploides pueden ser más evidentes (Soltis y Soltis, 2000). Al respecto, el Pedregal de San Ángel, resultado de la erupción volcánica del Xitle hace unos 2,000 años, en un principio fue un hábitat estéril para la proliferación de cualquier tipo de vida. Sin embargo, con el paso del tiempo ofreció hábitats nuevos disponibles para la colonización de un sinnúmero de organismos (Carrillo, 1995).

En el Pedregal de San Ángel la creación de hábitats abiertos, por medio del flujo de lava que corrió a lo largo de un intervalo altitudinal de cerca de 1000 m, pasando a través de varias zonas de vegetación, favoreció el contacto entre diferentes ecosistemas cuyas especies compitieron por colonizar estos nuevos hábitats creados. La flora del Pedregal estuvo sin lugar a duda influenciada por los diferentes tipos de vegetación circundantes al derrame (Carrillo, 1995; Morton, 1993).

De acuerdo con Soltis y Soltis (2000), un atributo genético que contribuye al éxito de las plantas es la poliploidía antigua, debido a la presencia de regiones homólogas de ADN. Las especies de Asteraceae más abundantes (Meave *et al.*, 1994) consideradas componentes característicos del tipo de vegetación de matorral xerófilo en la REPSA, como *Ageratina petiolaris* (n=17), *Dahlia coccinea* (n=16), *Dahlia sorensenii* (n=32), *Lagascea rigida* (n=17), *Montanoa tomentosa* (n=19), *Pittocaulon praecox* (n=30) y *Verbesina virgata* (n=17), presentan números cromosómicos haploides altos, con números básicos secundarios derivados probablemente por poliploidía a partir de números originales menores (Stebbins, 1971; Grant, 1989).

Las especies de Asteraceae con números cromosómicos altos son poliploides que probablemente tuvieron mayor capacidad de colonizar y establecerse en un nuevo hábitat, como lo fue el Pedregal de San Ángel (Stebbins, 1971; Grant, 1989). De acuerdo con Carrillo (1995), quizá una de las primeras plantas en establecerse en el Pedregal de San Ángel fue *Pittocaulon praecox* (palo loco), con número cromosómico haploide n=30. Es un arbusto de unos 4 m de altura, de corteza delgada, tallo grueso (donde almacena agua), raíces cortas que le permiten afianzarse y crecer en sitios de poco suelo y de superficie

irregular. Si bien *P. praecox* es una especie diploide, el número cromosómico $n=30$ denota la condición de poliploide antiguo que en conjunto con las características mencionadas podrían haber contribuido a hacer de ésta una de las primeras especies en colonizar y establecerse en el Pedregal de San Ángel y posteriormente ser una planta dominante en la vegetación. *Acourtia cordata* ($n=27$), *Barkleyanthus salicifolius* ($n=30$), *Viguiera buddleiiformis* ($n=17$), *Tithonia tubiformis* ($n=17$) y *Roldana sessilifolia* ($n=30$) son especies que también podrían ser consideradas poliploides por presentar números cromosómicos altos.

Si se considera que las especies de Asteraceae antes mencionadas son poliploides, la presencia de grandes regiones homólogas de ADN, es decir, genes y genomas duplicados pueden llevar a cabo evolución divergente y desarrollar nuevas funciones y la reorganización del genoma poliploide original de estas especies podría haber llevado a un arreglo genómico nuevo y a nuevos fenotipos, con la capacidad para invadir y colonizar nuevos hábitats (Soltis y Soltis, 2000). Finalmente, después de la poliploidización, la diversificación continúa en el nuevo nivel poliploide (Grant, 1989).

Otras especies consideradas dominantes en la REPSA, pertenecientes a familias diferentes a Asteraceae, presentan también números cromosómicos haploides altos. Tal es el caso de *Buddleia cordata* (Loganiaceae) y *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae), ambas con número básico $x=19$ (Moore, 1960; Constance, 1963) y los tetraploides *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) con $x=27$ y número cromosómico $2n=108$ (Uhl, 1992), *Muhlenbergia robusta* (Poaceae) con $x=10$ y número cromosómico $2n=40$ (Reeder, 1968) y *Melinis rapens* (Poaceae) con $x=9$ y número cromosómico $2n=36$ (Gould y Soderstrom, 1967). Estos ejemplos apoyan la idea de que la condición poliploide fue una característica importante para el éxito de especies dominantes en el Pedregal de San Ángel, no solo en las Asteraceae, sino también en especies de otras familias.

En el Pedregal de San Ángel se han conjuntado una serie de factores geológicos, biológicos y biogeográficos, que se reflejan en la presencia de una flora muy diversa y única en su género. La condición poliploide de algunas especies de Asteraceae y de otras familias, probablemente contribuyó de manera significativa en la colonización, establecimiento y dominancia de especies de plantas en esta región.

POLIPLOIDÍA EN GÉNEROS DE ASTERACEAE DE LA REPSA

En algunos géneros se observa una tendencia a la presencia de un gran número de especies y la presencia de varios niveles de ploidía (Cuadro 8). Por ejemplo, el género *Stevia* es un complejo de especies diploides y poliploides basado en $x=11$ o 12 ; contiene aproximadamente 230 especies distribuidas a través del norte y centro de América, usualmente en regiones de montaña de 1000 a 3000 m de altitud. México es considerado un centro importante en la diversificación de este género, pues contiene cerca de 100 especies nativas con diferentes niveles de ploidía ($2x$, $3x$, $4x$, $5x$ y $6x$) (Grashoff, 1974; Soejima *et al.*, 2001; Watanabe *et al.*, 2001).

Los géneros *Ageratina*, *Verbesina* y *Viguiera* están altamente diversificados en México y son considerados citológicamente complejos, pues su evolución cromosómica ha involucrado eventos de aneuploidía y poliploidía (Keil y Stuessy, 1977; Jansen y Stuessy, 1980; Robinson *et al.*, 1981). El número básico en los tres géneros es $x=17$, que probablemente denota poliploidía antigua (Jansen y Stuessy, 1980). Para determinar la influencia de la poliploidía sobre la diversidad taxonómica en estos géneros es necesario contar con mayor información sobre los números cromosómicos en las especies estudiadas en cada género, ya que solo han sido reportados conteos cromosómicos para aproximadamente el 20% de las especies en estos géneros (<http://www.asteraceae.cla.kobe-u.ac.jp/index.html>).

Sin embargo, hay géneros como *Baccharis*, con alrededor de 400 especies distribuidas principalmente en Sudamérica, con números cromosómicos diploides ($2x$) y tetraploides ($4x$) basados en $x=9$ (Watanabe, 1995). La revisión de los conteos cromosómicos disponibles para el género muestran que la mayoría de las especies son diploides, por lo que la gran diversidad en *Baccharis* ha resultado de especiación en el nivel diploide (Watanabe, 1995).

Por otro lado, hay géneros relativamente pequeños con especies diploides y poliploides. Tal es el caso de *Jaegeria*, que consiste de 10 especies distribuidas en hábitats húmedos de México y Sudamérica; es un complejo poliploide basado en $x=9$ con niveles de ploidía de $2x$, $4x$ y $8x$ (Torres, 1968). En particular, *Jaegeria hirta* es una especie tetraploide ($n=18$) ampliamente distribuida en México y en América Central.

GÉNEROS DE ORIGEN POLIPLÓIDE

Con base en la hipótesis de que el número básico original de cromosomas en las angiospermas, pudo haber estado entre $x=6$ y 9 (Stebbins, 1971; Raven, 1975; Solbrig, 1977; Grant, 1989), Stebbins (1950,1971) propuso que familias y géneros con número básico superior a $x=13$ han evolucionado por eventos de poliploidía a partir de grupos taxonómicos con número básico menor. Bajo el criterio de Stebbins (1950,1971), varias familias de angiospermas son consideradas resultado de eventos de poliploidía antigua, en los cuales los ancestros diploides están ahora extintos (Stebbins, 1971; Grant, 1989). Se ha sugerido que la poliploidía antigua está implicada en familias primitivas de angiospermas como Magnoliaceae ($x=19$) y Trochodendraceae ($x=19$), pero también en familias de origen relativamente reciente como Salicaceae ($x=19$) e Hippocastanaceae ($x=19$) (Cronquist, 1981). Soltis y Soltis (1990) realizaron un análisis electroforético de isoenzimas, demostrando la expresión de genes poliploides en estas familias de angiospermas con números cromosómicos altos, corroborando que fueron derivadas secundariamente a través de poliploidía.

