



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**“Estudios cromosómicos en especies de *Aeschynomene*
(Fabaceae-Papilionoideae) en México y sus implicaciones
taxonómicas y evolutivas”**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. LUIS FERNANDO TAPIA PASTRANA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR

DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU

INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

DRA. MARÍA ISABEL SOTO CRUZ

FES ZARAGOZA, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2022



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**“Estudios cromosómicos en especies de *Aeschynomene*
(Fabaceae-Papilionoideae) en México y sus implicaciones
taxonómicas y evolutivas”**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. LUIS FERNANDO TAPIA PASTRANA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR

DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU

INSTITUTO DE ECOLOGIA, UNAM

DRA. MARÍA ISABEL SOTO CRUZ

FES ZARAGOZA, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/1016/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de septiembre de 2022 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del estudiante TAPIA PASTRANA LUIS FERNANDO con número de cuenta 78105689 con la tesis titulada "Estudios cromosómicos en especies de *Aeschynomene* (Fabaceae-Papilionoideae) en México y sus implicaciones taxonómicas y evolutivas", realizada bajo la dirección del DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ARROYO
Vocal: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS
Vocal: DR. PEDRO MERCADO RUARO
Vocal: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Secretario: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de noviembre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, del cual recibí todo el apoyo necesario para llevar a buen término esta aventura académica que me ha permitido mejorar mi formación profesional.

Al Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas, Tutor Principal, por el tiempo dedicado al desarrollo de esta investigación.

Al Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau y a la Dra. María Isabel Soto Cruz, miembros de mi Comité Tutor por todo su apoyo y paciencia.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi jurado para la obtención del grado.

Todo mi agradecimiento a la Dra. Sandra Luz Gómez Arroyo del Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático quien ha tenido un papel fundamental durante toda mi formación académica y profesional.

El Dr. Benny Weiss Steider me permitió incorporarme como docente en la FES Zaragoza y le agradezco la confianza depositada en mí, creo no haberlo defraudado.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, cuyo respaldo fue fundamental para seguir.

Al Dr. Pedro Mercado Ruaro del Instituto de Biología, UNAM, con quien inicié los estudios en Citogenética Vegetal y comparto el enorme placer de “contar cromosomas”.

A la Dra. María del Lourdes Rico Arce, por su apoyo incondicional, su rigor intelectual y pasión por brindar ayuda cuantas veces sean necesaria.

A la Dra. María Isabel Soto Cruz, quien demuestra, comparte y contagia su pasión por la enseñanza y porque en momentos difíciles siempre tiende una rama fuerte donde uno puede sujetarse.

Al Biól. Fernando Tapia Aguirre, cuyo valor para enfrentar exámenes siempre me ha motivado y quien pacientemente soporta mis constantes llamados de auxilio en el manejo de las páginas electrónicas, plataformas y demás herramientas de la era digital. Compartimos además alegrías y tristezas...nos entendemos así y lo refrendamos en el momento de darnos un abrazo.

Al Dr. Alfonso Valiente Banuet, por el enorme valor de una palmada al hombro.

Al Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, a la Licenciada Lilia Judith Espinosa Sánchez y a la Biól. Rocío González Acosta del Posgrado en Ciencias Biológicas, cuya amabilidad, orientación y acompañamiento siempre fue tan importante para concluir esta aventura.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a la memoria de los distinguidos profesores: M. en C. Francisco Gonzáles Medrano, M. en C. Miguel Ángel Martínez Alfaro, Dr. Rafael Villalobos Pietrini, Dr. Teófilo Herrera Suárez y Dr. Javier Caballero Nieto. Les agradezco tanto la oportunidad de haberles conocido y son un recuerdo imborrable y un estímulo permanente en el intento de hacer bien las cosas.

La UNAM, nuestra máxima casa de estudios, permitió el desarrollo y término de este trabajo, ahora también deseo dedicar éste mismo a la memoria de 43 estudiantes de la Normal Rural de Ayotzinapa, Guerrero, a quienes en 2014 no se les dejó concluir.

ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	1
Abstract	3
Introducción	5
Capítulo 1. De la citogenética clásica a la filogenómica: integración para un cambio conceptual... 11	
Capítulo 2. Remodelación cromosómica.....	37
Capítulo 3. Estado actual de los estudios citogenéticos en el clado Dalbergioide s. l. (Leguminosae-Papilionoideae)	76
Capítulo 4. Sistemática de <i>Aeschynomene</i> L. y <i>Ctenodon</i> Baill. (Leguminosae: Papilionoideae)	98
Capítulo 5. Desarrollo de plántulas, descripción morfológica y cariotipo de dos posibles taxones nuevos pertenecientes al clado americano del subgénero <i>Aeschynomene</i> y su consideración como caracteres de valor taxonómico.....	123
Capítulo 6. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of <i>Aeschynomene</i> (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications	133
Capítulo 7. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus <i>Aeschynomene</i> (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico	134
Capítulo 8. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume <i>Aeschynomene</i> supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus <i>Ctenodon</i>	135
Discusión	136
Conclusiones generales.....	141
Referencias generales	143
Apéndices	144
Tabla 1	144
Tabla 2	157
Tabla 3	158

Resumen

Aeschynomene Linnaeus, 1753 (Fabaceae, tribu Dalbergieae s. l.) es un género diverso de la subfamilia Papilionoideae distribuido en los trópicos y subtrópicos del mundo. El número de nuevas especies descritas ha aumentado rápidamente en las últimas décadas y actualmente se aceptan 170 nombres científicos. En México crecen 31 especies y taxones infraespecíficos distribuidos tanto en la vertiente atlántica y pacífica como en el centro del país. Las correspondientes al subgénero *Aeschynomene* (Léonard, 1954) con estípulas peltadas y cáliz bilabiado se incluyen en tres de las cinco series que componen el grupo (Americanae- plantas con requerimientos edáficos flexibles; Sensitivae e Indicae- predominantemente hidrófitas). Las correspondientes al subgénero *Ochopodium* (Vogel, 1838) J. Léonard, 1954 con estípulas no peltadas y cáliz campanulado están incluidos en tres de las cuatro series (Pleuronerviae, Scopariae y Viscidulae) y ocupan hábitats méxicos y subxéricos. En este trabajo se realizó un análisis citogenético de dieciséis taxones del género *Aeschynomene* que incluye especies pertenecientes a los subgéneros *Aeschynomene* y *Ochopodium*. Todas las especies estudiadas tenían el mismo número de cromosomas ($2n = 20$), pero exhibieron amplia diversidad de cariotipos que se originaron a partir de diferentes combinaciones de cromosomas metacéntricos, submetacéntricos y subtelocéntricos, tamaño cromosómico y número de cromosomas SAT. La plasticidad de los genomas incluyó la observación en un taxón perteneciente al subgénero *Aeschynomene* (*A. americana* var. *glandulosa*) de una estructura esférica aislada de apariencia y tamaño similar al ADN circular extracromosómico observado en otros géneros de plantas. Implicó también la posible participación de NORs supernumerarios y la identificación de una estructura esférica aislada de apariencia y tamaño similar al ADN circular extracromosómico observado en otros géneros de plantas. Esto explicaría la variabilidad en la morfología del cariotipo que presenta un grupo de taxones identificados como *A. americana* y favorecería la propuesta taxonómica de reconocer el llamado complejo *Aeschynomene americana*. Al superponer los cariotipos en un árbol filogenético reciente, se observa una correspondencia entre la morfología, la filogenia y las características citogenéticas de los taxones incluidos en el subgénero *Aeschynomene*. A diferencia del

subgénero *Aeschynomene*, las especies de *Ochopodium* exhiben una notable heterogeneidad de cariotipos. Sin embargo, la limitada información citogenética registrada impide sustentar la propuesta de su separación taxonómica y elevarlo a la categoría de género. Los resultados muestran que la información del cariotipo es útil en la delimitación taxonómica de *Aeschynomene* y que la diversidad cariotípica en el nivel diploide precedió a la hibridación/poliploidización demostrada en el género. Las implicaciones sistemáticas de estos resultados y su valor pueden extenderse a otros géneros de Dalbergieae en la medida que aumente el conocimiento sobre la estructura cromosómica y su evolución.

Abstract

Aeschynomene Linnaeus, 1753 (Fabaceae, tribe Dalbergieae s.l.) is a diverse genus of the Papilionoideae subfamily distributed in the tropics and subtropics of the world. The number of newly described species has increased rapidly in recent decades and 170 scientific names are currently accepted. In Mexico, 31 species and infraspecific taxa grow, distributed both on the Atlantic and Pacific slopes and in the center of the country. Those corresponding to the subgenus *Aeschynomene* (Léonard, 1954) with peltate stipules and bilabiate calyx are included in three of the five series that make up the group (Americanae- plants with flexible edaphic requirements; Sensitivae and Indicae- predominantly hydrophytes). Those corresponding to the subgenus *Ochopodium* (Vogel, 1838) J. Léonard, 1954 with non-peltate stipules and campanulate calyx are included in three of the four series (Pleuronerviae, Scopariae and Viscidulae) and occupy mesic and subxeric habitats. In this work, a cytogenetic analysis of sixteen taxa of the genus *Aeschynomene*, which includes species belonging to the subgenera *Aeschynomene* and *Ochopodium*, was performed. All species studied had the same number of chromosomes ($2n = 20$), but exhibited a wide diversity of karyotypes that originated from different combinations of metacentric, submetacentric, and subtelocentric chromosomes, chromosome size, and SAT chromosome number. The plasticity of the genomes included the observation in a taxon belonging to the subgenus *Aeschynomene* (*A. americana* var. *glandulosa*) of an isolated spherical structure similar in appearance and size to the extrachromosomal circular DNA observed in other plant genera. It also implicated the possible involvement of supernumerary NORs and the identification of an isolated spherical structure similar in appearance and size to circular extrachromosomal DNA observed in other plant genera. It also implicated the possible involvement of supernumerary NORs and the identification of an isolated spherical structure similar in appearance and size to circular extrachromosomal DNA observed in other plant genera. This would explain the variability in the morphology of the karyotype presented by a group of taxa identified as *A. americana* and would favor the taxonomic proposal to recognize the so-called *Aeschynomene americana* complex. By superimposing the karyotypes on a recent phylogenetic tree, a correspondence between the morphology, phylogeny and cytogenetic characteristics of the taxa included in the subgenus

Aeschynomene is observed. Unlike the subgenus *Aeschynomene*, *Ochopodium* species exhibit remarkable karyotype heterogeneity. However, the limited cytogenetic information registered prevents supporting the proposal of its taxonomic separation and elevating it to the category of genus. The results show that karyotype information is useful in the taxonomic delimitation of *Aeschynomene* and that karyotypic diversity at the diploid level preceded hybridization/polyploidization demonstrated in the genus. The systematic implications of these results and their value can be extended to other Dalbergieae genera as knowledge about chromosome structure and evolution increases.

Introducción

A pesar del gran potencial de la información cromosómica para la taxonomía (Stebbins, 1958; Jones, 1970; Goldblatt, 1981) y que ha sido verificada en muchas familias de plantas (por ejemplo: Amaryllidaceae, Ran et al., 2001; Bignoniaceae, Piazzano et al., 2015, Cordeiro et al., 2020; Leguminosae, Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2012; Tapia-Pastrana et al., 2020; Sapindaceae, Urdampilleta et al., 2013; Solanaceae, Tate et al., 2009; Chiarini et al., 2014), los estudios citológicos son aún escasos, fragmentarios, incompletos e incluso subestimados en una época como la actual, denominada de alta productividad (Doyle, 2012), lo que se refleja en el gran porcentaje de especies en las cuales el número de cromosomas diploides ($2n$) es desconocido y en géneros donde el número básico de cromosomas (x) es desconocido o incierto. Un dato duro es que la cobertura de los recuentos cromosómicos en las angiospermas es de 19% es decir 58,980 de 304,419 especies aceptadas, sin incluir datos disponibles para nombres infraespecíficos (Galbraith et al., 2011). Sin embargo, debido al desarrollo de nuevos marcos teóricos y mejores métodos de análisis, se espera que la citogenética vegetal sea integrada en los análisis filogenéticos (Pires y Hertweck, 2008; Tapia-Pastrana et al., 2020). Por ejemplo, se considera actualmente que cambios cariotípicos, incluidos el número y distribución de secuencias repetidas contribuyen significativamente a la especiación y macroevolución (Plohl et al., 2008) y que el establecimiento de rearrreglos cromosómicos en diferentes linajes puede generar barreras reproductivas y especiación (Tapia-Pastrana, 2020) especialmente por la reducción del flujo génico mediante la supresión de la recombinación. Asimismo, se estudia intensamente el papel de la auto y aloploidía junto con duplicaciones génicas y otros cambios causados por elementos móviles o segmentos

cromosómicos como responsables de divergencias adaptativas y aislamiento reproductivo (Arrighi et al., 2014; Chaintreuil et al., 2016; Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020; Tapia-Pastrana et al., 2020).