De acuerdo con Solbrig (1977), la poliploidía ha sido importante en la evolución y diversificación de las Asteraceae. Algunos números básicos relativamente altos en géneros de la familia sugieren que probablemente fueron originados a partir de eventos secundarios de poliploidía. Por ejemplo, en la tribu Heliantheae hay géneros con números básicos entre $x=17-19$, en Senecioneae se encuentran géneros con números básicos de $x=20, 30, 40$ y 50 , mientras que en Eupatorieae hay géneros con $x=16$ y 17 (King *et al.*, 1976; Robinson *et al.*, 1981; Robinson *et al.*, 1997).

La mayoría de los números básicos de los géneros de Asteraceae investigados en este estudio estuvieron entre $x=11-19$ y algunos con $n=27$ y 30 . Géneros con números básicos altos, superiores a $x=13$, como *Acourtia* ($x=27$), *Ageratina* ($x=17$), *Ambrosia* ($x=18$), *Bartleyanthus* ($x=30$), *Dahlia* ($x=16$), *Lagascea* ($x=17$), *Montanoa* ($x=19$), *Pittocaulon* ($x=30$), *Roldana* ($x=30$), *Simsia* ($x=17$), *Tithonia* ($x=17$), *Verbesina* ($x=17$) y *Viguiera* ($x=17$), podrían ser considerados géneros de origen poliploide (Stebbins, 1971; Grant, 1989).

El uso de diversas técnicas moleculares (isoenzimas, hibridación *in situ* genómica (GISH), o de fluorescencia (FISH)), ha permitido realizar estudios con el fin de establecer el origen poliploide de varios grupos taxonómicos, lo cual apoya la idea de que géneros con números básicos altos son derivados secundariamente por poliploidía. Por ejemplo,

experimentos con GISH para determinar la naturaleza en el apareamiento meiótico entre híbridos del género *Dahlia*, han demostrado que las especies con $n=16$ son alotetraploides que combinan dos genomas similares, originados entre híbridos de especies diploides ahora extintas con $n=8$. Estos resultados confirman la poliploidía antigua en el género *Dahlia* (Gatt *et al.*, 1999). Por otro lado, basados en un análisis molecular de fragmentos RAPD, Sossey-Alaoui *et al.*, (1996) proponen un modelo de poliploidización que revela el origen alopoliploide de los géneros *Helianthus* y *Viguiera*.

La evidencia molecular en *Dahlia* ($x=16$), *Helianthus* ($x=17$) y *Viguiera* ($x=17$) confirma la poliploidía antigua en estos géneros, sugerida por sus números cromosómicos básicos altos (Soddey-alaoui *et al.*, 1996; Gatt *et al.*, 1999). Sin embargo, en otros casos es difícil reconocer el origen poliploide de algún grupo taxonómico, debido a que los poliploides antiguos tienden a ser más parecidos a los diploides en el comportamiento citológico y en la constitución génica, por medio de un proceso de diploidización (Grant, 1989; Soltis *et al.*, 2003). La diploidización se refiere a la reorganización intra e intergenómica en poliploides e implica varios eventos, como la eliminación diferencial de secuencias genómicas, la pérdida de expresión de genes duplicados, la evolución divergente de la función de genes duplicados, la activación de elementos genéticos móviles que facilitan la reestructuración del genoma poliploide, entre otros (Martínez y Palomino, 1997; Soltis y Soltis, 1999; Wendel, 2000; Soltis *et al.*, 2003; Hegarty y Hiscock, 2005). De acuerdo con Grant (1989), la diploidización es un factor que favorece la evolución en niveles altos de ploidía y la prolongación de la vida de los poliploides antiguos.

La evidencia citogenética y molecular sugieren que los géneros de Asteraceae con números básicos altos representados en la REPSA, probablemente son resultado de eventos secundarios de poliploidía. La mayoría de estos géneros se distribuyen principalmente en México y otros son endémicos o casi endémicos (*Acourtia*, *Barkleyanthus*, *Lagascea*, *Pittocaulon*, *Roldana* entre otros).

En México, uno de los principales centros de diversificación de la familia Asteraceae, hay varios ejemplos de géneros que poseen números cromosómicos básicos altos con sus ancestros diploides ahora extintos endémicos o distribuidos principalmente dentro de los límites de su territorio (*Coulterella* con $x=18$, *Chromolepis* con $x=19$, *Dyscritothamnus* con $x=20$, *Digiticalia* con $x=30$, *Eutretas* con $x=18$, *Haploesthes* con $x=18$, *Psacaliopsis* con $x=30$, *Psacalium* con $x=30$, *Pittocaulon* con $x=30$, *Trigonospermum* con $x=15$ y *Zaluzania* con $x=18$, entre otros) (King *et al.*, 1976; Robinson

et al., 1981; Robinson *et al.*, 1997). La existencia de géneros de origen poliploide endémicos de México, sugiere que en el pasado hubo condiciones (geológicas, ecológicas, etc.) que pudieron haber favorecido la ocurrencia de hibridación y poliploidía en la formación de estos géneros como sugieren Stebbins y Major (1965) para la flora endémica de California.

VIABILIDAD DE POLEN EN ESPECIES DE ASTERACEAE EN LA REPSA

Los porcentajes de polen viable en las 38 especies examinadas de Asteraceae en la REPSA fueron relativamente altos (80%~99%) (Cuadro 9). Los valores de viabilidad de polen observados en las especies poliploides fueron mayores al 90% como en *Artemisia ludoviciana* (90.18%), *Jaegeria hirta* (91.46%), *Ambrosia confertiflora* (93.83%), *Ambrosia psilostachya* (97.48%) y *Dahlia sorensenii* (98.18%), lo que sugiere que son especies que probablemente su comportamiento durante la división meiótica es parecido al de una especie con número cromosómico diploide, es decir, forman asociaciones de bivalentes durante la metafase 1.

Si bien, el análisis del comportamiento meiótico de las especies estudiadas no fue parte de los objetivos del presente trabajo, los números cromosómicos obtenidos y analizados a partir de células madres de polen en profase (diacinesis) y metafase 1 de la meiosis de especies poliploides se observó la formación de bivalentes como en *Fleischmannia pycnocephala* con $n=20$ II (Fig. 7b), *Pittocaulon praecox* con $n=30$ II, (Cuadro 4) *Tithonia tubiformis* con $n=17$ II (Cuadro 4) y *Viguiera buddleiformis* con $n=17$ II (Fig. 14a). Si bien, estos números cromosómicos no reflejan el comportamiento meiótico, las asociaciones bivalentes indican que estas especies poliploides se comportan meióticamente como una especie diploide.

De manera frecuente se ha discutido que los poliploides de origen relativamente reciente (neopoliploides) presentan una viabilidad del polen reducida, comparada con sus progenitores diploides; sin embargo, se ha observado que la viabilidad de polen se incrementa en cada generación de los neopoliploides (Ramsey y Schemske, 2002). Los resultados sugieren que las especies poliploides con números cromosómicos $n \geq 14$ han experimentado un proceso de reorganización citológica y genética del genoma (diploidización) que contribuye con un comportamiento cromosómico parecido al de una especie diploide y una alta viabilidad de polen (Grant, 1989; Soltis *et al.*, 2003).

COMPARACIÓN DE LA FRECUENCIA DE POLIPLIIDIA EN ASTERACEAE EN DIFERENTES REGIONES

La frecuencia de poliploidía en las angiospermas ha sido estimada entre el 35% y el 80% de las especies (Stebbins, 1950,1971; Grant, 1963; Goldblatt, 1980; Lewis, 1980; Masterson, 1994). Sin embargo, las estimaciones varían de acuerdo con el criterio usado para calcular los niveles de la poliploidía. Por ejemplo, Nie *et al.* (2005) consideraron que la poliploidía en las montañas Hengduan no jugó un papel importante en la evolución de su flora. En particular en la familia Asteraceae solo 8 de las 48 especies estudiadas (17%) fueron poliploides de acuerdo con la definición de Stebbins (1950) (especies con tres o más genomas), sin embargo, si se consideran los criterios de Grant (1963) y de Goldblatt (1980) quienes propusieron que las especies poliploides son aquellas con números haploides de $n \geq 14$ y $n \geq 11$ respectivamente, 37 de las 48 especies (77%) son poliploides con números cromosómicos haploides $n=14, 15, 18, 24, 27, 29$ y 30 , probablemente originados por poliploidía y ahora considerados números diploides. Los géneros *Ligularia* y *Cremathodium*, que están altamente diversificados en las Montañas Hengduan, no son poliploides de acuerdo con Stebbins (1950); sin embargo, su número cromosómico de $n=30$ y 29 sugiere eventos antiguos de poliploidización. De acuerdo con Grant (1989) los géneros con números básicos altos pueden evolucionar en un gran número de especies debido a procesos de diploidización del genoma.

La frecuencia de poliploidía en Asteraceae entre las siete regiones comparadas fue estadísticamente diferente (Cuadro 11). Varias hipótesis han sido propuestas para explicar la diferencia en las frecuencias de poliploidía entre floras o entre grupos de plantas. Tischler (1935) propuso que los poliploides son más resistentes a temperaturas extremas, ya sea frío o calor, que sus parientes diploides. Esta hipótesis fue apoyada por Löve y Löve (1949) y otros autores; sin embargo, fue criticada y refutada por Favarger (1957), Gustafsson (1948) y Stebbins (1950,1985) con experimentos en autopoliploides, los cuales tuvieron una menor resistencia a temperaturas bajas comparados con sus progenitores diploides.

Una explicación alternativa fue propuesta por Reese (1958), quien planteó que los poliploides están mejor adaptados que sus parientes diploides a la invasión de nuevos hábitats, idea apoyada por Stebbins (1972) y Ehrendorfer (1980). Esta hipótesis supone que los poliploides pueden surgir y mantenerse en una variedad de hábitats, dependiendo de su constitución genética (Stebbins, 1985).

Stebbins (1985) propuso la hipótesis de contacto secundario, la cual postula que han existido oportunidades frecuentes de contacto secundario e hibridación entre poblaciones diploides diferenciadas. Lo anterior ha generado combinaciones genéticas altamente adaptadas, que han sido mantenidas por los efectos de la poliploidía, favoreciendo la herencia tetrasómica y el apareamiento preferencial de cromosomas homólogos.

Más recientemente, Morton (1993) sugirió que la alta frecuencia de poliploides en las montañas de Camerún, entre el 41-44% de poliploides para la familia Asteraceae, puede ser atribuida a la continua creación de nuevos hábitats disponibles para la colonización originados por cambios climáticos y geológicos. Estos cambios posibilitan ciclos de expansión y reducción entre hábitats contiguos generando zonas no estables en las áreas de contacto, lo cual produce un incremento en las oportunidades para la mezcla de biotipos y el origen de nuevas combinaciones genéticas.

Considerando las características geológicas, geográficas y ecológicas en gran parte del territorio de México, la hipótesis de contacto secundario podría ser apoyada en la evolución de varias familias de angiospermas (Asteraceae, Rosaceae, Rubiaceae, Iridaceae, Poaceae entre otras). Esto implicaría que los hábitats ocupados por esas familias han cambiado repetidamente en extensión y posición; estos cambios podrían haber promovido ciclos sucesivos de poliploidía, necesarios para explicar la frecuencia y niveles de poliploidía (Stebbins, 1985).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE CITOTIPOS DIPLOIDES Y POLIPLÓIDES EN TRES ESPECIES

De manera general, los resultados sugieren que los poliploides aparentemente se encuentran en áreas geográficas distintas a las ocupadas por sus progenitores diploides. Tal vez favorecidos por su condición, los poliploides fueron capaces de dispersarse y ampliar el área de distribución de la especie (Stebbins, 1971). Por ejemplo, las poblaciones diploides de *Dahlia coccinea* y *Galinsoga parviflora* se distribuyen principalmente en las regiones del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre Occidental, mientras que los tetraploides son más frecuentes en la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur.

El conocimiento citológico y genético de mayor número de poblaciones de cada una de estas especies y de otros poliploides, permitirá conocer y describir con mayor claridad los patrones de distribución de citotipos diploides y poliploides.

CONCLUSIONES

La frecuencia de poliploidía en las Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) varía de acuerdo con el criterio usado para definir una especie como poliploide. Las estimaciones de la poliploidía van de 30.5% de acuerdo con Stebbins (1950), 52.1% según Grant (1963) y 68.5% de acuerdo con Goldblatt (1980). El criterio de Stebbins (1950) analiza de manera parcial el fenómeno, pues excluye los grupos taxonómicos por arriba del nivel de especie (familias, tribus y géneros) que son poliploides. Si bien, los criterios de Grant (1963) y Goldblatt (1980) son subjetivos, proveen una medida de poliploidía reciente y antigua que incluye especies y categorías superiores poliploides.

Los porcentajes de poliploides estimados en este estudio sugieren que la poliploidía ha sido un factor importante en la composición de la flora de Asteraceae en la REPSA. La presencia de números cromosómicos haploides $n \geq 14$ de origen poliploide en especies de Asteraceae e incluso de otras familias (Crassulaceae, Hydrophyllaceae, Loganiaceae y Poaceae) que son abundantes y considerados componentes principales del tipo de vegetación de matorral xerófilo de la REPSA, sugiere que la condición poliploide contribuyó de manera significativa en la colonización, establecimiento y dominancia de especies de plantas en el Pedregal de San Ángel.

La diferencia en la frecuencia de poliploidía en Asteraceae entre siete regiones del mundo comparadas podría deberse principalmente a eventos geológicos y climáticos ocurridos de manera particular en cada uno de las regiones. Estos eventos producen cambios en las condiciones ambientales (temperatura, elevación, precipitación, humedad, substrato, distribución y composición de la comunidad) promoviendo la creación de nuevos hábitats que representan oportunidades para los poliploides.

La distribución geográfica de citotipos diploides y poliploides en las tres especies analizadas, *Dahlia coccinea*, *Fleischmannia pycnocephala* y *Galinsoga parviflora*, sugiere que los poliploides aparentemente se encuentran en áreas geográficas distintas y en ocasiones más amplias que las ocupadas por sus progenitores diploides, esto debido a la heterocigosidad genética y mayor tolerancia ecológica de los poliploides.

Finalmente, los resultados de este estudio abren muchas posibilidades de investigación que aborden el papel que juega la poliploidía en la diversificación de la flora de México, por lo que es necesario realizar estudios citogenéticos, taxonómicos y biogeográficos que contribuyan al conocimiento de por qué el territorio del país ha sido lugar de origen y evolución de un gran número de grupos de plantas.

LITERATURA CITADA

- Abu-Niaaj, L., M. Abu-Zarga, S. Sabri y S. Abdalla. 1993. Isolation and biological effects of 7-O-methyleniodictyol, a flavonone isolated from *Artemisia monosperma* on rat isolated smooth muscles. *Planta Medica* 59: 42–45.
- Acosta, M. 2005. Documentación del estado actual de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y propuesta para el mejoramiento de su manejo. Tesis Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Cuautitlan. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 118 pp.
- Albuzio, A., P. Spettoli y G. Cacco. 1978. Changes in gene expression from diploid to autotetraploid status of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiology* 44: 77-80.
- Álvarez, S. F., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Serie Cuadernos de Ecología No 1, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Arenas, C. 2004. Distribución y fenología de la avifauna del Ajusco medio y del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 84 pp.
- Avery, G. S. y L. Pottorf. 1945. Polyploidy, auxin and nitrogen in green plants. *American Journal of Botany* 32: 669-671.
- Banerjee, P. K. 1968. Variation of chemical content with change in chromosome number. En A. K. Sharma and A. Sharma (eds.), Proceedings of the International Seminar on the Chromosome Nucleus (Suppl.), 324-331.
- Bazzaz, F. A., D. A. Levin y M. Levy y M. R. Shmierbach. 1982. The effect of chromosome doubling on photosynthetic rates in *Phlox*. *Photosynthetica* 17: 89-92.
- Bennett, M. D. 2004. Perspectives on polyploidy in plants-ancient and neo. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 411-422.
- Bingefors, S. 1959. Practical experience of tetraploid clovers in Sweden. *Genetica Agraria* 11: 173-180.
- Bogart, J. P. y M. Tandy. 1976. Polyploid Amphibians: Three More Diploid-Tetraploid Cryptic Species of Frogs. *Science* 193: 334-335.
- Bogat, J.P. 1980. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. En W. H. Lewis (ed.), Polyploidy biological relevance, 341-378. Plenum, New York.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae. Cladistics and classification. Timber Press. Portland, Oregon.
- Brown, M. S. 1951. The spontaneous occurrence of amphiploidy in species hybrids of *Gossypium*. *Evolution* 5: 25-41.
- Burdon, T. L. y D. R. Marshall. 1981. Inter and intra-specific diversity in the disease-response of *Glycine* species to the leaf-rust fungus *Phakospora pachyrhizi*. *Journal of Ecology* 69: 381-390.