En este trabajo de tesis titulado **“Estudios cromosómicos en especies de *Aeschynomene* (Fabaceae-Papilionoideae) en México y sus implicaciones taxonómicas y evolutivas”** se realizó el análisis citogenético de dieciséis taxones del género *Aeschynomene* Linnaeus, 1753, que incluyó especies pertenecientes a los subgéneros *Aeschynomene* (Léonard, 1954) y *Ochopodium* (Vogel, 1838) J. Léonard, 1954. Todas las especies estudiadas mostraron el mismo número cromosómico ($2n = 20$), pero exhibieron diversidad de cariotipo originada en diferentes combinaciones de cromosomas metacéntricos, submetacéntricos y subtelocéntricos, tamaño cromosómico y número de cromosomas SAT. La plasticidad de los genomas incluyó la observación en un taxón perteneciente al subgénero *Aeschynomene* de una estructura esférica aislada similar en apariencia al ADN extra cromosómico circular (ADNec) observado en otros géneros de plantas. Superponiendo los cariotipos en un árbol filogenético reciente, se observa una correlación entre morfología, filogenia y características citogenéticas de los taxones incluidos en el subgénero *Aeschynomene*. A diferencia del subgénero *Aeschynomene*, las especies de *Ochopodium* exhibieron una notable heterogeneidad de cariotipo. La investigación mostró la utilidad de la información cariotípica en la delimitación taxonómica de *Aeschynomene* y que la diversidad en el nivel diploide precedió a los eventos de la hibridación/poliploidización demostrados. Las implicaciones sistemáticas de este estudio y su importancia pueden extenderse a otros géneros de Dalbergieae a medida que aumenta el conocimiento sobre la estructura cromosómica y su evolución de este taxón.

Cabe señalar que una vez publicados, los resultados de esta investigación fueron considerados junto con aquellos de desarrollo floral, como evidencia morfológica en apoyo de una serie de filogenias, basadas en marcadores moleculares nucleares y mitocondriales, además del análisis de afinidades ecológicas para concretar la separación de los subgéneros *Aeschynomene* y *Ochopodium* y elevar este último a la categoría de género restituyendo así a *Ctenodon* Baill. 1870.

El cuerpo de esta tesis incluye, asimismo, una investigación citogenética realizada de forma paralela en la cual se reporta por vez primera la existencia en *Aeschynomene* de un linaje híbrido ($2n = 4x = 40$) localizado en México. La población alotetraploide fue registrada en el estado de Jalisco y su origen híbrido fue corroborado luego de verificar anfiplastía y dominancia nucleolar mediante la discriminación de cromosomas-SAT (Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020).

Las publicaciones derivadas de esta investigación se encuentran incluidas en revistas indizadas en el Journal Citation Reports (JCR) 2022 y completan el contenido de esta tesis que además incluye cuatro capítulos de revisión. En los capítulos 1 y 2 se describe el estado actual de la citogenética y aspectos generales sobre remodelación cromosómica, respectivamente. El capítulo 3 consiste de una compilación de los estudios citogenéticos registrados en leguminosas dalbergioides y la perspectiva sobre su aplicación potencial en investigaciones que incluyan taxa pertenecientes al recientemente propuesto clado Dalbergioide s. l. (Papilionoideae). Por otra parte, en el capítulo 4, se revisa el estado actual de la sistemática de *Aeschynomene* L, particularmente con el restablecimiento del género *Ctenodon* Baill. Finalmente, en el capítulo 5 se describe el desarrollo de plántulas y la morfología y cariotipo de dos posibles taxones nuevos pertenecientes al clado americano

del subgénero *Aeschynomene*. Las poblaciones a las que pertenecen dichos taxones no han sido estudiadas previamente y aquí son tratadas como *Aeschynomene* sp. aff. *americana* y *Aeschynomene* sp. aff. *villosa*, mismas que potencialmente representarían nuevas variedades en *Aeschynomene*.

Se debe mencionar que actualmente la subfamilia Papilionoideae ha recibido la mayor atención en las reconstrucciones filogenéticas derivadas de estudios moleculares, debido a que es la mayor y más ampliamente extendida de las tres subfamilias tradicionales de Leguminosae, con un estimado de 478 géneros y 13860 especies. Papilionoideae actualmente es reconocido como un grupo monofilético con flores papilionadas altamente especializadas que presentan un pétalo estandarte, alas y una quilla claramente distintiva, además de estambres parcialmente fusionados que envuelven al ovario. Aunque existen linajes inusuales con una marcada simetría floral radial y con clados menores fuertemente apoyados, incluido el clado Dalbergioide. A pesar de esto, las relaciones entre algunos de los clados mayores no están totalmente resueltas y grupos menores se encuentran solo parcialmente aclarados. Igualmente, diversos estudios indican, por ejemplo, que el género *Aeschynomene* no es monofilético y los taxa con estípulas basifijas (subgénero *Ochopodium*) están más relacionados con los géneros *Machaerium* y *Dalbergia* que con los taxa que presentan estípulas peltadas o apendiculadas del subgénero *Aeschynomene*.

Referencias

- Arrighi J. F., Chaintreuil, C., Cartieaux, F., Cardi, C., Rodier-Goud, M., Brown, S. C., Boursot, M., D'Hont, A., Dreyfus, B. y Giraud, E. **2014**. Radiation of the Nod-independent *Aeschynomene* relies on multiple allopolyploid speciation events. *New Phytologist* 201(4): 1457-1468.
- Cardoso, D., de Lima, C. H., Rodrigues, R. S., de Queiroz, L. P., Pennington, T. y Lavin, M. **2012**. The realignment of *Acosmium* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of

- radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61: 1057-1073.
- Chaintreuil, C., Gully, D., Hervouet, C., Tittabutr, P., Randriambanona, H., Brown, S. C., Lewis, G. P., Bourge, M., Cartieaux, F., Boursot, M., Ramanankierana, H., D'Hont, A., Teaumroong, N., Giraud, E. y Arrighi, J. F. **2016**. The evolutionary dynamics of ancient and recent polyploidy in the African semiaquatic species of the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 211(3): 1077-1091.
- Chiarini, F., Santiñaque, F. F., Urdampilleta, J. D. y Las Peñas, M. L. **2014**. Genome size and karyotype diversity in *Solanum* sect. *Acanthophora* (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution* 300 (1):113-125.
- Cordeiro, J. M. P., Kaehler, M., Souza, L. G. y Felix, L. P. **2020**. Heterochromatin and numeric chromosome evolution in Bignoniaceae, with emphasis on the Neotropical clade *Tabebuia* alliance. *Genetics and Molecular Biology*, 43: 1, e20180171
- Doyle, J. J. **2012**. Polyploidy in legumes. Chap. 9. *In*: Soltis, P. S. y D. E. Soltis. (eds.), *Polyploidy and genome evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- Galbraith, D. W., Bennetzen, J. L., Kellogg, E. A., Pires, J. C. y Soltis, P. S. **2011**. The genomes of all angiosperms: a call for a coordinated global census. *Journal of Botany*, Article 646198, 10 pages. doi:10.1155/2011/646198.
- Goldblatt, P. **1981**. Cytology and the phylogeny of Leguminosae. *In* R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 2, 427-463. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Jones, K. **1970**. Chromosomes changes in plant evolution. *Taxon* 19(2): 172-179.
- Piazzano, M., Las Peñas, M. L., Chiarini, F. y Bernardello, G. **2015**. Karyotypes and DNA content in Bignoniaceae. *Caryologia* 68: 175-183.
- Pires, J. C. y Hertweck, K. L. **2008**. A renaissance of cytogenetics: Studies in polyploidy and chromosomal evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 275-281.
- Ran, Y., Hammett, K. R. W. y Murray, B. G. **2001**. Phylogenetic analysis and karyotype evolution in the genus *Clivia* (Amaryllidaceae). *Annals of Botany* 87(6):823-830.
- Stebbins, G. L. **1958**. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 23:365-378.
- Tapia-Pastrana, F. **2021**. Chromosomal changes in *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (Honey Mesquite) species widely distributed in North America. *Cytologia* 86(3): 235-239.
- Tapia-Pastrana, F. y Delgado-Salinas, A. 2020b. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico. *Caryologia* 73: 17-26.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14: 157-182.
- Tate, J. A., Acosta, M. C., McDill, J., Moscone, E. A., Simpson, B. B. y Cocucci, A. A. **2009**. Phylogeny and character evolution in *Nierembergia* (Solanaceae): molecular, morphological, and cytogenetic evidence. *Systematic Botany* 34(1):198-206.
- Urdampilleta, J. D., Coulleri, J. P., Ferrucci, M. S. y Forni-Martins, E. R. **2013**. Karyotype evolution and phylogenetic analyses in the genus *Cardiospermum* L. (Paullinieae, Sapindaceae). *Plant Biology* 15(5):868-881.

Wojciechowski, M. F., Lavin, M. y Sanderson, M. J. **2004**. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid MatK gene resolves many well-supported subclados within the family. *American Journal of Botany* 91: 1846-1862.

Capítulo 1. De la citogenética clásica a la filogenómica: integración para un cambio conceptual

“a genuine conceptual difficulty with the field of biosystematics is that it was always conceived as a way of improving plant classification, rather than a way of learning more about plant evolution”

Peter Raven

La sistemática reconoce, describe y etiqueta la diversidad de los organismos, también ordena y clasifica sus relaciones naturales mediante métodos morfológicos, anatómicos y ultra estructurales. Recientemente, ha experimentado una renovación en su contenido teórico y en su relación con el área evolutiva. Las clasificaciones resultantes colocan a los organismos en grupos jerárquicos que muestran sus relaciones con otros organismos extintos o vivientes. Por su parte, la sistemática molecular interpreta la información del material genético del organismo, la analiza con la ayuda de procesadores electrónicos de datos y mediante la construcción de filogenias propone hipótesis de relación, así como cambios de carácter en el curso de la evolución. Las filogenias tienen dos componentes, el orden de ramificación (mostrando relaciones de grupo) y la longitud de la rama (mostrando cantidad de cambio evolutivo). Los árboles filogenéticos de especies y taxones superiores son usados para estudiar la evolución de rasgos (por ejemplo, características anatómicas o moleculares) y la distribución de organismos (biogeografía). La sistemática usa a la taxonomía como primera herramienta, pues antes de establecer relaciones requiere organismos estudiados y descritos en detalle. Uno de los atributos morfológicos que en el pasado han probado su valor en la sistemática vegetal (Goldblatt, 1981) y aún en las filogenias moleculares modernas (Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2012) es el número cromosómico. Actualmente la inclusión de otros caracteres citogenéticos derivados tanto de metodologías clásicas o convencionales, así como de la llamada citogenética molecular posiciona a los estudios citogenéticos en un lugar clave en las construcciones de hipótesis de relación como se verá párrafos abajo. Aspectos como la hibridación y la distribución geográfica (relaciones simpátricas-alopátricas de la población) encuentran también aquí un papel sustancial en la interpretación filogenética. Es oportuno

un recordatorio breve de los inicios de la citogenética vegetal y sus metodologías para entender sus perspectivas actuales.

Citogenética clásica

El campo de estudio de la citogenética han sido los cromosomas, su estructura, sus propiedades durante las divisiones celulares somática (mitosis) y de las células germinales (meiosis), su influencia en el fenotipo y el análisis de los factores que causan cambios cromosómicos. Durante casi un siglo, biólogos y botánicos en particular se interesaron en la determinación y documentación de los números cromosómicos de los taxones existentes (Goldblatt y Lowry, 2011), así como de algunos extintos (Laane y Hoiland, 1986; Masterson, 1994). El objetivo fue evaluar el patrón evolutivo del cambio en el número cromosómico y estimar el número base de taxones de interés. Los números cromosómicos han sido utilizados extensamente como un importante carácter filogenético en un contexto citotaxonómico (Chatterjee y Sharma, 1969; Schlarbaum y Tsuchiya, 1984; Guerra, 2012) y su uso más influyente ha sido el inferir eventos genómicos mayores tales como las duplicaciones genómicas completas (poliploidía), así como cambios en el número cromosómico (e.g. aneuploidías y disploidías). Inicialmente se analizó la distribución de los números cromosómicos y los niveles de ploidía dentro de un grupo de interés (Stebbins, 1938; Grant, 1963; Goldblatt, 1980). Así, el número cromosómico es la característica citológica más extensa y consistentemente registrada en muchas familias y géneros de plantas (Guerra, 2008). Recientemente, se ha incorporado información filogenética en los análisis, permitiendo a los investigadores inferir transiciones en los números cromosómicos a lo largo de ramas de los árboles, empleando tanto el principio de máxima parsimonia (Schultheis, 2001; Hansen et al., 2006; Ohi-Toma, 2006; Wood, 2009) como un modelo evolutivo probabilístico dentro del paradigma de probabilidad (Mayrose et al., 2010; Cusimano et al., 2012; Glick y Mayrose, 2014).