- Cabrera-Rodríguez, L. y J. L. Villaseñor. 1987. Revisión bibliográfica sobre el conocimiento de la familia Compositae en México. *Biotica* 12: 131-147.
- Canne, J. M. 1983. Cytological and morphological observations in *Galinsoga* and related genera (Asteraceae). *Rhodora* 85: 355-366.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Carr, D. G., R. M. King, A. M. Powell y H. Robinson. 1999. Chromosome numbers in the Compositae. XVII. *American Journal of Botany* 86: 1003-1013.
- Carr, D.G. 1998. Chromosome evolution and speciation in Hawaiian flowering plants. En T. F. Stuessy y M. Ono (eds.), *Evolution and speciation of island plants*, 5-47. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carrillo T. C. 1995. El Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Castillo-Argüero S., G. Montes, M. A. Romero, Y. Martínez, P. Guadarrama, I. Sánchez y O. Núñez. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- Cesar-García, S. 2002. Análisis de algunos factores que afectan que afectan la fenología reproductiva de la comunidad de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Choudhury, J. B., B. S. Ghai, y P. K. Sareen. 1968. Studies on the cytology and fertility in the induced polyploids of self-incompatible *Brassica campestris* var. brown sarson. *Cytologia* 33: 269-275.
- Coates, D. J. 1995. Chromosome re-patterning, genetic diversity and defining conservation units in Western Australian triggerplants (*Stylidium*). En P. E. Brandham y M. D. Bennett (eds.), *Kew Chromosome Conference IV*, 9-20. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Conger, A. D. y Fairchild. 1953. A quick-freeze method for making smear slides permanent. *Stain Technology* 28: 281-283.
- Constance L. 1963. Chromosome number and classification in Hydrophyllaceae. *Brittonia* 15: 273-285.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York.
- Darlington, C.D. 1937. *Recent Advances in cytology*. Churchill. London.
- De Wet, J. M. J. 1971. Polyploidy and Evolution in Plants. *Taxon* 20: 29-35.

- Dean, M. L. y K. L. Chambers. 1983. Chromosome numbers and evolutionary patterns in the *Aster occidentalis* (Asteraceae) polyploid complex of western North America. *Brittonia* 35: 189-196.
- Delgado, G. 1996. Bioactive constituents of some Mexican medicinal Compositae. En P.D.S. Caligari y D.J.N. Hind (eds), *Compositae: Biology & Utilization*. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994. Vol. 2 pp. 505-515.
- Dnyansager, V. R. y I. V. Sudhakaran. 1970. Induced tetraploidy in *Vinca rosea* L. *Cytologia* 35: 227-241.
- Doyle, J.J., J.L. Doyle y A.H.D Brown. 1999. Origins, colonization, and lineage recombination in a widespread perennial soybean polyploid complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 10741-10745.
- Ehrendorfer, F. 1980. Polyploidy and distribution. En W. H. Lewis, (ed.), *Polyploidy biological relevance*, 45-60. Plenum, New York.
- Felber, F. 1991. Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: effect of relative fitness of the cytotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 195-207
- Fowler, N. L. y D. A. Levin. 1984. Ecological constraints in the establishment of a novel polyploid in competition with its diploid progenitor. *American Naturalist* 124: 703-711.
- Gallardo, M. H., G. Kausel, A. Jiménez, C. Bacquet, C. González, J. Figueroa, N. Köhler y R. Ojeda. 2004. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 443-451.
- García, A. 1990. Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- García, A. 1991. Cytogenetical studies in *Rhoeo spathacea* (Commelinaceae). I. A desynaptic and second division restitution mutant. *Genome* 34: 895-899.
- García, A. 1998. Chromosome polymorphism and bivalent-forming triploid and tetraploid in *Tradescantia pallida* (Commelinaceae). *Cytologia* 63: 191-197.
- Gatt M., H. Ding, K. Hammett y B. Murray. 1998. Polyploidy and Evolution in Wild and Cultivated *Dahlia* Species. *Annals of Botany* 8: 647-656.
- Gatt, M., K. Hammett, y B. Murray. 1999. Conformation of ancient polyploidy in *Dahlia* (Asteraceae) species using genomic in situ hybridization. *Annals of Botany* 84: 39-48.
- Giannasi, D. E. 1975. The flavonoid systematics of the genus *Dahlia* (Compositae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 26: 1-125.
- Giles, N. 1939. Effect of the dehydration in microsporogenesis in *Tradescantia*. *American Journal of Botany* 26: 334-339.
- Gill, L. S. y I. D. Omoigui. 1987. The incidence of polyploidy in family Asteraceae of southern Nigeria. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Le Botaniste* 10: 177-184.
- Goldblatt, P. 1980. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. En W.H. Lewis (ed.), *Polyploidy: biological relevance*, 219-239. Plenum Press, New York.

- Goldblatt, P. 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. *Monographies of Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 5.
- Goldblatt, P. 1984. Index to plant chromosome numbers 1979-1981. *Monographies of Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 8.
- Goldblatt, P. 1985. Index to plant chromosome numbers 1982-1978. *Monographies of Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 13.
- Goldman, M. A., P. T. LoVerde y C. L. Chrisman. 1983. Hybrid Origin of Polyploidy in Freshwater Snails of the Genus *Bulinus* (Mollusca: Planorbidae). *Evolution* 37: 592-600.
- González, G. 1984. Estudio de las aves asociadas a la flora del jardín botánico exterior de la Universidad Nacional Autónoma de México, Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Goral, S., T. Hulewicz y E. Polakowska. 1964. Winter hardiness and chemical composition of diand polyploid red alsike, and white clover during the winter season. *Genetica Polonica* 5: 289-307.
- Gould, F. W. y T. R. Soderstrom. 1967. Chromosome numbers of tropical american grasses. *American Journal of Botany* 54: 676-683.
- Grant, V. 1963. The origin of adaptations. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. 1989. Especiación vegetal. Editorial Limusa, México.
- Grashoff, J. L. 1974. Novelties in *Stevia* (Compositae: Eupatorieae). *Brittonia* 26: 347-384.
- Grashoff, J. L., M. W. Bierner y D. K. Northington. 1972. Chromosome numbers in north and central American Compositae. *Brittonia* 24: 379-394.
- Gupta, R. C. y B. S. Gill. 1989. Cytopalynology of north and central indian Compositae. *Journal of Cytology and Genetics* 24: 96-105.
- Hagerup, O. 1932. Über Polyploidie in Beziehung zu Klima. Okologie und Phylogene. *Hereditas* 16: 19-50.
- Hansen, H. V. y J. P. Hjerting. 1996. Observations on chromosome numbers and biosystematics in *Dahlia* (Asteraceae, Heliantheae) with an account on the identity of *D. pinnata*, *D. rosea*, and *D. coccinea*. *Nordic Journal of Botany* 16: 445-455.
- Harlan, J. R. y J. M. De Wet. 1975. On Ö. Winge and a prayer: the origins of polyploidy. *Botany Review* 41: 361-389.
- Hegarty, M. J. y S. J. Hiscock. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist* 165: 411-423.
- Heilborn, O. 1934. On the origin and preservation of polyploidy. *Hereditas* 19: 233-242.
- Heinrich, M., M. Robles, J. E. West, B. R. Ortiz de Montellano y E. Rodríguez. 1998. Ethnopharmacology of Mexican Asteraceae (Compositae). *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* 38: 539-565.

- Hinojosa, D. 1996. Estudio faunístico de las abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html>
- <http://www-asteraceae.cla.kobe-u.ac.jp/index.html>
- Jansen, R. K. y T. F. Stuessy. 1980. Chromosome counts of Compositae from Latin America. *American Journal of Botany* 67: 585-594.
- Jaranowski, J. y M. Kalasa. 1971. Comparative analysis of fertility in several *Trifolium*, *Melilotus*, *Medicago* and *Trigonella* species and forms on a di- and tetraploid level. *Genetica Polonica* 12: 1-16.
- Johnson, S. G. 1992. Spontaneous and hybrid origins of parthenogenesis in *Campeloma decisum* (freshwater prosobranch snail). *Heredity* 68:253-261.
- Jones, S. B. 1974. Vernoniaeae (Compositae) chromosome numbers. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 101: 31-34.
- Jones, S. B. 1979. Chromosome numbers of Vernoniaeae (Compositae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106: 79-84.
- Keil, D. J. y D. J. Pinkava. 1976. Chromosome counts and taxonomic notes for Compositae from the United States and Mexico. *American Journal of Botany* 63: 1393-1403.
- Keil, D. J. y T. F. Stuessy. 1975. Chromosome counts of Compositae from the United States, Mexico, and Guatemala. *Rhodora* 77: 171-195.
- Keil, D. J. y T. F. Stuessy. 1977. Chromosome counts of Compositae from Mexico and the United States. *American Journal of Botany* 64: 791-798.
- Keil, D. J., M. A. Luckow y D. J. Pinkava. 1988. Chromosome studies in Asteraceae from the United States, Mexico, the West Indies, and South America. *American Journal of Botany* 75: 652-668.
- Keller, M. J. y H. C. Gerhardt. 2001. Polyploidy Alters Advertisement Call Structure in Gray Treefrogs. *Proceedings: Biological Sciences* 268: 341-345.
- 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. En G. Palomino (ed.), II Seminario Maximino Martínez, 1986. La aplicación de la Citogenética en el conocimiento biológico de los recursos vegetales en México, 11-36. Jardín Botánico, Universidad Nacional. Autónoma de México, México.
- Kerr y Da Silveira. 1972. Karyotypic Evolution of Bees and Corresponding Taxonomic Implications. *Evolution* 26: 197-202.
- Khoshoo, T. N. 1959. Polyploidy in gymnosperms. *Evolution* 13: 24-39.
- Kihara, M. y T. Ono. 1926. Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der Rumex-Arten. *Zeitschr Zellforsch Mikroskop Anatomie* 4: 475-481.

- King, R. M., D. W. Kyhos, A. M. Powell, P. H. Raven y H. Robinson. 1976. Chromosome numbers in Compositae. XIII. Eupatorieae. *Annals of the Missouri Botanical* 63: 862-888.
- Kupchan, S.M., M.A. Eakin y A.M.Thomas. 1971. Tumor inhibition: structure cytotoxicity relationships among the sesquiterpene lactones. *Journal of Medicinal Chemistry* 14:1147.
- Lacadena, J. R. 1988. Genética. Omega. Madrid.
- Lawton-Rauh, A. 2003. Evolutionary dynamics of duplicated genes in plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 396-409.
- Le Comber, S. C. y C. Smith, 2004. Polyploidy in fishes: patterns and processes. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 431-442.
- Leitch, E. J. y M. D. Bennett. 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Sciences* 2: 470-476.
- Levin, D. A. 2002. The role of chromosomal change in plant evolution. Oxford University Press. New York.
- Levin, D.A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *American Naturalist* 122: 1-25
- Lewis, W.H. 1980. Polyploidy in angiosperms: dicotyledons. En W.H. Lewis (ed.) Polyploidy: biological relevance, 241-268. Plenum Press, New York.
- Li, W. H. 1980. Rate of gene silencing at duplicate loci: a theoretical study and interpretation of data from tetraploid fishes. *Genetics* 95: 237-258.
- Li, W. L., G. P. Berlyn y P. M. S. Ashton. 1996. Polyploids and their structural and physiological character relative to water deficit in *Betula papyrifera* (Betulaceae). *American Journal of Botany* 83: 15-20.
- Licht, L. E. y J. P. Bogart. 1987. Ploidy and developmental rate in a salamander hybrid complex (genus *Ambystoma*). *Evolution* 41: 918-920.
- Löve, A. y D. Löve. 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biologica Serie A* 273-352.
- Mable, B. K. 2003. Breaking down taxonomic barriers in polyploidy research. *Trends in Plant Science* 8: 582-590.
- Manton, I. 1937. The problem of *Biscutella laevigata*. II. The evidence from meiosis. *Annals of Botany*. 1: 439-462.
- Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maroto, J. V. 1992. Horticultura herbácea especial. 3ª edición. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Martínez, A. y Parker, J. S. 1995. Biodiversity and conservation: a role for the chromosomes. En P. E. Brandham y M. D. Bennett (eds.), Kew Chromosome Conference IV., 1-7. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Martínez, J. y G. Palomino. 1997. Evidence of heterozygous chromosome interchange and chromatid exchange in autotetraploid cytotype of *Gibasis schiedeana* (Tradescantieae-Commelinaceae). *Cytologia* 62: 275-281.

- Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-424.
- McArthur, E. D. y S. C. Sanderson. 1999. Cyto geography and chromosome evolution of subgenus *Artemisia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 86: 1754-1775.
- McCoy, T.J. 1982. Formation of pollen 2n in diploid *Medicago sativa*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 24:315-323.
- McHale, N.A. 1983. Environmental induction of high frequency 2n pollen formation in diploid *Solanum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 25: 609-615.
- McVaugh, R. 1984. Flora Novo-Galiciana. Vol. 12. Compositae. University Michigan Press. Ann Arbor.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga, y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En A. Rojo (ed.), Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel": Ecología, Historia Natural y Manejo, 91-105. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Melchert, T. E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: cytotaxonomy of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* 55: 345-353.
- Mendoza, M. 2001. Reporte de la reserva ecológica de la UNAM. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Políticas y Sociales, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Mew, D., F. Balza, G. H. Towers y J. G. Levy. 1982. Anti-tumor effects of the sesquiterpene lactone Parthenin. *Planta Medica* 45: 23-27.
- Milo, J., A. Levy, D. Palevitch y G. Ladizinsky. 1987. Thebaine content and yield in induced tetraploide and triploid plants of *Papaver bracteatum* Lindl. *Euphytica* 36: 361-367.
- Mok, D. W. S. y S. J. Peloquin. 1975. The inheritance of three mechanisms of diplandroid (2n pollen) formation in diploid potatoes. *Heredity* 35: 295-302.
- Moore R. J. 1960. Cyto-Taxonomic Notes on *Buddleia*. *American Journal of Botany* 47: 511-517.
- Moore, R. C. y M. D. Purugganan. 2005. The evolutionary dynamics of plant duplicate genes. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 1-7.
- Mooring, J. S. 1975. A cyto geographic study of *Eriophyllum lanatum* (Compositae, Helenieae). *American Journal of Botany* 62: 1027-1037.
- Mooring, J. S. 1980. A cyto geographic study of *Chaenactis douglasii* (Compositae, Helenieae). *American Journal of Botany* 67: 1304-1319.
- Morton, J. K. 1993. Chromosome numbers and polyploidy in the flora of Cameroons Mountain. *Opera Botanica* 121: 159-172.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378.
- Nie, Z., J. Wen, Z. Gu, D. E. Boufford y H. Sun. 2005. Poliploidy in the flora of the Hengduan mountains hotspot, southwestern China. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 92: 275-306.

- Noguti, Y., H. Oka y T. Otuka. 1940. Studies on the polyploidy of *Nicotiana* induced by the treatment with colchicine. 11. Growth rate and chemical analysis of diploid and its autotetraploid in *Nicotiana rustica* and *N. tabacum*. *Japanese Journal of Botany* 10: 343-364.
- Norlindh, T. 1977. Arctoteae - systematic review. En V. H. Heywod, J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, vol. 2, 943-959. Academic Press, London.
- Normark, B. B. 1996. Phylogeny and evolution of parthenogenetic weevils of the *Aramigus tessellatus* species complex (Coleoptera: Curculionidae: Naupactini): evidence from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50: 734-745.
- Oliveira, V. M., E. R. Forni Martins, P. M. Magalhaes y M. N. Alves. 2004. Chromosomal and morphological studies of diploid and polyploid cytotypes of *Stevia rebaudiana* (Bertoni) Bertoni (Eupatorieae, Asteraceae). *Genetics and Molecular Biology* 27: 215-222.
- Ornduff, R., P. H. Raven, D. W. Kyhos y A. R. Kruckeberg. 1963. Chromosome numbers in the Compositae. III. Senecioneae. *American Journal of Botany* 50: 131-139.
- Ornduff, R., T. Mosquin, D. W. Kyhos, P. H. Raven, y A. R. Kruckeberg. 1967. Chromosome numbers in the Compositae. VI. Senecioneae. II. *American Journal of Botany* 50: 205-213.
- Otto, S. P. y J. Whitton. 2000. Polyploidy incidence and evolution. *Annual of Review of Genetics* 34: 401-437.
- Ownbey, M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *American Journal of Botany* 37: 487-499.
- Palomino, G. 2000. Genome analysis of Mexican flora. *Genetics and Molecular Biology* 23: 921-924.
- Pantí, M. 1984. Contribución al conocimiento del Pedregal de San Ángel sobre el problema de su flora y su conservación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Payne, W. W., P. H. Raven y D. W. Kyhos. 1964. Chromosome numbers in the Compositae. IV. Ambrosieae. *American Journal of Botany* 51: 418-424.
- Pinkava, D. J. y D. J. Keil. 1977. Chromosome counts of Compositae from the United States and Mexico. *American Journal of Botany* 64: 680-686.
- Poggio, L. y C. A. Naranjo. 2004. Citogenética. En V. Echenique, C. Rubinstein y L. Mroginski (eds.), *Biología y Mejoramiento Vegetal*, 69-79. Ediciones INTA. Buenos Aires.
- Powell, A. M. y B. L. Turner. 1963. Chromosome numbers in the Compositae. VII. Additional species from the southwestern United States and Mexico. *Madroño* 17: 128-140.
- Powell, A. M. y S. A. Powell. 1978. Chromosome numbers in the Asteraceae. *Madroño* 25: 160-169.
- Powell, A. M. y S. Sikes. 1970. Chromosome numbers of some Chihuahuan desert Compositae. *Southwestern Naturalist* 15: 175-186.
- Powell, A. M., D. W. Kyhos y P. H. Raven. 1974. Chromosome numbers in the Compositae. X. *American Journal of Botany* 61: 909-913.