Los cromosomas: muchos y bien contados

La extensión de los recuentos cromosómicos varía ampliamente a través de los diferentes grupos de plantas. La cobertura actual para las angiospermas es de 19 % (58,980 de 304,419 especies aceptadas, sin incluir datos disponibles para nombres infraespecíficos). La cobertura exacta puede variar entre el 12 % y 23 % dependiendo del número de especies

de angiospermas asumido, con intervalos estimados de 261,750 hasta 500,000 si se consideran las especies aún no descubiertas (Galbraith et al., 2011). La cobertura estimada para pteridofitas, briofitas y gimnospermas es 22 % (2,350/10,620), 4 % (1,436/34,556) y 38 % (427/1,104), respectivamente. Dentro de las 20 familias más grandes de angiospermas, la más estudiada es Apiaceae, con conteos disponibles para 42 % de los taxa (1,474 de 3,509), mientras que la cobertura para Compositae, la familia más grande es de 32 % (11,776 de 36,700); en tanto que la de menor cobertura es Bromeliaceae con 7 %. Otras familias resaltan por la escasez de registros, por ejemplo, Daltoniaceae (1 conteo de 328 nombres aceptados), Vochysiaceae (1/225) y Calophyllaceae (1/131) (Rice et al., 2015).

En relación a los números cromosómicos haploides existe más de un conteo para un cierto taxón y los registros abarcan tanto números pares como impares, aunque los primeros son mayoría. Lo anterior se explica por los frecuentes eventos de poliploidización, ya que la duplicación de un genoma resulta en un número par, en tanto que cambios por disploidía conducen tanto a números pares como impares (Rice et al., 2015). En las angiospermas, por ejemplo, el 56 % de los taxa registrados exhiben un número haploide par y cuando se considera a los dos clados principales dentro de las angiospermas, las monocotiledóneas han experimentado poliploidía con más frecuencia comparadas con las eudicotiledóneas (Otto y Whitton, 2000). En las gimnospermas donde la poliploidía se considera rara hay un alto porcentaje de conteos pares (Husband et al., 2013).

El polimorfismo en citotipos es frecuente entre las especies nombradas y los taxa infraespecíficos existiendo en 27 % de los taxa registrados (Rice et al., 2015) donde 15 % de éstos cuentan con dos conteos distintos y 7.7 % con tres o más citotipos. Estas frecuencias están subestimadas ya que no todos los citotipos han sido incluidos en las bases de datos y los cariotipos de los citotipos distintos no fueron determinados. Además, los múltiples citotipos que existen dentro de casi una cuarta parte de las especies vegetales nombradas abarcan casos que afectan solo el cariotipo, pero no el contenido genómico (e. g. fusión cromosómica) y aquellos que afectan a ambos parámetros, como la poliploidía. Existe la propuesta de que una fracción significativa de tales variaciones en el nivel de ploidía intraespecífica surge por autoploidía (Soltis et al., 2007). Estos autoploidios

deben ser tratados como especies distintas bajo el concepto de especies biológica. Actualmente se admite que un alto porcentaje de esta variación intraespecífica se debe a poliploidía (69 %), mientras que el resto (31 %) se debe a otros tipos de transición, así como que el 16.2 % de las especies vegetales alberga variación intraespecífica en sus niveles de ploidía (Rice et al., 2015).

La identidad cromosómica y el inicio de la citogenética molecular

La citogenética vegetal fue profundamente influenciada por los trabajos de Bárbara McClintock realizados entre 1929 y 1941 en maíz (*Zea mays*). Su método de identificación inequívoca de cromosomas individuales permitió los principales descubrimientos en relación a la estructura y dinámica de su genoma (McClintock, 1929, 1932, 1938, 1941, 1984). Ella logró mediante tinción Carmín la identificación inequívoca de todos los cromosomas individuales en el núcleo meiótico combinando dos medidas: la longitud relativa y la proporción de brazos de los cromosomas. Esto abrió la posibilidad de desarrollar mapas citogenéticos en otras especies como el arroz (*Oryza sativa*) (Shastry et al., 1960; Misra y Shastry, 1967), sorgo (*Sorghum propinquum*) (Magoon y Shambulinguppa, 1961) y jitomate (*Lycopersicon esculentum*) (Barton, 1950; Ramanna y Prakken, 1967). Sin embargo, para especies con cromosomas de talla uniforme se desarrollaron técnicas adicionales para una resolución citogenética inequívoca y obtención de los cariotipos.

En esto contribuyó el uso de quinacrina fluorescente para producir las bandas-Q en los cromosomas vegetales somáticos (Caspersson et al., 1968). Esta técnica permitió la comparación con la banda-C Giemsa en el haba (*Vicia faba*), ajo (*Allium carinatum*) y maíz (*Zea mays*) (Vosa y Marchi, 1972). Luego las técnicas de tinción con Giemsa posibilitaron la identificación de cromosomas individuales en prometafase de arroz (Kurata y Omura, 1978) y obtener los cariotipos de centeno diploide (*Secale cereale*) (Gill y Kimber, 1974) y de la cebada (*Hordeum vulgare*) (Linde-Laursen, 1975). Posteriormente, se demostró que los pretratamientos fríos (Schweizer, 1973) mejoraban la visualización de los cromosomas en muchas especies vegetales. Sin embargo, aún con tinción óptima, la identidad cromosómica puede complicarse por su similitud (Lavania, 1978). En un intento de mejora en la identificación cromosómica se adaptó la impregnación argéntica afín a las regiones

NOR (**R**egiones del **O**rganizador **N**ucleolar) de los cromosomas (Goodpasture y Bloom, 1975; Goodpasture et al., 1976). Las bandas NOR están localizadas en las constricciones secundarias adyacentes a los satélites y portan al ADN_r en los cromosomas con satélite (cromosomas-SAT).

Las metodologías anteriores mostraron su utilidad al aplicarse en general a especies con cromosomas particularmente grandes. En años recientes el desarrollo de técnicas de extendido en superficie y secado al aire permitió la caracterización cromosómica de especies con cromosomas pequeños (< 2 µm) como los del mezquite (*Prosopis laevigata*), la tullidora (*Karwinskia humboldtiana*), el guamúchil (*Pithecellobium dulce*), huizaches (*Acacia farnesiana* y *A. schaffneri*), el tamarindo (*Tamarindus indica*), la tronadora (*Crotalaria pumila*) y de diversas especies de *Aeschynomene* nativas de México (Tapia-Pastrana y Mercado-Ruaro, 2001; Tapia-Pastrana et al., 2002; Gómez-Acevedo y Tapia-Pastrana, 2003; Tapia-Pastrana y Gómez-Acevedo, 2005; Tapia-Pastrana et al., 2012; Tapia-Pastrana, 2012; Tapia-Pastrana et al., 2020).

La investigación en Bromeliaceae es un ejemplo sobre la evolución y objetivos de los estudios citogenéticos clásicos (Nunes y Clarindo, 2014): inicialmente dirigidos al conteo cromosómico, posteriormente enfocados al registro de la morfología cromosómica (cariotipos), a la cuantificación de los contenidos de ADN nuclear mediante citometría de flujo (CMF) y la composición de bases (AT% y GC%). En esta familia los estudios citogenéticos iniciaron hace más de un siglo (Billings, 1904) y a la fecha se ha cubierto solo el 10 % de sus especies. Estos análisis contribuyeron a la sistemática y a los estudios de evolución y diversidad genética (Ebert y Till, 1997; Ramírez-Morillo y Brown, 2001; Favoreto et al., 2012).

Análisis cariotípico en el contexto filogenético

Con frecuencia los estudios citogenéticos fueron meramente descriptivos y las inferencias sobre cariotipos ancestrales y patrones de evolución cromosómica carecían de soporte estadístico y algunas veces de un claro entendimiento de los mecanismos subyacentes (Guerra, 2012). La historia evolutiva de un cariotipo es frecuentemente difícil de determinar ya que la acumulación de rearrreglos cromosómicos oscurece su identidad exacta y el número y orden de eventos ocurridos hasta su estado actual (Schubert y Lysak,

2011). Además, los complementos cromosómicos evolucionan de diferentes maneras impidiendo extrapolaciones de un grupo a otro (Jones, 1970). Los avances en citogenética han ocurrido junto con el desarrollo en biología molecular, citometría de flujo, bioinformática y filogenética, especialmente en vertebrados (Robinson y Yang, 2012). Aunque y aunque la citogenética vegetal se ha retrasado en este aspecto, se espera que el desarrollo de nuevos marcos teóricos y mejores métodos de análisis faciliten su integración en los análisis filogenéticos (Pires y Hertweck, 2008; Tapia-Pastrana et al., 2020). Por ejemplo, actualmente se considera que los cambios cariotípicos incluidos el número y distribución de secuencias repetidas contribuyen significativamente a la especiación y macroevolución (Plohl et al., 2008). Asimismo, el establecimiento de rearrreglos cromosómicos en diferentes linajes puede generar barreras reproductivas y especiación (Tapia-Pastrana, 2021) por la reducción del flujo génico mediante la supresión de la recombinación. Se estudia intensamente el papel de la auto y aloploidía junto con duplicaciones génicas y otros cambios causados por elementos móviles o segmentos cromosómicos como responsables de divergencias adaptativas y aislamiento reproductivo (Arrighi et al., 2014; Chaintreuil et al., 2016; Tapia-Pastrana et al., 2020).

A pesar de que no se ha alcanzado una explicación universalmente aceptada sobre cómo los cambios en la estructura cromosómica causados por rearrreglos, es decir, translocaciones e inversiones, etc., contribuyen a la especiación (Livingstone y Rieseberg, 2003), sí existe consenso en la mayoría de los modelos de especiación cromosómica en asumir como necesaria alguna clase de aislamiento geográfico para acumular mutaciones independientes (Rieseberg y Willis, 2007). Otro aspecto por resolver es la velocidad con la cual surgen nuevos rearrreglos cromosómicos y se establecen en la población. Muchos modelos confían en la mutación espontánea que dirige la evolución cromosómica, pero en muchos grupos, este proceso es lento en relación al desarrollo de barreras de aislamiento ecológico o a la acumulación de factores de esterilidad génica (Rieseberg, 2001). Sólo las especies poliploides aisladas pueden surgir en una o dos generaciones.

Por otro lado, los avances de las herramientas citogenéticas permiten construir cariotipos detallados, entre especies con tamaño y morfología cromosómica similares (Acosta et al., 2012). En este sentido la hibridación *in situ* mejora sustancialmente el

análisis citogenético y permite inferir homologías y diferencias entre especies (Robledo y Seijo, 2010; Scaldaferrero et al., 2013). Además, la citogenética puede contribuir al análisis filogenético proponiendo relaciones estadísticamente fundamentadas, por ejemplo, al considerar los datos cromosómicos como datos morfológicos. Actualmente los métodos multivariados permiten el uso tanto de datos discontinuos (e. g. número cromosómico, tipos de heterocromatina, número de bandas heterocromáticas y loci ADN_r) como de datos continuos (e. g. longitud del cariotipo haploide, índices de asimetría y cantidad de heterocromatina). Asimismo, el desarrollo de métodos filogenéticos comparativos puede suministrar una sólida herramienta para inferir patrones de evolución cromosómica y reconstruir cariotipos ancestrales mapeando los datos cromosómicos en las filogenias. La aplicación del enfoque filogenético explícito al estudio de la evolución cromosómica recién ha comenzado y hasta el momento son relativamente pocos los estudios que han usado métodos comparativos formales para elucidar la evolución cromosómica (Watanabe et al., 1999; Vaio et al., 2013; Enke et al., 2015; Tapia-Pastrana et al., 2020).

Nuevas técnicas, nuevas perspectivas

Los citogenetistas vegetales estuvieron entre los primeros investigadores del genoma. Lo visualizaron décadas antes de que la estructura del ADN fuera descubierta, 50 años antes de la clonación del ADN y casi un siglo previo a la secuenciación del primer genoma vegetal (*The Arabidopsis Genome Initiative*, 2000). Las técnicas citológicas convencionales permanecen como un excelente punto de inicio pues han probado su valor en la caracterización cromosómica. Sin embargo, el desarrollo de las técnicas modernas de hibridación *in situ* (ISH) han permitido la visualización directa de secuencias específicas de ADN sobre los cromosomas y logrado un avance sustancial al combinar la citología con la biología molecular (Gill y Friebe, 1998; Harper y Cande, 2000). El desarrollo de ISH abrió oportunidades para el análisis citogenético de esencialmente cualquier especie, sin importar su morfología cromosómica (Pardue y Gall, 1975). En plantas, el uso de trazadores radiactivos o nucleótidos modificados (adheridos a biotina, digoxigenina o fracciones fluorescentes) para hacer sondas ISH permite la visualización microscópica y localización de secuencias complementarias en células, núcleos y en cromosomas individuales (Xu y Earle, 1994; Fransz et al., 1996).