- Powell, A. M., Kyhos, D. W. y P. H. Raven. 1975. Chromosome numbers in Compositae. XI. Helenieae. *American Journal of Botany* 62: 1100-1103.
- Ptacek, M. B., H. C. Gerhardt y R. D. Sage. 1994. Speciation by Polyploidy in Treefrogs: Multiple Origins of the Tetraploid, *Hyla versicolor*. *Evolution* 48: 898-908.
- Radford, A., W. Dickison, J. Massey y C. Ritchie. 1974. Vascular Plants Systematics. Harper & Row, Publishers. New York.
- Ralston, B., G. L. Nesom y B. L. Turner. 1989. Documented plant chromosome numbers 1989: 1. Chromosome numbers in Mexican Asteraceae with special reference to the tribu Tageteae. *Sida* 13: 359-368.
- Ramsey, J. y D.W. Schemske. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 589-639.
- Ramsey, J. y D.W. Schemske. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 467-501.
- Raven, P. H. y D. W. Kyhos. 1961. Chromosome numbers in Compositae II. Helenieae. *American Journal of Botany* 48: 842-850.
- Raven, P.H. 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 724-764.
- Reeder, J. R. 1968. Notes on Mexican Grasses VIII. Miscellaneous Chromosome Numbers-2. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95: 69-86.
- Reese, G. 1958. Polyploidie und Verbreitung. *Zeitschrift Fur Botanik* 46: 339-354.
- Ríos, C. 1993. Análisis especial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Robinson, H., A. M. Powell, G. D. Carr, R. M. King y J. F. Weedon. 1989. Chromosome numbers in Compositae XVI: Eupatorieae. II. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 1004-1011.
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King y J. F. Weedon. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28.
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King y J. F. Weedon. 1985. Chromosome numbers in Compositae XV: Liabeae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 469-479.
- Robinson, H., G. D. Carr, R. M. King y A. M. Powell. 1997. Chromosome numbers in Compositae XVII: Senecioneae. III. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 893-90
- Rodríguez, D.J. 1996. A model for the establishment of polyploidy in plants: viable but infertile hybrids, iteroparity, and demographic stochasticity. *Journal of Theoretical Biology* 180: 189-196.
- Roose, M. L. y L.D. Gottlieb. 1976. Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution* 30: 818-830.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F. México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* 8: 59-128.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sanders R. W., T. F. Stuessy y R. Rodríguez. 1983. Chromosome numbers from the flora of the Juan Fernandez islands. *American Journal of Botany* 70: 799-810.
- Sapra, V. T., J. L. Hughes y G. C. Sharma. 1975. Frequency, size and distribution of stomata in tnticale leaves. *Crop Science* 15: 356-358.
- Sarli, A. E. 1980. Tratado de horticultura. Editorial Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires.
- Sax, K. 1937. Efectts of the temperature of variations in the nuclear division and of the cell in *Tradescantia*. *American Journal of Botany* 24: 218-225.
- Schultz, R. J. 1969. Hybridization, Unisexuality, and Polyploidy in the Teleost Poeciliopsis (Poeciliidae) and Other Vertebrates. *The American Naturalist* 103: 605-619.
- Schultz, R. J. 1980. The role of polyploidy in the evolution of fishes. En W. H. Lewis (ed.), Polyploidy biological relevance, 313-339. Plenum, New York.
- Segraves, K. A. y J. N. Thompson. 1999. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploide *Heuchera grossularifolia*. *Evolution* 53: 1114-1127.
- Semple, J. C. 1979. The cyto geography of *Aster lanceolatus* (synonyms *A. simplex* and *A. paniculatus*) in Ontario with additional counts from populations in the United States. *Canadian Journal of Botany* 57: 397-402.
- Semple, J. C. 1995. A review of hypotheses on ancestral chromosomal base-numbers in the Astereae and the genus *Aster*. En D. J. N. Hind, C. Jeffrey y G.V. Pope (eds.), Advances in Compositae Systematics, 153-165. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Setter, T. L., L. E. Schrader y E. T. Bingham. 1978. Carbon dioxide exchange rates, transpiration and leaf characteristics in genetically equivalent ploidy levels in alfalfa. *Crop Science* 18: 327-332.
- Smith. H. E. 1946. *Sedum pulchellum*: a physiological and morphological comparison of diploid, tetraploide and hexaploid races. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 73: 495-541.
- Soejima, A., T. Yahara y K. Watanabe. 2001. Distribution and variation of sexual and agamosperous populations of *Stevia* (Asteraceae: Eupatorieae) in the lower latitudes, Mexico. *Plant Species Biology* 16:91-105.
- Solbrig, O. T. 1977. Chromosomal cytology and evolution in the family Compositae. En V. H. Heywood, J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.), The biology and chemistry of the Compositae, vol. 1, 267-281. Academic Press. London.
- Solbrig, O. T., D. W. Kyhos, M. Powell y P. H. Raven. 1972. Chromosome numbers in the Compositae. VIII. Heliantheae. *American Journal of Botany* 59: 869-878.
- Solbrig, O. T., L. C. Anderson, D. W. Kyhos, y P. H. Raven. 1969. Chromosome numbers in the Compositae. VII. Astereae III. *American Journal of Botany* 56: 348-353.
- Soltis, D. E. y L. H. Rieseberg. 1986. Autopolyploidy en el *Tolmiea menziesii* de (Saxifragaceae): evidence from enzyme electrophoresis. *American Journal of Botany* 73: 310-318.

- Soltis, D. E. y P. S. Soltis. 1989. Allopolyploid speciation in *Tragopogon*: insights from chloroplast DNA. *American Journal of Botany* 76: 1119-1124.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis. 1990. Isozyme evidence for ancient polyploidy in primitive angiosperms. *Systematic Botany* 15: 328-337.
- Soltis, D. E. y Soltis, P. S. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 348-352.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis y J. A. Tate. 2003. Advances in the study of polyploidy since *Plant speciation*. *New Phytologist* 161: 173-191.
- Soltis, P. S. y Soltis, D. E. 2000. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 7051-7057.
- Soltis, P. S., G. M. Plunkett, S. J. Novak y D. E. Soltis. 1995. Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus* (Compositae). *American Journal of Botany* 82: 1329-1341.
- Sorensen, P.D. 1969. Revision of the genus *Dahlia* (Compositae, Heliantheae (Coreopsidinae)). *Rhodora* 71: 309-416.
- Sossey-Alaoui, K., H. Serieys, M. Tersac, P. Lambert y A. Bervillé. 1996. Phylogenetic relationships of *Helianthus* species based upon RAPD fragments: amphidiploid origin of the genus. *En P. D. S. Caligari y D. J. N. Hind (eds.), Compositae: biology and utilization. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew 1994, vol 2, 9-21. Royal Botanic Gardens, Kew.*
- Spencer, A., K. L. Chambers, D. W. Kyhos, A. M. Powell y P. H. Raven. 1978. Chromosome numbers in the Compositae. XIV. Lactuceae. *American Journal of Botany* 65: 717-721.
- Stebbins, G. L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* 25: 189-198.
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G. L. 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 824-832.
- Stebbins, G. L. y J. C. Dawe. 1987. Polyploidy and distribution in the European flora. A reappraisal. *Botanischer Jahrbücher für Systematik* 108: 343-354.
- Stebbins, G. L. y J. Major. 1965. Endemism and Speciation in the California Flora. *Ecological Monographs* 35: 1-35.
- Stebbins, G. L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold. London.
- Stebbins, L. 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Advances in Genetics* 1: 403-429.
- Stebbins, L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, L. 1980. Polyploidy in plants: unresolved problems and prospects. *En W. H. Lewis (ed.), Polyploidy, biological relevance, 495-520. Plenum Press, New York.*
- Strother, J. L. 1983. More chromosome studies in Compositae. *American Journal of Botany* 70: 1217-1224.

- Strother, L. y J. L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. *American Journal of Botany* 88: 499-502.
- Stuessy, T. F. 1976. A systematic review of the subtribe Lagasceinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* 63: 1289-1294.
- Stuessy, T. F. 1978. Revision of *Lagascea* (Compositae, Heliantheae). *Fieldiana Botany* 38: 75-133.
- Stuessy, T. F., H. Weiss-Schneeweiss, y D. J. Keil. 2004. Diploid and polyploid cytotype distribution in *Melampodium cinereum* and *M. leucanthum* (Asteraceae, Heliantheae). *American Journal of Botany* 96: 889-898.
- Sundberg, S., C. P. Cowan y B. L. Turner. 1986. Chromosome counts of Latin American Compositae. *American Journal of Botany* 73: 33-38.
- Susanna, A., N. García, D. E. Soltis y P. S. Soltis. 1995. Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) base don ITS sequences. *American Journal of Botany* 82: 1056-1068.
- Tal, M. 1980. Physiology of polyploids. En W. H. Lewis (ed.), *Polyploidy biological relevance*, 61-75. Plenum, New York.
- Thompson, J. N., B.M. Cunningham, K.A. Seagraves, D.M. Althoff, y D. Wagner. 1997. Plant polyploidy and insect/plant interactions. *American Naturalist* 150: 730-743.
- Thompson, J.D. y R. Lumaret. 1992. The evolutionary dynamic of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 302-307.
- Tischler, G. 1935. Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an der Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Botanischer Jahrbücher* 67: 1-36.
- Torres, A. M. 1963. Taxonomy of *Zinnia*. *Brittonia* 15:1-25.
- Torres, A. M. 1968. Revision of *Jaegeria* (Compositae-Helientheae). *Brittonia* 20: 52-73.
- Turner, B. L. 1977. Summary of the Biology of the Compositae. En V. H. Heywood, B. Harborne y B. L. Turner (eds), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, vol. 2, 1105-1118. Academic Press. New York.
- Turner, B. L. y D. Flyr. 1966. Chromosome numbers in the Compositae. X. North American species. *American Journal of Botany* 53: 24-33.
- Turner, B. L. y G. Nesom. 1998. Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae en México. En T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, 545-561. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Turner, B. L. y R. M. King. 1962. A cytotaxonomic survey of *Melampodium* (Compositae-Heliantheae). *American Journal of Botany* 49: 263-269.
- Turner, B. L. y R. M. King. 1964. Chromosome numbers in the Compositae. VIII. Mexican and Central American species. *Southwestern Naturalist* 9: 27-39.
- Turner, B. L., M. Powell y R. M. King. 1962. Chromosome numbers in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. *Rhodora* 64: 251-269.

- Turner, B. L., W. L. Ellison y R. M. King. 1961. Chromosome numbers in the Compositae. IV. North American species, with phyletic interpretations. *American Journal of Botany* 48: 216-223.
- Tyler, B., M. Bomll y K. Chorlton. 1978. Studies in Festuca. X. Observations on germination and seedling cold tolerance in diploid *Festuca pratensis* and tetraploid *F. pratensis* var. *apennina* in relation to their altitudinal distribution. *Journal of Applied Ecology* 15: 219-226.
- Uhl, C. H. 1992. Polyploidy, Dysploidy, and Chromosome Pairing in *Echeveria* (Crassulaceae) and Its Hybrids. *American Journal of Botany* 79: 556-566.
- UNAM, 2005. Acuerdo por el que se rezonifica, delimita e incrementa la zona de la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Gaceta UNAM, pp. 19-21.
- Valiente-Banuet A. y E. G. De Luna. 1990. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Botánica Mexicana* 9: 13-30.
- Vallés, J., T. Garnatje, S. Garcia, M. Sanz y A. A. Korobkov. 2005. Chromosome numbers in the tribes Anthemideae and Inuleae (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 148: 77-85.
- Vestad, R. 1960. The effect of induced polyploidy on resistance to clover rot (*Sclerotinia trifoliorum* Erikss.) in red clover. *Euphytica* 9: 35-38.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28:160-167.
- Villaseñor, J. L., E. Ortiz y V. Juárez. 2004. Asteráceas. En A. J. García, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), Biodiversidad de Oaxaca, 177-192. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Warner, D. A. y G. E. Edwards. 1989. Effects of polyploidy on photosynthetic rates, photosynthetic enzymes, contents of DNA, chlorophyll, and sizes and numbers of photosynthetic cells in the C₄ dicot *Atriplex confertiflora*. *Plant Physiology* 91: 1143-1151.
- Watanabe, K. 1986. The Cyto geography of the Genus *Eupatorium* (Compositae). *Plant Species Biology* 1: 99-116.
- Watanabe, K., P. S. Short, T. Denda, N. Konishi, M. Ito y K. Kosuge. 1999. Chromosome numbers and karyotypes in the Australian Gnaphalieae and Plucheeae (Asteraceae). *Australian Systematic Botany* 12: 781-802.
- Watanabe, K., R. M. King, T. Yahara, M. Itos, J. Yokoyama, T. Suzuki y D. J. Crawford. 1995. Chromosomal cytology and evolution in Eupatorieae (Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 8: 2581-592.
- Watanabe, K., T. Yahara, A. Soejima y M. Ito. 2001. Mexican species of the genus *Stevia* (Eupatorieae, Asteraceae). Chromosome numbers and geographical distribution. *Plant Species Biology* 16: 49-68.
- Wendel, J. F. 2000. Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology* 42: 225-249.
- Werth, C.R., S.I. Guttman y W.H. Eshbaugh. 1985. Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. *Science* 228: 731-733.

- Wilson, R. G. y H. Ceballos. 1993. The birds of Mexico City. 2^a Edición. BBC Printing and Graphics Ltd. Ontario, Canadá.
- Winge, Ö. 1917. The chromosomes: their number and general importance. *En* Jackson, R.C., Hauber, D. (eds), Polyploidy, 131-275. Stroudsbury, PA, USA: Hutchinson Ross.
- Winkler, H. 1916. Über die experimentelle erzeugung von pflanzen miy abweichenden chromosomenzahlen. *Zeitschrift Fur Botanik* 8:417-531.
- Wit, F. 1958. Tetraploid Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.). *Euphytica* 7:47-58.
- Woerdenbag, H.J., J. Lemstra, H. Hendricks, T.M. Malingre y A.W.T.Konings. 1987. Investigation of the anti-tumor action of eupatoriopicrin. *Planta Medica* 53: 318–22.
- Wolfe, K. H. 2001. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nature Reviews Genetics* 2: 333-341.
- Wulff, A. F. 1980. Estudios cromosómicos en Barnadesiinae (Mutisieae, Asteraceae). *Darwiniana* 30: 185-193.
- Zhao, Z y B. L. Turner. 1993. Documented chromosomes numbers 1993: 3. Miscellaneous U.S.A. and Mexican species, mostly Asteraceae. *Sida* 15: 649-653.

GLOSARIO

Alopoliploide o anfiploide. Poliploide con tres o más juegos de cromosomas no homólogos, provenientes de un híbrido entre progenitores específica y genéticamente diferentes.

Autopoliploide. Poliploide tres o más juegos de cromosomas homólogos, genéticamente idénticos provenientes de la misma especie.

Citotipo. Población u organismo de una especie cuyo complemento cromosómico difiere en número o estructura de los cromosomas del complemento estándar de esa especie.

Diploide. Organismo con dos juegos de cromosomas (2x).

Diploidización. Proceso evolutivo por el cual un genoma poliploide tiende a ser más parecido a un genoma diploide.

Epigenético. De todos los procesos que se relacionan con la expresión y la interacción del material genético.

Gametos. Células reproductoras haploides formadas a través de la meiosis y que se fusionan para formar cigotos.

Gen. Unidad funcional de la herencia; secuencia particular de nucleótidos a lo largo de la cadena de ADN.

Genético. Se refiere a la estructura, mutación, replicación y transmisión del material genético.

Genoma. Complemento cromosómico básico haploide de un organismo.

Haploide. Células o individuos con un solo genoma o complemento cromosómico, en donde cada cromosoma es distinto en homología y función.

Heterocigosidad. Fracción de loci heterocigóticos dentro de un individuo.

Hibridación. Integración de genomas de dos especies diferentes o poblaciones genéticamente divergentes.

Homeólogo, cromosoma. Cromosomas parcialmente homólogos. La homeología designa la homología residual de cromosomas que pudieran haber sido completamente homólogos en el pasado evolutivo.

Homólogo, cromosoma. Cromosomas que contienen la misma secuencia linear de genes y que se aparean durante la profase de la meiosis.

Mutación. Cualquier cambio detectable y heredable del material genético.

Número básico. Se refiere al número de cromosomas en un genoma (x) y representa el número monoploide más pequeño de cromosomas de una serie poliploide.

Número diploide. Número de cromosomas en células somáticas (2n).

Número haploide. Número gamético de cromosomas (n).

Poliploide. Célula, tejido u organismo con más de dos juegos de cromosomas homólogos (triploides 3x, tetraploides 4x, pentaploides 5x, hexaploide 6x, etc.).

Apéndice 1. Comparación de los listados florísticos en la REPSA. A) Rzedowski (1954), B) Álvarez *et al.*, (1982), C) Panti (1984), D) Valiente y De Luna (1990), E) Castillo *et al.*, (2004), F) Este estudio.