La hibridación *in situ* fluorescente (FISH) directa e indirectamente se ha aplicado ampliamente durante los últimos 30 años y permite una rápida caracterización citogenética y el establecimiento de cariotipos citogenéticos moleculares (Jiang y Gill, 2006). Aunque comúnmente FISH se emplea para mapear secuencias únicas o de copia baja, también se utiliza para localizar secuencias repetidas y clonas de fragmentos largos en “cóctel” para reconocimiento cromosómico en mitosis, meiosis o fibras de cromatina y para explorar relaciones genómicas en poliploides o especies vegetales estrechamente relacionadas (Fransz et al., 1998; Dong et al., 2000; Lysak et al., 2003; Kato et al., 2004). El desarrollo reciente de mapas citogenéticos del pino de incienso, *Pinus taeda* (Pinaceae) (Islam-Faridi et al., 2007) y la naranja china amarga *Poncirus trifoliata* (Rutaceae) (Moraes et al., 2008) así como la caracterización de centrómeros en maíz, jitomate y papa (Danilova y Birchler, 2008; Koo et al., 2008; Iovene et al., 2008) ilustran muy bien esta situación.

Asimismo, FISH ha servido para definir los límites heterocromatina-heterocromatina en el jitomate (Stack et al., 2009), para producir mapeo de alta resolución en *Arabidopsis* (Brassicaceae) (Fransz et al., 1996) y para estimar el tamaño físico de brechas (“gaps”) entre cromosomas artificiales bacterianos en el arroz (Cheng et al., 2002) y jitomate (Szinay et al., 2008). Cromosomas en paquiteno y fibras FISH son usadas para la secuenciación de los cromosomas de jitomate y para investigar las inversiones y otras discrepancias de su genoma (Peterson et al., 1999). No obstante, sus aplicaciones, dos aspectos relacionados con FISH deben mejorarse: el tamaño de la sonda más pequeña que puede detectarse y la resolución entre dos señales distintas y cercanas visibles al microscopio. Para ello, se trabaja ya en mejorar la sensibilidad de los microscopios, de las cámaras digitales CCD, en el incremento de las señales y avanza la resolución de loci cercanamente ligados a partir de métodos de alargamiento cromosómico (Valarik et al., 2004; Koo y Jiang, 2009). La perspectiva es el mapeo de cualquier fragmento de ADN (clones ADNc o sondas RFLP, polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción) dentro de un cromosoma.

El renacimiento de la citogenética: poliploidía y evolución cromosómica

La sistemática y la biología evolutiva se reforzaron por la integración de la citogenética y la filogenética realizada por Raven (1986) quien actualizó datos en tres áreas clave de investigación: primero, la evolución cromosómica durante el origen de las angiospermas (Raven y Kyhos, 1965) donde analiza los números cromosómicos en las Annonales y otras angiospermas basales e inspira las modernas comparaciones genómicas que revelaron eventos paleopoliploides, los cuales parecen haber ocurrido temprana y frecuentemente durante la diversificación de las plantas con flores. Segundo, la caracterización de la evolución cromosómica en varios géneros de Onagraceae reveló interesantes patrones de evolución cromosómica cuando se mapearon sobre una filogenia contemporánea de esta familia. Tercero, el trabajo de Raven (1964) sobre especiación catastrófica (un citotipo minoritario se convierte en una forma adaptativa ventajosa posterior a un dramático cambio de hábitat) y endemismo edáfico que identificó la importancia de los rearrreglos cromosómicos en la evolución de *Clarkia* Pursh (Onagraceae) y la habilidad de las especies nuevas para ocupar ambientes diferentes. Al respecto, los análisis citogenéticos y filogenéticos con *Clarkia* revelaron patrones de especiación y evolución cromosómica.

Asimismo, investigaciones en *Brassica* L. (Brassicaceae) muestran que cambios fenotípicos que contribuyen a los eventos de especiación pueden surgir a partir de relativamente pocos rearrreglos cromosómicos (Pires y Hertweck, 2008). La fusión de la sistemática filogenética con la citogenética abre nuevas áreas de investigación, como la filogenómica que permite la reconstrucción de genomas ancestrales e historias evolutivas, la incorporación de caracteres genómicos en los análisis filogenéticos y nuevas teorías evolutivas en una escala genómica (Pires y Hertweck, 2008).

Actualmente el análisis sobre evolución del genoma va más allá del mapeo cromosómico sobre las filogenias, pues se explora la prevalencia de poliploidía y otras duplicaciones genómicas en las angiospermas. Varios métodos de investigación, incluidos isoenzimáticos y filogenómicos sugieren que las duplicaciones del genoma han surgido en muchas familias de angiospermas, con ciclos repetidos de poliploidización y diploidización. Estimaciones conservadoras indican que 30 % al 50 % de las angiospermas actuales son

poliploides y estudios recientes sugieren que la mayoría de las angiospermas actuales comparten al menos un ancestro poliploide (Cui et al., 2006).

Reconstrucción de cariotipos ancestrales.

El cariotipo o complemento cromosómico específico de un organismo eucariótico puede variar tanto en el número, tamaño y forma de los cromosomas mediante translocaciones, recíprocas, inversiones, inserciones o deleciones aún entre taxones estrechamente relacionados. En el nivel diploide, los números cromosómicos cambian debido a errores en la segregación meiótica, en translocación de heterocigotos o por los llamados eventos de fusión/fisión (Raskina et al., 2008). Tales mecanismos combinados con las poliploidías han generado los cariotipos existentes en el curso de la evolución y dado que los cromosomas son estructuras dinámicas, la reconstrucción de cariotipos ancestrales requiere la descripción precisa de los cariotipos existentes (Lysak et al., 2006).

Actualmente es posible reconstruir la evolución de los complementos cromosómicos mediante la secuenciación del genoma, mapeo genético y tinción cromosómica multicolor comparativa enmarcados en filogenias moleculares (Lysak et al., 2006). Por ejemplo, el empleo de tales herramientas sugirió que el cariotipo de *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) ($n = 5$) y de especies relacionadas con seis o siete pares de cromosomas derivaron de un cariotipo ancestral con ocho pares de cromosomas. Probar tal hipótesis requirió también el uso de cromosomas bacterianos artificiales (CBA, vector para introducir ADN, en este caso genes 45S rRNA usados para la localización *in situ* de NORs) para el uso de FISH y el mapeo preciso de los centrómeros y de los grupos de ligamiento (GL) de *A. thaliana* y sus relacionadas. Este enfoque permitió concluir que las “fusiones” de esta última, involucraron la generación de cromosomas acrocéntricos por inversiones pericéntricas seguidas de translocaciones recíprocas entre dos cromosomas (uno o ambos acrocéntricos) y finalmente la eliminación de un minicromosoma surgido por la fusión cromosómica (Lysak et al., 2006).

Una vez revelada la colinealidad cromosómica entre todas las especies involucradas fue posible reconstruir la evolución de sus cromosomas desde un supuesto cariotipo ancestral ($n = 8$) (Lysak et al., 2006). La investigación del genoma de *A. thaliana* y los bloques genómicos en *Brassica* con otros genomas de crucíferas permitirá la reconstrucción

de cariotipos ancestrales que facilitarán las comparaciones en Brassicaceae (Parkin et al., 2005; Schranz et al., 2006). En *Nierembergia* (Solanaceae) para visualizar el patrón de evolución cromosómica y reconstruir cariotipos ancestrales los caracteres cromosómicos se mapearon de acuerdo a parsimonia, criterios de máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana en un árbol filogenético (ADNc e ITSs) podado, usando el software Mesquite versión 2.0 y Bayes Traits versión 2.0 (Pagel et al., 2004).

Entender la hibridación antes de detectarla. La hibridación aloploiploide y homoploide en la evolución de los genomas vegetales

Actualmente se sabe que la hibridación es un modo de especiación bien establecido en plantas y su frecuencia en algunas floras podría alcanzar hasta el 25 % (Mallet, 2005, 2007), siendo más común entre plantas cultivadas y sus progenitores, así como en especies invasivas (Ellstrand y Schierenbeck, 2000).

La especiación híbrida **aloploiploide** implica que la hibridación ha tenido un papel principal en el origen de una nueva especie. La definición se aplica claramente a las especies híbridas que han duplicado su número de cromosomas (aloploiploides): las especies derivadas contienen exactamente un genoma de cada padre, una contribución del 50% de cada uno, aunque, en poliploides más antiguos, la recombinación y la conversión de genes pueden eventualmente conducir a contribuciones desiguales. Además, los aloploiploides se aíslan reproductivamente en gran medida por ploidía (Mallet, 2007).

La especiación híbrida solo es posible si el aislamiento reproductivo es débil; si los híbridos son intermedios, las especies híbridas estarán aún más débilmente aisladas. En la práctica, se debe reconocer a las especies como "agrupaciones genotípicas" de múltiples locus. Una especie híbrida será entonces un tercer grupo de genotipos que se ha estabilizado y permanece distinta cuando entra en contacto con cualquiera de los padres (Mallet, 2007). La esterilidad híbrida es una forma común de aislamiento reproductivo postcigótico que reduce el flujo génico entre poblaciones divergentes y puede contribuir a la formación de especies y a su coexistencia en simpatría y las incompatibilidades génicas y los rearrreglos cromosómicos subyacen tal esterilidad. La hipótesis de que la selección juega un papel en el origen de la inviabilidad y barreras de esterilidad que separan a las especies también fue sostenida por Stebbins (1959), quien además observó que la esterilidad por

rearreglos cromosómicos parece evolucionar más rápidamente en hierbas anuales que en perennes debido al aumento de eventos meióticos por generación que aceleran la tasa de mutación cromosómica. Las especies recientes y estrechamente relacionadas tienen más probabilidades de hibridar, aunque la hibridación y la introgresión a menudo pueden persistir durante millones de años después de la divergencia inicial (Mallet, 2005).

La hibridación se define como la “cruza entre individuos pertenecientes a poblaciones separadas que tienen diferentes normas adaptativas” y los individuos de la generación F_1 tienden a tener baja fertilidad y frecuentemente exhiben rasgos intermedios. Sin embargo, la variación de rasgos transgresivos (rasgos fenotípicos que superan el intervalo de rasgos observados en los progenitores) es común en la primera y posteriores generaciones híbridas (por ejemplo, el incremento en el tamaño de la flor). Si esta variación extrema se expone a un ambiente nuevo, la selección natural tendrá la oportunidad de formar nuevas razas o subespecies. Al poseer algún grado de aislamiento reproductivo respecto a los progenitores inicia el paso crítico en el establecimiento de nuevos linajes híbridos (Yakimowski y Rieseberg, 2014).

Aunque la presencia de alelos recesivos raros, variaciones en el número cromosómico, epístasis y sobredominancia explican una pequeña proporción de fenotipos transgresivos, ahora se sabe que la “acción de genes complementarios” ofrece una explicación más general de las bases genéticas y tasas observadas de segregación transgresiva. La idea es que, si las líneas progenitoras se componen de conjuntos de diferencias fijadas que tienen efectos opuestos aditivos, en la F_2 la recombinación incrementará la frecuencia de estos rasgos en un individuo. Muchos rasgos transgresivos son morfológicos, pero otros son rasgos asociados con la fecundidad, bioquímica, fisiología, tolerancia a factores bióticos/abióticos, etc. Se espera que entre más distantes relacionadas se encuentren las especies acumulen un mayor número de diferencias fijadas que resulten en una mayor transgresión. Así, los rasgos transgresivos son un resultado relativamente común de la hibridación, especialmente en líneas endogámicas o especies genéticamente separadas (Yakimowski y Rieseberg, 2014).

La hibridación es más comúnmente observada en el contexto de zonas híbridas o enjambres híbridos, donde un gradiente o mezcla de individuos híbridos y progenitores se

observan en simpatría y en donde se advierte frecuentemente hibridación introgresiva es decir el retrocruzamiento con los genomas progenitores debido a la alta frecuencia de éstos en la población. La detección de introgresión genética entre especies usando marcadores moleculares ya es rutina (Rieseberg et al., 1990; Sweigart y Willis, 2003). Las zonas de hibridación se consideran actualmente reservorios de variación donde los híbridos exhiben mayor variación genética que las poblaciones de especies progenitoras (Ellstrand y Schierenbeck, 2000).

Asimismo, la hibridación participa en el éxito de las especies invasoras debido a la diversidad de segregantes que incrementan la probabilidad de rasgos nuevos o extremos y suministra material crudo para la adaptación, potencializando la colonización de nuevos hábitats más allá del intervalo de origen. También se ha propuesto que al fijar la heterosis (vigor híbrido) y purgar la carga genética de los cuellos de botella se incrementa la adecuación e invasividad de las poblaciones híbridas (Ellstrand y Schierenbeck, 2000). Cabe mencionar aquí que los factores ecológicos pueden afectar la adecuación de los híbridos: (1) la diversidad de hábitats suministra nichos para el establecimiento de individuos introgresados pues la variación en las condiciones ecológicas puede afectar su supervivencia y capacidad reproductiva (adecuación) que pueden llegar a ser menores, iguales o mayores que la de los genotipos progenitores y (2) debido a que las áreas perturbadas impulsan la introgresión, pues alteran las relaciones de adecuación en las comunidades vegetales, provocando una mala adaptación de los progenitores, al degradar las barreras reproductivas basadas ecológicamente y abriendo espacios para los híbridos.

La especiación híbrida **homoploide** o “hibridez estructural críptica” o “especiación recombinacional” (**sin cambio en el número cromosómico diploide**) es bien conocida en plantas con flores y parece contribuir a la especiación en menor manera que la hibridación con incremento en el nivel de ploidía (**alopoliploide**), debido en parte al aislamiento reproductivo entre híbridos y progenitores con diferente ploidía (Soltis y Soltis, 2009; Soltis et al., 2014). La especiación tiene lugar en simpatría, por definición, ya que la hibridación requiere el flujo de genes y los híbridos deben superar las incompatibilidades cromosómicas y genéticas. Estas son las razones por lo que el proceso a menudo ha sido considerado raro o poco probable (Mallet, 2007). Durante la especiación de híbridos

homoploides, surge un derivado híbrido estable, fértil y reproductivamente aislado sin un cambio en el número cromosómico. Se cree que el aislamiento reproductivo ocurre a través de una rápida reorganización cromosómica, divergencia ecológica y/o aislamiento espacial (Rieseberg 1997). ¿Cómo alcanza el aislamiento reproductivo un linaje híbrido sin cambio en el nivel de ploidía? Stebbins (1959) desarrolló lo que ahora es llamado el *modelo recombinacional de especiación híbrida homoploide* basado en la clase de rearrreglos cromosómicos que diferencian al híbrido de las especies progenitoras. En el modelo más simple: un híbrido parcialmente estéril es originado entre especies progenitoras que difieren por dos rearrreglos cromosómicos independientes, es decir, cuando las especies progenitoras se diferencian en pequeños rearrreglos estructurales. Este híbrido produce nuevos tipos recombinantes homocigóticos de los rearrreglos vía segregación y recombinación, aumentando la variación genética y la posibilidad de colonización de nichos no explotados. Es decir, un linaje híbrido podría surgir a través de la segregación de un nuevo tipo aislado por barreras externas (Grant, 1981). Los recombinantes son fértiles dentro de la línea híbrida, pero al menos parcialmente estériles respecto a los progenitores (Mallet, 2007).

Si los híbridos recombinantes pueden reproducirse y volverse suficientemente numerosos hasta formar una población estable, tendrán el potencial de convertirse en una especie híbrida nueva. La formalización del modelo da las bases para el tratamiento teórico y empírico del tema (Templeton, 1981; Rieseberg, 1997; Gross y Rieseberg, 2005). Suponiendo que 1 y 2 son alelos en genes que afectan un rasgo cuantitativo y difieren entre especies, de modo que cada una tiene diferencias fijas. La recombinación puede entonces liberar una variación cuantitativa "transgresora" por acción de genes complementarios, a menudo más extrema que en cualquiera de los padres. La mayoría de los primeros recombinantes no serán aptos, pero los híbridos extremos pueden colonizar nichos que no están disponibles para los padres. Si las oportunidades ecológicas están parcialmente separadas del hábitat de los padres, si los híbridos similares tienden a asociarse (por ejemplo, por medio de la estacionalidad o la deriva en poblaciones pequeñas), o si la autofecundación o la endogamia es común, el flujo de genes entre los híbridos y los padres se reducirá y la especiación híbrida se vuelve más probable. Las especies híbridas exitosas también podrían desplazar ecológicamente a una o más especies progenitoras y borrar la evidencia de su propio origen híbrido. En las plantas, se conocen alrededor de 20 especies

híbridas homoploides bien establecidas, pero son difíciles de detectar y pueden ser más frecuentes (Mallet, 2007). Sin embargo, un mapeo genético comparativo puede revelar rearrreglos cromosómicos entre especies progenitoras y especies híbridas existentes. Los métodos sobre genómica evolutiva posibilitan la detección de eventos de hibridación ancestrales y contemporáneos (Durand et al., 2011; Lai et al., 2012). Por otra parte, la hibridación e introgresión entre especies es una ocurrencia regular, especialmente en grupos que irradian rápidamente (Mallet, 2007).

Metodologías para la detección de híbridos

Ahora es claro que las nuevas herramientas citogenéticas y aplicaciones computacionales hacen más accesible la investigación en citogenética (Pires y Hertweck, 2008). En este sentido las secuencias repetidas de ADN, incluidas los retroelementos, son muy útiles para facilitar el marcado de los cromosomas de las especies progenitoras en un híbrido. Por ejemplo, por muchos años no quedó claro si las formas poliploides de *Hordeum murinum* (Poaceae) eran auto o aloploiploides (Rajhathy y Morrison, 1962; Gupta y Fedak, 1985; Taketa et al., 1999), sin embargo, recientemente la aloploiploidía ha sido fuertemente apoyada mediante análisis filogenéticos moleculares que diferenciaron las formas 2x, 4x y 6x (Tanno et al., 2010; Ourari et al., 2011). Asimismo, la caracterización cromosómica individual mediante FISH permitió la comparación cariotípica de todos los taxa del complejo *Hordeum murinum*, subespecies y citotipos. Con esto el origen de las formas hexaploides (aloploiploides), así como su estructura genómica y filogenia fueron resueltas (Cuadrado et al., 2013). El razonamiento es sencillo: si una especie diploide está involucrada en el origen de un citotipo tetraploide sus cromosomas deben estar presentes en él. Lo mismo es cierto si las formas tetraploides están involucradas en el origen de las formas hexaploides.

Nuevamente es claro que el primer paso en el entendimiento de la estructura genómica y evolución de una especie es la discriminación inambigua de sus cromosomas. Los mapas cariotípicos que permiten relacionar cromosomas homólogos intra e inter taxa, previo tamizaje de secuencias ADN repetidas (incluidas las que analizan la distribución del ADNr) con suficiente diversidad en términos de números de copias y localización sirvieron como marcadores para la identificación de cromosomas individuales en los

citotipos/subespecies del grupo *Hordeum brachyantherum/californicum* (Carmona et al., 2016) en donde además del empleo de FISH se utilizó FISH-ND (no desnaturalizado) y sondas de oligonucleótidos para detectar secuencias de repetición simple (SSRs) y GISH (hibridación *in situ* genómica) para distinguir entre subgenomas en los poliploides. Estas investigaciones tienen el potencial de revelar la diversidad cromosómica en los taxa estudiados y reconstruir la historia evolutiva de un grupo. Las sondas de hibridación *in situ* fluorescente (FISH) para retroelementos, así como de otro tipo, pueden obtenerse de una variedad de técnicas que emplean librerías de clonas (Lamb y Birchler, 2006).

Por otra parte, en *Crocus* L. (Iridaceae) se emplearon secuencias *pCOSA103* para inferir eventos de hibridación y determinar los taxa progenitores de aloploiploides con mayor fiabilidad comparadas con ITS. El criterio seguido fue la detección de dos copias distintas de *pCosAT103* además de la incongruencia entre regiones de cloroplasto y de ITS (Harpke et al., 2015).

Cariotipos dentro de un marco de referencia filogenético, molecular y de distribución.

Los primeros estudios cariotípicos comparativos de especies relacionadas describieron patrones y direcciones de evolución cromosómica dentro de grupos que carecían de un marco de referencia filogenético, pero actualmente se incrementa el número de estudios que analizan este aspecto basados en información filogenética (Peruzzi y Carta, 2011). Así, por ejemplo, una combinación de cariotipos de calidad óptima, datos de distribución geográfica, métodos estadísticos comparativos y de fechado molecular dentro de un contexto filogenético reveló los patrones de evolución cromosómica y diversificación en especies del género *Nierembergia* (Solanaceae) (Acosta et al., 2016). Este género es citológicamente interesante ya que las especies exhiben dos números cromosómicos básicos ($2n = 16$ y 18) y algunas poblaciones consisten de poliploides o individuos que portan cromosomas B (Acosta et al., 2006; Acosta y Moscone, 2011). Además, las especies se agrupan en dos clados mayores apoyados por datos de secuencias y que difieren en la longitud cromosómica total haploide, índices de simetría, morfología y distribución geográfica. Para la identificación cromosómica se utilizaron métodos de bandeado C y AgNOR combinados con técnicas FISH que usa sondas de genes del RNA ribosómico 45S y 5S ADNr (Tate et al., 2009). Los métodos estadísticos comparativos basados en

caracteres citogenéticos, morfológicos y de distribución geográfica recuperaron también dos grupos. El fechado molecular (calibrado con registro fósil y tasas de mutación) sobre la filogenia molecular reveló que ambos grupos divergieron durante el Mioceno tardío durante un ingreso del océano Atlántico y que esta separación concuerda con cambios en la asimetría de los cariotipos, en las cantidades de heterocromatina y en las tallas cromosómicas. Los resultados permitieron establecer una hipótesis confiable acerca de las causas de la variación cromosómica en el género *Nierembergia* y proponer condiciones ancestrales en los caracteres cromosómicos. También fue posible establecer un mapa de distribución geográfica sobre un árbol filogenético podado, con estados de carácter como los siguientes: asignando un valor 0 a tierras bajas semi-áridas; 1 a áreas de montaña (tierras altas); 2 al escudo brasileño (tierras bajas); 3 al “mar paranense”. Aquí, los modelos de reconstrucción que se emplearon fueron parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana (Acosta et al., 2016).

En relación a los patrones de distribución es necesario considerar que los cambios climáticos históricos han tenido un gran efecto sobre la distribución y evolución de las especies vegetales debido a: (1) contactos secundarios e hibridación entre taxa diferenciados, (2) apertura de nuevos nichos ecológicos y (3) fragmentación de hábitats (Comes y Kadereit, 1998; Feliner, 2011; Hewitt, 2011). Por tanto, es necesario un conocimiento completo de la historia evolutiva de las especies involucradas, por ejemplo en eventos de hibridación y estimaciones de las probables zonas de contacto y de los tiempos de divergencia de las mismas (Acosta et al., 2016). Distintos puntos de vista concernientes al origen de la diversificación de las especies actuales están aún bajo debate. La controversia es si los cambios climáticos del pleistoceno reciente han dirigido la especiación o si la actual diversidad de especies es más antigua (Pennington, 2004). Hasta el siglo XIX, la diversidad de especies en biomas de Sudamérica, tales como la Amazonia, era atribuida a los refugios pleistocénicos (Behling, 1998). Sin embargo, recientemente se ha propuesto un origen más antiguo para la diversidad de la Amazonia y una vinculación entre la orogenia Andina y la diversificación Neotropical, es decir se introducen escenarios geológicos complejos y más reales (Hoorn et al., 2010).

Citogenética en grupos taxonómicamente complicados.

Géneros que exhiben una alta diversidad de números cromosómicos y cariotipos intra e inter específicamente representan un reto para descifrar su evolución cromosómica y su filogenia debido a la dificultad para derivar el nivel de ploidía a partir del número cromosómico. *Crocus* L. serie *Verni* ($2n = 8-23$, Iridaceae) es un claro ejemplo. Sin embargo, el empleo de un enfoque cariosistemático (Harpke et al., 2015) ofreció una mejor percepción sobre su compleja evolución cromosómica y clarificó la taxonomía de este grupo mediante la combinación de análisis morfológicos (doce caracteres), moleculares (ADN de cloroplasto: *trnL-trnF*, *ndhF*; ADN nuclear: ITS, *pCOSAt103* como marcadores filogenéticos) y análisis cariológicos.

Solo así se logró (1) la separación de un taxón tradicionalmente conocido como *Crocus vernus* en cinco especies (2) reconocer que en la evolución del grupo la poliploidización solo jugó un papel dentro de la especie compleja *C. vernus* donde se detectaron dos eventos de hibridación (3) en los demás taxa la evolución cromosómica probablemente está caracterizada por fusiones y fisiones cromosómicas, que algunas veces afectaron el juego cromosómico haploide completo (4) conocer que la serie *Verni* está sujeta a un tipo peculiar de cambio desigual en el tamaño cromosómico, es decir, que la pérdida o ganancia de ADN no es equitativa en ambos brazos. La consecuencia taxonómica es una nueva circunscripción de la serie *Verni* por la inclusión y exclusión de especies (Harpke et al., 2015). Aquí la detección de dos copias *pCOSAt103* y la incongruencia entre regiones de cloroplasto e ITS permitieron inferir eventos de hibridación y determinar los taxa progenitores de alopoliploides. Cariológicamente se determinó el origen alotetraploide de *Crocus neglectus* y el estudio molecular reveló a sus progenitores, todos con $2n = 8$. La presencia del mismo haplotipo *ndhF* en *C. ilvensis* y *C. neglectus* sugiere que *C. ilvensis* es el progenitor materno.