Especie	A	B	C	D	E	F
<i>Achillea millefolium</i> L.					1	
<i>Acmella oppositifolia</i> (Lam.) R.K. Jansen var. <i>oppositifolia</i>	1	1				
<i>Acourtia cordata</i> (Cerv.) B.L. Turner	1				1	1
<i>Ageratina adenophora</i> (Spreng.) R.M. King & H. Rob.					1	1
<i>Ageratina brevipes</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.						1
<i>Ageratina choricephala</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.						1
<i>Ageratina cylindrica</i> (McVaugh) R.M. King & H. Rob.						1
<i>Ageratina deltoidea</i> (Jacq.) R.M. King & H. Rob.		1		1	1	1
<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.			1			
<i>Ageratina mairetiana</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.					1	
<i>Ageratina oligocephala</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.					1	
<i>Ageratina pazcuarensis</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.			1			
<i>Ageratina petiolaris</i> (Moc. & Sessé ex DC.) R.M. King & H. Rob.		1	1	1	1	1
<i>Ageratina pichinchensis</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.					1	
<i>Ageratina rubricaulis</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.					1	
<i>Ageratum corymbosum</i> Zucc. ex Pers.	1	1	1	1	1	1
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.		1				
<i>Ambrosia canescens</i> (Benth.) A. Gray					1	
<i>Ambrosia confertiflora</i> DC.						1
<i>Ambrosia psilostachya</i> DC.				1	1	1
<i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F. Blake					1	
<i>Artemisia ludoviciana</i> Nutt.			1		1	1
<i>Aster subulatus</i> Michx. var. <i>subulatus</i>	1	1				1
<i>Baccharis conferta</i> Kunth	1	1		1		
<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth						1
<i>Baccharis multiflora</i> Kunth					1	
<i>Baccharis pteronioides</i> DC.	1	1	1	1	1	1
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	1	1				1
<i>Baccharis sordescens</i> DC.	1	1		1	1	1
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell	1	1		1		1
<i>Bidens anthemoides</i> (DC.) A. Gray	1	1		1		
<i>Bidens aurea</i> (Aiton) Sherff					1	
<i>Bidens bigelovii</i> A. Gray					1	
<i>Bidens lemmonii</i> A. Gray					1	
<i>Bidens odorata</i> Cav. var. <i>odorata</i>			1	1	1	1
<i>Bidens ostruthioides</i> (DC.) Sch. Bip.					1	
<i>Bidens pilosa</i> L.	1	1			1	
<i>Bidens serrulata</i> (Poir) Desf.			1		1	
<i>Brickellia scoparia</i> (DC.) A. Gray		1				1
<i>Brickellia secundiflora</i> (Lag.) A. Gray var. <i>secundiflora</i>					1	1
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Kunth) A. Gray	1	1	1	1	1	1

Apéndice 1. Continuación

<i>Carminatia tenuifolia</i> DC.	1	1				
<i>Chromolaena pulchella</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	1	1	1	1	1	1
<i>Cirsium ehrenbergii</i> Sch. Bip.			1			
<i>Cirsium jorullense</i> (Kunth) Spreng.		1		1		
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist						1
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist		1		1	1	1
<i>Conyza coronopifolia</i> Kunth	1	1			1	1
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	1	1	1	1	1	1
<i>Cosmos parviflorus</i> (Jacq.) Kunth	1				1	1
<i>Critonia hebebotrya</i> DC.					1	
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	1	1	1	1	1	1
<i>Dahlia merckii</i> Lehm.			1			
<i>Dahlia sorensenii</i> H.V. Hansen & Hjert.	1	1	1	1	1	1
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	1	1			1	1
<i>Erigeron delphinifolius</i> Willd.	1					1
<i>Erigeron ervendbergii</i> A. Gray	1	1				
<i>Erigeron karvinskianus</i> DC.						1
<i>Erigeron longipes</i> DC.	1	1				1
<i>Erigeron maximus</i> Otto	1	1				
<i>Fleishmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M. King & H. Rob.	1	1		1		1
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	1	1	1	1	1	1
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	1	1		1	1	1
<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd	1			1	1	1
<i>Gamochaeta falcata</i> (Lam.) Cabrera				1	1	
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	1	1		1	1	1
<i>Heterotheca inuloides</i> Cass.				1		
<i>Iostephane heterophylla</i> Benth.			1			
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.					1	1
<i>Lactuca serriola</i> L.						1
<i>Laennecia schiedeana</i> (Less.) G.L. Nesom			1			
<i>Laennecia sophiifolia</i> (Kunth) G.L. Nesom					1	1
<i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy	1	1	1	1	1	1
<i>Melampodium longifolium</i> Cerv. ex Cav.						1
<i>Melampodium perfoliatum</i> (Cav.) Kunth			1		1	1
<i>Montanoa grandiflora</i> Alamán ex DC.						1
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. subsp. <i>tomentosa</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Packera sanguisorbae</i> (DC.) C. Jeffrey					1	
<i>Parthenium bipinnatifidum</i> (Ortega) Rollins				1	1	
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.					1	1
<i>Pectis prostrata</i> Cav.	1	1				
<i>Pectis schaffneri</i> Sch. Bip.	1	1				
<i>Picris echioides</i> L.					1	1
<i>Pinaropappus roseus</i> Less.	1	1		1		
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	1	1	1	1	1	1

Apéndice 1. Continuación

<i>Pittocaulon praecox</i> (Cav.) H. Rob & Brettell	1	1	1	1	1	1
<i>Pseudognaphalium bourgovii</i> (A. Gray) Anderb.		1		1		
<i>Pseudognaphalium brachypterum</i> (DC.) Anderb.	1	1	1	1		
<i>Pseudognaphalium canescens</i> (DC.) Anderb.		1		1	1	
<i>Pseudognaphalium chartaceum</i> (Greenm) Anderb.				1	1	1
<i>Pseudognaphalium inornatum</i> (DC.) Anderb.				1		
<i>Pseudognaphalium luteo-album</i> (L.) Hilliard & Burt				1		1
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> (DC.) Kirp.				1	1	
<i>Pseudognaphalium purpurascens</i> (DC.) Anderb.				1		
<i>Pseudognaphalium semiamplexicaule</i> (DC.) Anderb.		1		1		
<i>Pseudognaphalium semilanatum</i> (DC.) Anderb.						1
<i>Pseudognaphalium stramineum</i> (Kunth) Anderb.				1		
<i>Pseudognaphalium viscosum</i> (Kunth) Anderb.						1
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell			1			
<i>Roldana lobata</i> La Llave	1	1		1		1
<i>Roldana sessilifolia</i> (Hook. & Arn.) H. Rob. & Brettell	1	1				1
<i>Sabazia humilis</i> Cass.	1	1	1			
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	1	1		1		1
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze var. <i>wislizenii</i> (A. Gray) B.L. Turner	1	1	1	1	1	1
<i>Schkuhria schkuhrioides</i> Thell.					1	
<i>Senecio stoechadiformis</i> DC.			1			
<i>Senecio vulgaris</i> L.				1		
<i>Simsia amplexicaulis</i> (Cav.) Pers.			1	1		1
<i>Sonchus oleraceus</i> L.		1		1	1	1
<i>Stevia elatior</i> Kunth			1			
<i>Stevia jorullensis</i> Kunth			1			
<i>Stevia micrantha</i> Lag.	1	1			1	1
<i>Stevia monardifolia</i> Kunth			1			
<i>Stevia origanoides</i> Kunth	1	1			1	1
<i>Stevia ovata</i> Willd.	1	1	1	1	1	1
<i>Stevia salicifolia</i> Cav. var. <i>salicifolia</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Stevia serrata</i> Cav.			1		1	
<i>Stevia suaveolens</i> Lag.	1					
<i>Stevia subpubescens</i> Lag.			1		1	
<i>Stevia tephra</i> B.L. Rob.					1	
<i>Stevia tomentosa</i> Kunth			1			1
<i>Stevia viscida</i> Kunth	1	1	1		1	1
<i>Tagetes coronopifolia</i> Willd.					1	
<i>Tagetes foetidissima</i> DC.			1			
<i>Tagetes lucida</i> Cav.	1	1				1
<i>Tagetes lunulata</i> Ortega			1		1	
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	1	1	1	1	1	1
<i>Tagetes tenuifolia</i> Cav.	1	1		1		1
<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.		1		1		1

Apéndice 1. Continuación

<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	1	1		1	1	1
<i>Tridax coronopifolia</i> Hemsl.	1	1				
<i>Trixis michuacana</i> Lex. var. <i>longifolia</i> (D. Don) C.E. Anderson	1	1				
<i>Verbesina virgata</i> Cav. var. <i>virgata</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Viguiera buddleiiformis</i> (DC.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.	1	1			1	1
<i>Viguiera excelsa</i> (Willd.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. var. <i>excelsa</i>	1	1	1			1
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	1	1	1	1	1	1