Aunque esto puede resultar de una clasificación incompleta de linaje, la contribución de *C. ilvensis* y el origen alotetraploide también es apoyado por las similitudes en el cariotipo (Peruzzi y Carta, 2011). La contribución de *C. vernus/C. neapolitanus* (o sus ancestros) como progenitor paterno fue sugerida por los marcadores nucleares ITS y *pCosAT103*, mientras una relación cercana de *C. neglectus* con *C. neapolitanus* únicamente por el análisis morfológico.

Referencias

- Acosta, M. C., Guerra, M. y Moscone, E. A. **2012**. Karyological relationships among some South American species of *Solanum* (Solanaceae) based on fluorochrome banding and nuclear DNA amount. *Plant Systematics and Evolution* 298: 1547-1556.
- Acosta, M. C. y Moscone, E. A. **2011**. B chromosomes in *Nierembergia aristata* (Solanaceae): nucleolar activity and competition with the A chromosomes. *Cytogenetics and Genome Research* 132: 105-112.
- Acosta, M. C., Moscone, E. A. y Cocucci, A. A. **2016**. Using chromosomal data in the phylogenetic and molecular dating framework: karyotype evolution and diversification in *Nierembergia* (Solanaceae) influenced by historical changes in sea level. *Plant Biology* 18: 514-526.
- Acosta, M. C., Ordóñez, A. V., Cocuci, A. A. y Moscone, E. A. **2006**. Chromosome reports in South American Nicotianeae (Solanaceae) with particular reference to *Nierembergia*. *Annals of Missouri Botanical Garden* 93: 634-646.
- Arrighi J. F., Chaintreuil, C., Cartieaux, F., Cardi, C., Rodier-Goud, M., Brown, S. C., Boursot, M., D'Hont, A., Dreyfus, B. y Giraud, E. **2014**. Radiation of the Nod-independent *Aeschynomene* relies on multiple allopolyploid speciation events. *New Phytologist* 201(4): 1457-1468.
- Barton, D. W. **1950**. Pachytene morphology of the tomato chromosome complement. *American Journal of Botany* 37: 639-643.
- Behling, H. **1998**. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. Review of Palaeobotany and Palynology 99: 143-156.
- Billings, F. H. **1904**. A study of *Tillandsia usneoides*. *Botanical Gazette* 38: 99-121.
- Cardoso, D., de Lima, C. H., Rodrigues, R. S., de Queiroz, L. P., Pennington, T y Lavin, M. **2012**. The realignment of *Acosmium* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61: 1057-1073.
- Carmona, A., de Bustos, A., Jouve, N. y Cuadrado, A. **2016**. Allopolyploidy and the complex phylogenetic relationships within the *Hordeum brachyantherum* taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 97: 107-119.
- Caspersson, T., Farber, S., Foley, G. E., Kudynowski, J., Modest, E. J., Simonsson, E., Wagh, U. y Zech, L. **1968**. Chemical differentiation along metaphase chromosomes. *Experimental Cell Research* 49: 219-22.
- Chaintreuil, C., Gully, D., Hervouet, C., Tittabutr, P., Randriambanona, H., Brown, S. C., Lewis, G. P., Bourge, M., Cartieaux, F., Boursot, M., Ramanankierana, H., D'Hont, A., Teaumroong, N., Giraud, E., y Arrighi, J. F. **2016**. The evolutionary dynamics of ancient and recent polyploidy in the African semiaquatic species of the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 211(3): 1077-1091.
- Chatterjee, T. y Sharma, A. K. **1969**. Cytotaxonomy of cichorieae. *Genetica* 40: 577-590.
- Cheng, Z., Buell, C. R., Wing, R. A. y Jiang, J. **2002**. Resolution of fluorescence *in-situ* hybridization mapping on rice mitotic prometaphase chromosomes, meiotic pachytene chromosomes and extended DNA fibers. *Chromosome Research* 10: 379-387.
- Comes, H. P. y Kadereit, J. W. **1998**. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432-438.

- Cuadrado, A., Carmona, A. y Jouve, N. **2013**. Chromosomal characterization of the three subgenomes in the polyploids of *Hordeum murinum* L.: New insight into the evolution of this complex. PLoS ONE 8(12),e81385. doi:10.1371/journal.pone.0081385|
- Cui, L., Wall, P. K., Leebens-Mack, J. H., Lindsay, B. G., Soltis, D. E., Doyle, J. J., Soltis, P. S. et al. **2006**. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. Genome Research 16: 738-749.
- Cusimano, N., Sousa, A. y Renner, S. S. **2012**. Maximum likelihood inference implies a high, not a low, ancestral haploid chromosome number in Araceae, with a critique of the bias introduced by 'x'. Annals of Botany 109: 681-692.
- Dong, F., Song, J., Naess, S. K., Helgeson, J. P., Gebhardt, C. y Jiang, J. **2000**. Development and applications of a set of chromosome-specific cytogenetic DNA markers in potato. Theoretical and Applied Genetics 101: 1001-1007.
- Danilova, T. V. y Birchler, J. A. **2008**. Integrated cytogenetic map of mitotic metaphase chromosome 9 of maize: resolution, sensitivity, and banding paint development. Chromosoma 117: 345-356.
- Durand, E. Y., Patterson, N., Reich, D. y Slatkin, M. **2011**. Testing for ancient admixture between closely related populations. Molecular Biology and Evolution 28: 2239-2252.
- Ebert, I. y Till, W. **1997**. Nuclear genome size in Pitcairnioideae (Bromeliaceae) with emphasis on the genus *Pitcairnia*. Abstracts, angiosperm genome size discussion meeting. p. 15. Royal Botanical Gardens, Kew. 11-12 September 1997.
- Ellstrand, N. C. y Schierenbeck, K. A. **2000**. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. 97: 7043-7050.
- Enke, N., Kunze, R., Pustahija, F., Glöckner, G., Zimmermann, J., Oberländer, J., Kamari, G. y Siljak-Yakovlev, S. **2015**. Genome size shifts: karyotype evolution in *Crepis* section *Neglectoides* (Asteraceae). Plant Biology 17: 775-786.
- Favoreto, F. C., Carvalho, C. R., Lima, A. B. P., Ferreira, A. y Clarindo, W. R. **2012**. Genome size and base composition of Bromeliaceae species assessed by flow cytometry. Plant Systematics and Evolution 298: 1185-1193.
- Feliner, G. N. **2011**. Southern European glacial refugia: a tale of tales. Taxon 60: 365-372.
- Fransz, P., Armstrong, S., Alonso-Blanco, C., Fischer, T. C., Torres-Ruiz, A. y Jones, G. **1998**. Cytogenetics for the model system *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal 13: 867-876.
- Fransz, P. F., Alonso-Blanco, C., Liharska, T. B. Peeters, A. J. M., Zabel, P. y de Jong, J. H. **1996**. High-resolution physical mapping in *Arabidopsis thaliana* and tomato by fluorescence *in situ* hybridization to extended DNA fibres. The Plant Journal 9: 421-430.
- Galbraith, D. W., Bennetzen, J. L., Kellogg, E. A., Pires, J. C. y Soltis, P. S. **2011**. The genomes of all angiosperms: a call for a coordinated global census. Journal of Botany, Article 646198, 10 pages. doi:10.1155/2011/646198.
- Gill B. S. y Friebe, M. **1998**. Plant cytogenetics at the dawn of the 21st century. Current Opinion in Plant Biology 1: 109-115.
- Gill, B. S. y Kimber, G. **1974**. The Giemsa C-banded karyotype of rye. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. 71: 1247-1249.

- Glick, L. y Mayrose, I. **2014**. ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution and the inference of polyploidy along a phylogeny. *Molecular Biology and Evolution* 31: 1914-1922.
- Goldblatt, P. **1980**. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. In *Polyploidy – Biological relevance* (Lewis, W.H., ed.), pp219-239, Springer/Plenum.
- Goldblatt, P. **1981**. Cytology and the phylogeny of Leguminosae. In R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 2, 427-463. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Goldblatt, P. y Lowry, P. P. **2011**. The Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN): three decades of publication by the Missouri Botanical Garden come to an end. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 226-227.
- Gómez-Acevedo, S. L. y Tapia-Pastrana, F. **2003**. Estudio genecológico en *Prosopis laevigata*, *Acacia farnesiana* y *Acacia schaffneri* (Leguminosae). *Darwiniana* 41: 47-54.
- Goodpasture, C. y Bloom, S. E. **1975**. Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. *Chromosoma* 53: 37-50.
- Goodpasture, C., Bloom, S. E., Hsu, T. C. y Arrighi, F. E. **1976**. Human nucleolus organizers: the satellites or the stalks? *American Journal of Human Genetics* 28: 559-566.
- Grant V. **1981**. *Plant speciation*. New York: Columbia Univ. Press. 563 pp. 2nd ed.
- Gross, B. L. y Rieseberg, L. H. **2005**. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal of Heredity* 96: 241-252.
- Guerra, M. **2008**. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenetics and Genome Research* 120: 339-350.
- Guerra, M. **2012**. Cytotaxonomy: the end of childhood. *Plant Biosystems* 146: 703-710
- Gupta, P. K. y Fedak, G. **1985**. Intergeneric hybrids between *Hordeum californicum* and *Triticum aestivum*. *Journal of Heredity* 76: 365-368.
- Grant, V. **1963**. *The origin of adaptations*. New York, NY, USA: Columbia University Press.
- Hansen, A. K., Gilbert, L. E., Simpson, B. B., Downie, S. R., Cervi, A. C. y Jansen, R. K. **2006**. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*. *Systematic Botany* 31: 138-150.
- Harper, L. C. y Cande, W. Z. **2000**. Mapping a new frontier; development of integrated cytogenetic maps in plants. *Functional & Integrative Genomics* 1: 89-98.
- Harpke, D., Carta, A., Tomović, G., Randelović, V., Randelović, N. Blattner, F. R. y Peruzzi, L. **2015**. Phylogeny, karyotype evolution and taxonomy of *Crocus* series *Verni* (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 301: 309-325.
- Hewitt, G. M. **2011**. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica* 139: 617-638.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín I., Sanchez-Meseguer, A., et al. **2010**. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Husband, B. C., Baldwin, S. J. y Suda, J. **2013**. The incidence of polyploidy in natural plant populations: Major patterns and evolutionary processes. In *Plant genome diversity 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes* (Greilhuber, J., Dolezel, J. y Wendel, J. F. (eds.) pp. 255-276, Springer, Vienna, Austria.

- Iovene, M., Wielgus, S. M., Simon, P. W., Buell, C. R. y Jiang, J. **2008**. Chromatin structure and physical mapping of chromosome 6 of potato and comparative analyses with tomato. *Genetics* 180: 1307-1317.
- Islam-Faridi, M. N., Nelson, C. D. y Kubisiak, T. L. **2007**. Reference karyotype and cytomolecular map for loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Genome* 50: 241-251.
- Jiang, J. y Gill, B. S. **2006**. Current status and the future of fluorescence in situ hybridization (FISH) in plant genome research. *Genome* 49: 1057-1068.
- Jones, K. **1970**. Chromosome changes in plant evolution. *Taxon*: 19, 172–179.
- Kato, A., Lamb, J. C. y Birchler, J. A. **2004**. Chromosome painting using repetitive DNA sequences as probes for somatic chromosome identification in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 101: 13554-13559.
- Koo, D. H. y Jiang, J. **2009**. Super-stretched pachytene chromosomes for fluorescence in situ hybridization mapping and immunodetection of DNA methylation. *The Plant Journal* 59: 509-516.
- Koo, D. H., Jo, S. H., Bang, J. W, Park, H. M., Lee, S. y Choi, D. **2008**. Integration of cytogenetic and genetic linkage maps unveils the physical architecture of tomato chromosome 2. *Genetics* 179: 1211-1220.
- Kurata, N. y Omura, T. **1978**. Karyotype analysis in rice I. A new method for identifying all chromosome pairs. *The Japanese Journal of Genetics* 54: 251-255.
- Laane, M. M. y Hoiland, K. **1986**. Chromosome number and meiosis in herbarium specimens from the extinct Scandinavian population of *Crepis multicaulis*. *Hereditas* 105: 187-192.
- Lai, Z., Kane, N. C., Kozik, A., Hodgins, K. A., Dlugosch, K. M., Barker, M. S., Matvienko, M., Yu, Q., et al. **2012**. Genomics of Compositae weeds: EST libraries, microarrays, and evidence of introgression. *American Journal of Botany* 99: 209-218.
- Lamb, J. C. y Birchler, J. A. **2006**. Retroelement genome painting: Cytological visualization of retroelement expansions in the genera *Zea* and *Tripsacum*. *Genetics* 173: 1007-1021.
- Lavania, U. C. **1978**. Differential staining and plant chromosomes— progress in cytogenetics. *Current Science* 47: 255-260.
- Linde-Laursen, I. B. **1975**. Giemsa C-banding of the chromosomes of "Emir" barley. *Hereditas* 81: 285-289.
- Livingstone, K. y Rieseberg, L. **2003**. Chromosomal evolution and speciation: a recombination-based approach. *New Phytologist* 161: 107-112.
- Lysak, M. A. Pecinka, A. y Schubert, I. **2003**. Recent progress in chromosome painting of *Arabidopsis* and related species. *Chromosome Research* 11: 195-204.
- Lysak, M. A., Berr, A., Pecinka, A., Schmidt, R., McBreen, K. y Schubert, I. **2006**. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 103: 5224-5229.
- Magoon, M. L. y Shambulinguppa, K. G. **1961**. Karyomorphology of *Sorghum propinquum* and its bearing on origin of 40-chromosome sorghum. *Chromosoma* 12: 460-465.
- Mallet, J. **2005**. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 229-237.
- Mallet, J. **2007**. Hybrid speciation. *Nature* **446**, 279-283.

- Masterson, J. **1994**. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-424.
- Mayrose, I., Barker, M. S. y Otto, S. P. **2010**. Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference of polyploidy. *Systematic Biology* 59: 132-144.
- McClintock, B. **1929**. Chromosome morphology in *Zea mays*. *Science* 69:629.
- McClintock, B. **1932**. A correlation of ring-shaped chromosomes with variegation in *Zea mays*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 18: 677-681.
- McClintock, B. **1938**. The production of homozygous deficient tissues with mutant characteristics by means of the aberrant mitotic behavior of ring-shaped chromosomes. *Genetics* 23: 315-376.
- McClintock, B. **1941**. The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. *Genetics* 26: 234-282.
- McClintock, B. **1984**. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226: 792-801.
- Misra, R. N. y Shastry, S. V. **1967**. Pachytene analysis in *Oryza*. VIII. Chromosome morphology and karyotypic variation in *O. sativa*. *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 27: 349-368.
- Moraes, A. P., Mirkov, T. E. y Guerra, M. **2008**. Mapping the chromosomes of *Poncirus trifoliata* Raf. by BAC-FISH. *Cytogenetics and Genome Research* 121: 277-281.
- Nunes, A. C. y Clarindo, W. R. **2014**. Karyotype characterization and nuclear DNA content measurement in Bromeliaceae: State of the art and future perspectives. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86: 1849-1861.
- Ohi-Toma, T. **2006**. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on sequences of rbcL, matK, and phyA genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers. *Systematic Botany* 31: 481-492.
- Otto, S. P. y Whitton, J. **2000**. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics* 34: 401-437.
- Ourari, M., Ainouche, A., Coriton, O., Huteau, V., Brown, S., Misset, M-T, Ainouche, M. y Amirouche, R. **2011**. Diversity and evolution of the *Hordeum murinum* polyploidy complex in Algeria. *Genome* 54: 639-654.
- Pagel, M., Meade, A. y Barker, D. **2004**. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology* 53: 673-684.
- Pardue, M. L. y Gall, J. G. **1975**. Nucleic acid hybridization to the DNA of cytological preparations. *Methods in Cell Biology* 10: 1-16.
- Parkin, I. A., Gulden, S. M., Sharpe, A. G., Lukens, L. Trick, M., Osborn, T. C. y Lydiate, D. J. **2005**. Segmental structure of the *Brassica napus* genome based on comparative analysis with *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 171: 765-781.
- Pennington, R. T. **2004**. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 359: 515-537.
- Peruzzi, L. y Carta, A. **2011**. *Crocus ilvensis* sp. nov. (sect. *Crocus*, Iridaceae), endemic to Elba Island (Tuscan Archipelago, Italy). *Nordic Journal of Botany* 29: 6-13.
- Peterson, D. G., Lapitan, N. L. V. y Stack, S. M. **1999**. Localization of single- and low-copy sequences on tomato synaptonemal complex spreads using fluorescence in situ hybridization (FISH). *Genetics* 152: 427-439.
- Pires, J. C. y Hertweck, K. L. **2008**. A renaissance of cytogenetics: Studies in polyploidy and chromosomal evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 275-281.

- Plohl, M., Luchetti, A., Městrovic, N. y Mantovani, B. **2008**. Satellite DNAs between selfishness and functionality: structure, genomics and evolution of tandem repeats in centromeric (hetero)chromatin. *Gene* 409: 72-82.
- Rajhathy, T. y Morrison, J. W. **1962**. Cytogenetic studies in the genus *Hordeum*. 6. The murinum complex. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 4: 240-247.
- Ramanna, M. S. y Prakken, P. **1967**. Structure of and homology between pachytene and somatic metaphase chromosomes of tomato. *Genetica* 38: 115-133.
- Ramírez-Morillo, I. M. y Brown, G. K. **2001**. The origin of the low chromosome number in *Cryptanthus* (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 26: 722-726.
- Raskina, O., Barber, J. C., Nevo, E. y Belyayev, A. **2008**. Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: speciation-related events in plants genomes. *Cytogenetics and Genome Research* 120: 351-357.
- Raven, P. H. **1964**. Catastrophic selection and edaphic endemism. *Evolution* 18: 336-338.
- Raven, P. H. **1986**. Modern aspects of the biological species in plants. *In: Modern Aspects of Species*, Iwatsuki, K., Raven, P. H. y Bock, W. J. (eds.) pp. 11–30 University of Tokyo, Press, Tokyo.
- Raven, P. H. y Kyhos, D. W. **1965**. New evidence concerning the original basic chromosome number of angiosperms. *Evolution* 19: 244-248.
- Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N. M., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O. y Mayrose, I. **2015**. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist* 206: 19-26.
- Rieseberg, L. H. **1997**. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359-389.
- Rieseberg, L. H. **2001**. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 351-358.
- Rieseberg, L. H., Carter, R. y Zona, S. **1990**. Molecular tests of the hypothesized hybrid origin of two diploid *Helianthus* species (Asteraceae). *Evolution* 44: 1498-1511.
- Rieseberg, L. H. y Willis, J. L. **2007**. Plant speciation. *Science* 317: 910-914.
- Robinson, T. J. y Yang, F. **2012**. Molecular cytogenetics: karyotype evolution, phylogenomics and future prospects. *Heredity* 108: 1-3.
- Robledo, G. y Seijo, G. **2010**. Species relationships among the wild B genome of *Arachis* species (section *Arachis*) based on FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection: a new proposal for genome arrangement. *Theoretical and Applied Genetics* 121: 1033-1046.
- Scaldaferro, M. A., Grabiele, M. y Moscone, E. A. **2013**. Heterochromatin type, amount and distribution in wild species of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution* 60: 693-709.
- Schlarbaum, S. E. y Tsuchiya, T. **1984**. Cytotaxonomy and phylogeny in certain species of Taxodiaceae. *Plant Systematics and Evolution* 147: 29-54.
- Schranz, M. E., Lysak, M. A. y Mitchell-Olds, T. **2006**. The ABC's of comparative genomics in the Brassicaceae: Building blocks of crucifer genomes. *Trends in Plant Science* 11: 535-542.
- Schubert, I., y Lysak M. A. **2011**. Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints. *Trends in Genetics* 27: 207-216.
- Schultheis, L. M. **2001**. Systematics of *Downingia* (Campanulaceae) based on molecular sequence data: implications for floral and chromosome evolution. *Systematic Botany* 26: 603-621.

- Schweizer, D. **1973**. Differential staining of plant chromosomes. *Chromosoma* 40: 307-20.
- Shastri, S. V. S., Ranga Rao, D. R., Mishra, R. N. **1960**. Pachytene analysis in *Oryza*. I. Chromosome morphology in *Oryza sativa*. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 20: 15-21.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Schamske, D. W., Hancock, J. F., Thompson, J. N., Husband, B. C. y Judd, W. S. **2007**. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon* 56: 13-30.
- Soltis, P. S. y Soltis, D. E. **2009**. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60: 561-588.
- Soltis, D. E., Visger, C. J. y Soltis, P. S. **2014**. The polyploidy revolution then...and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany* 101: 1057-1078.
- Stack S. M., Royer, S. M., Shearer, L. A., Chang, S. B., Giovannoni, J. J., Westfall, D. H., White, R. A. y Anderson, L. K. **2009**. Role of fluorescence in situ hybridization in sequencing the tomato genome. *Cytogenetics and Genome Research* 124: 339-350.
- 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. **1959**. The role of hybridization in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103: 231-251.
- Sweigart, A. L. y Willis, J. H. **2003**. Patterns of nucleotide diversity in two species of *Mimulus* are affected by mating system and asymmetric introgression. *Evolution* 57: 2490-2506.
- Szinay, D. Chang, S-B., Khrustaleva, L., Peters, S., Schijlen, E., Bai, Y., Stiekema, W. J., Van Ham, R. C. H. J., De Jong, H. y Lankhorst, M. K. **2008**. High-resolution chromosome mapping of BACs using multi-colour FISH and pooled-BAC FISH as a backbone for sequencing tomato chromosome 6. *The Plant Journal* 56: 627-637.
- Taketa S., Harrison, G. E. y Heslop-Harrison, J. S. **1999**. Comparative physical mapping of the 5S and 18S-25S rDNA in nine wild *Hordeum* species and cytotypes. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 1-9.
- Tanno, K., von Bothmer, R., Yamane, K., Takeda, K. y Komatsuda, T. **2010**. Analysis of DNA sequence polymorphism at the cMWG699 locus reveals phylogenetic relationships and allopolyploidy within *Hordeum murinum* subspecies. *Hereditas* 147: 34-42.
- Tapia-Pastrana, F. **2012**. Karyological characterization of four American species of *Crotalaria* L. (Leguminosae: Papilionoideae) by splash method. *Kew Bulletin* 67: 427-433.
- Tapia-Pastrana, F. **2021**. Chromosomal changes in *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (Honey Mesquite) species widely distributed in North America. *Cytologia* 86(3): 235-239.
- Tapia-Pastrana, F. y Gómez-Acevedo, S. L. **2005**. El cariotipo de *Pithecellobium dulce* (Mimosoideae-Leguminosae). *Darwiniana* 43: 52-56.
- Tapia-Pastrana, F. y Mercado-Ruaro, P. **2001**. A combination of the “squash” and “splash” techniques to obtain the karyotype and assess meiotic behavior of *Prosopis laevigata* L. (Fabaceae: Mimosoideae). *Cytologia* 66: 11-17.
- Tapia-Pastrana, F., Mercado-Ruaro, P., López Sánchez, A. y Gómez-Acevedo, S. **2002**. Estudio citogenético en *Karwinskia humboldtiana* (Rhamnaceae) del Valle de Actopan, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 73: 17-25.

- Tapia-Pastrana, F., Mercado-Ruaro, P. y Gómez-Acevedo, S. **2012**. Contribución a la citogenética de *Tamarindus indica* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Botánica Mexicana* 98: 99-110.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14: 157-182.
- Tate, J. A., Acosta, M. C., McDill, J., Moscone, E. A., Simpson, B. B. y Cocucci, A. A. **2009**. Phylogeny and character evolution in *Nierembergia* (Solanaceae): molecular, morphological, and cytogenetic evidence. *Systematic Botany* 34: 198-206.
- Templeton, A. R. **1981**. Mechanisms of speciation- a population genetic approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 23-48.
- The *Arabidopsis* Genome Initiative. **2000**. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815.
- Vaio, M., Gardner, A., Emshwiller, E. y Guerra, M. **2013**. Molecular phylogeny and chromosome evolution among the creeping herbaceous *Oxalis* species of sections *Corniculatae* and *Ripariae* (Oxalidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68: 199-211.
- Valárik, M., Bartoš, J., Kovářová, P., Kubaláková, M., de Jong, J. H. y Doležel, J. **2004**. High-resolution FISH on super-stretched flow-sorted plant chromosomes. *The Plant Journal* 37: 940-950.
- Vosa, C. G. y Marchi, P. **1972**. Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants. *Nature New Biology* 237: 191-192.
- Watanabe, K., Yahara, T., Denda, T. y Kosuge, K. **1999**. Chromosomal evolution in the genus *Brachyscome* (Asteraceae, Astereae): statistical tests regarding correlation between changes in karyotype and habit using phylogenetic information. *Journal of Plant Research* 112: 145-161.
- Wojciechowski, M. F., Lavin, M. y Sanderson, M. J. **2004**. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid MatK gene resolves many well-supported subclados within the family. *American Journal of Botany* 91: 1846-1862.
- Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S. Mayrose, I., Greenspoon, P. B. y Rieseberg, L. H. **2009**. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 106: 13875-13879.
- Xu, J. y Earle, E. D. **1994**. Direct and sensitive fluorescence in situ hybridization of 45S rDNA on tomato chromosomes. *Genome* 37: 1062-1065.
- Yakimowski, S. B. y Rieseberg, L. H. **2014**. The role of homoploid hybridization in evolution: A century of studies synthesizing Genetics and Ecology. *American Journal of Botany* 101: 1247-1258.

Capítulo 2. Remodelación cromosómica

Durante mucho tiempo, el genoma de las especies eucariotas ha sido considerado como relativamente estable. Sin embargo, en las últimas décadas se han descrito muchos fenómenos que exhiben la plasticidad de los genomas nucleares contenidos en los cromosomas. El número, tamaño y forma de los cromosomas, es decir, el cariotipo de un organismo, varía considerablemente entre los grupos de eucariontes y para la gran mayoría de éstos es todo lo que se conoce de su citología (Jones, 1998). En su mayoría, los genomas de eucariontes superiores contienen aproximadamente entre 14000 y 40000 genes que codifican proteínas (Schubert y Lysak, 2011). Por el contrario, el tamaño del genoma nuclear varía en más de cuatro órdenes de magnitud, desde aproximadamente 12 Mb en levaduras (Mewes et al., 1997) hasta 400000 Mb en dinoflagelados (Sparrow et al., 1972). En correspondencia, el tamaño lineal de los cromosomas en metafase abarca desde menos de uno hasta varias decenas de micrómetros (μm). El número de pares cromosómicos también puede variar ampliamente, desde 1 en una hormiga (Imai y Taylor, 1989) hasta aproximadamente 700 en helechos (Khandelwal, 1990). Además, mientras que en algunos clados filogenéticos el tamaño del genoma y los números cromosómicos son más bien estables, en otros varían considerablemente (Ohno, 1984).

Por otro lado, existe consenso sobre el papel que juegan los rearrreglos cromosómicos en los procesos de especiación, sin embargo, el orden de eventos entre el cambio a nivel génico y los rearrreglos cromosómicos es motivo de debate. Es probable que en ciertos grupos taxonómicos sea una combinación específica de fuerzas las que impulsan su evolución. Por ello, un panorama integral del genoma debe considerar los aspectos moleculares y cromosómicos como una unidad orgánica interdependiente (Raskina et al., 2008). La evolución del genoma eucarionte está ampliamente relacionada con diferentes tipos de rearrreglos o cambios cromosómicos. Como mutaciones a gran escala, tales reordenamientos cromosómicos, que mueven el ADN de un lugar a otro, son una fuente conocida de divergencia genómica entre taxones relacionados y son una fuente de novedad genética que puede formar nuevos genes (Miller et al., 1993; Bennetzen, 2005), modificar patrones de expresión (Duhl et al., 1994) y crear vínculos entre genes previamente desvinculados (Rieseberg 2001). La teoría predice que cada arreglo segmental tiene su

propio “efecto patrón” individual y la remodelación cromosómica, en consecuencia, es una fuente para nuevas combinaciones de caracteres (Grant, 1981). Si este remodelado es significativo, pero no tan aberrante como para causar esterilidad, puede facilitar el surgimiento de formas genómicas reproductivamente aisladas que son la base del proceso de especiación (Lewis y Raven, 1958). Aun así, el cambio cromosómico es uno de los mecanismos impulsores de especiación más debatidos (Raskina et al., 2008) y durante mucho tiempo se ha discutido en qué grado los cambios de estructura contribuyen al aislamiento reproductivo y finalmente a especiación. Algunos lo consideran una fuerza motriz detrás de la especiación (White, 1978; King, 1993; Spirito, 2001), particularmente en plantas (Levin, 2002), sin embargo, en otros prevalece la opinión de que tales cambios son meramente incidentales a dicho proceso (Rieseberg, 2001; Lai Z. et al., 2005).

A lo largo de los años se han propuesto diferentes modelos de especiación cromosómica (King, 1993; Rieseberg, 2001; Levin, 2002). Muchos de estos modelos asumen aislamiento geográfico, fuerte subdominancia y establecimiento por deriva (Lewis, 1966; White, 1978; Grant, 1981; Templeton, 1981). En otros, se considera también que la remodelación cromosómica tendría un carácter adaptativo (White, 1978; Grant, 1981). En consecuencia, abordar un estudio de citogenética comparada implica mucho más que el recuento cromosómico, la estimación de las tallas de cromosomas individuales, la localización de marcadores cromosómicos y la obtención de una fórmula cariotípica. Supone además consideraciones ecogeográficas y adaptativas relacionadas con la evolución cariotípica, además del conocimiento de los mecanismos básicos que explican los cambios en el número y forma de los cromosomas y que conllevan al establecimiento de conceptos alternativos sobre el cariotipo, como el de *cariotipo natural* y el uso de un marco teórico sustentado por numerosas investigaciones con diversos enfoques y metodologías. Esta es la razón de recapitular sobre los mecanismos implicados en la remodelación cromosómica en especies vegetales.

Se reconocen varios mecanismos responsables de la variación en el tamaño, la forma y el número de los cromosomas, así como el contenido de ADN entre los organismos. Los cromosomas cambian su tamaño y forma por ganancia (i.e. inserción o duplicación) o por pérdida (i.e. delección) de ADN o mediante rearrreglos dentro o entre

cromosomas. Los rearrreglos cromosómicos también pueden incrementar o disminuir el número de cromosomas, fenómeno conocido como disploidía creciente o decreciente, respectivamente. Además, el número de cromosomas puede alterarse por mutaciones que impliquen cambios en el nivel de ploidía que afectan el complemento cromosómico completo (poliploidía) o bien a cromosomas individuales (aneuploidía) (Schubert y Lysak, 2011). Aunque el conocimiento relacionado con la evolución cariotípica aún dista de ser completo se conocen los mecanismos básicos y en general pueden clasificarse como sigue:

Rearreglos cromosómicos estructurales sin cambios cuantitativos en el número cromosómico.

Estos incluyen inversiones paracéntricas y pericéntricas, translocaciones recíprocas simétricas, transposición de segmentos intra e intercromosómicos, duplicaciones o deleciones debidas a un intercambio de cromátidas desigual o *unequal crossing over* en heterocigotos con inversión, replicación errónea o intercambios asimétricos y rompimientos al azar de los productos dicéntricos durante la mitosis. En particular, el intercambio desigual es un tipo de duplicación de genes o evento de deleción que elimina una secuencia de una cadena y la reemplaza con una duplicación de su cromátida hermana en la mitosis o de su cromosoma homólogo durante la meiosis. Se cree que junto con la conversión génica son los principales impulsores de duplicaciones de genes y una fuente de mutación en el genoma. En efecto, la conversión génica entre cromosomas homeólogos de especies poliploides puede transferir secuencias homeólogas de una manera no recíproca (Nicolas et al., 2007; Gaeta y Pires, 2010; Salmon et al., 2010). La conversión génica no debe malinterpretarse como translocación no recíproca, más bien representa una variante de la reparación de rompimientos de hebra doble o “*double strand break*” (DSB) durante la cual, por invasión transitoria de las terminales rotas dentro de una secuencia de doble hélice relacionada y subsecuente alargamiento replicativo (para puentear el rompimiento de hebra doble) se copian regiones relativamente cortas en la doble hélice rota. Por otra parte, las deleciones son toleradas únicamente en poliploides o cuando están involucradas secuencias dispensables (Schubert, 1984, 2001). En ocasiones, dentro de los rearrreglos cromosómicos estructurales sin cambios cuantitativos en el número cromosómico se incluyen a la translocación no recíprocas (TNR). Contrario a la translocación recíproca durante la cual los cromosomas intercambian segmentos mutuamente, en la TNR un segmento

cromosómico es transferido de una manera unidireccional desde un cromosoma a otro. Se ha propuesto que los segmentos duplicados de cromosomas en diferentes cromosomas son el resultado de TNR. Sin embargo, el intercambio no recíproco de segmentos de cromosomas, detectables microscópicamente, nunca ha sido demostrado experimentalmente y los casos sospechosos pueden interpretarse como segregación desequilibrada después de la translocación recíproca. De hecho, la segregación desequilibrada de translocaciones recíprocas puede producir núcleos hijos con duplicaciones y deleciones, semejando “TNR” (Schubert y Lysak, 2011). Por otra parte, las células con núcleos que contienen deleciones son usualmente contra-seleccionadas (disgenia), pero pueden sobrevivir cuando ocurren en poliploides o en algunos tumores (Nussenzweig y Nussenzweig, 2010). Las alteraciones cromosómicas estructurales también pueden surgir por efecto de rearrreglos cromosómicos secundarios (Schubert, 2007). Tales rearrreglos pueden aparecer en organismos que son doblemente heterocigotos para dos rearrreglos primarios (translocaciones y/o inversiones), si un cromosoma está involucrado en ambos.

Fusiones y fisiones céntricas en cromosomas acro- o telocéntricos.

Conocidas como transformaciones Robertsonianas (Robertson, 1916) de metacéntricos que resultan en disploidías (o pseudoaneuploidías). La fusión es la consecuencia de un rompimiento próximo o dentro del centrómero de dos cromosomas acro- o telocéntricos usualmente no homólogos seguido por la reunión de los segmentos más largos y de los más cortos, respectivamente. Los metacéntricos grandes resultantes poseen toda la información genética significativa de los cromosomas participantes. Se asume que los metacéntricos pequeños son genéticamente insignificantes y, debido a su talla drásticamente reducida, son meióticamente incompetentes y sujetos a ser rápidamente eliminados de la población reproductora (Jones, 1998). Casos donde éstos no son dispensables y sobreviven, como, por ejemplo, mutaciones espontáneas en *Aloineae*, no caen dentro de la estricta definición de fusión Robertsoniana. Entonces, el número cromosómico se reduce y la simetría del cariotipo se incrementa sin un cambio en el número de brazos cromosómicos largos (el número fundamental, NF, no cambia) y la cantidad de material genómico (*valor-C*) permanece constante, excepto por la duplicación de centrómeros, maquinaria del cinetocoro asociada y secuencias teloméricas. Otras

consecuencias podrían involucrar la génesis de cromosomas **B** (Puertas, 2002; Jones y Houben, 2003). Además, los eventos de fusión cromosómica podrían facilitar una reorganización cromosómica adicional debido a que los anteriormente telómeros (ahora internos) son puntos cromosómicos débiles (Schubert y Rieger, 1985; Soltis y Soltis, 1999; Olson y Gorelick, 2011).

En contraparte la fisión céntrica es la consecuencia de un rompimiento dentro del centrómero de un cromosoma metacéntrico que produce inicialmente dos telocéntricos estructurales cuyos extremos tienen la capacidad de fusionarse después de la replicación. Este proceso produce un isocromosoma, sin embargo, cuando la mutación tiene éxito, se añaden secuencias teloméricas a las terminales. La amplificación de estas secuencias eventualmente tiene la capacidad de crear un brazo corto detectable y heterocromático. La fisión incrementa el número cromosómico y la simetría del cariotipo y el NF permanece constante. Los efectos de la fisión cromosómica incluyen cambios en los patrones de segregación y de ligamiento génico (Robertson, 1916; Todd, 1970; Stebbins, 1971; Jones, 1998; Levin, 2002; Raskina et al., 2008). Este proceso puede afectar a los cromosomas individualmente, creando series aneuploides crecientes (Hall y Parker, 1995) o a todo el cariotipo simultáneamente, duplicando el complemento cromosómico completo, proceso llamado fisión cariotípica (Todd, 1970; Kolnicki, 2000; Harpke et al., 2015) y sus efectos incluyen cambios en los patrones de segregación y ligamiento génico (Stebbins, 1971; Jones, 1998; Raskina et al., 2008).

Cuando regiones ADN_r conservado están localizadas en las terminales de dos cromosomas no homólogos, hay una fuerte posibilidad de sinapsis heteróloga, la cual, en algunos casos, puede conducir a la formación de rearrreglos Robertsonianos. La ocurrencia de clústeres 45S ADN_r en las regiones cromosómicas intercalares y trazas de secuencia teloméricas dentro del clúster 45S ADN_r son indicadores incuestionables para estos tipos de rearrreglos cromosómicos. Las fusiones/fisiones Robertsonianas han jugado evidentemente un papel importante en la evolución de varios géneros de plantas (Schubert y Rieger, 1985; Jones, 1998; Levin, 2002). Las transformaciones Robertsonianas son rápidamente identificadas en estudios cariotípicos comparativos ya que ambas resultan en cambios concomitantes en la morfología y número cromosómico. Esencialmente su

participación se hace aparente cuando un metacéntrico en un complemento es remplazado, en otro, por dos cromosomas acro- o telocéntricos, pero, esta observación por sí misma no distingue entre los dos procesos (Jones, 1998). Aunque su incidencia ha sido mejor estudiada en animales (White, 1978; King, 1993) en las plantas tales cambios han sido detectados en relativamente pocos géneros de angiospermas (*Nigella* Strid, 1968; *Crocus* Brighton, 1978, Jones, 1978; *Vicia* Schubert y Rieger, 1990, Cox et al., 1998) y gimnospermas (*Zamia* Olson y Gorelick, 2011) atribuyéndoles poca importancia.

En el género *Zamia* (Zamiaceae: Cicadales), por ejemplo, existe evidencia positiva del involucramiento de las fusiones y fisiones en el remodelado cromosómico. El muestreo de poblaciones naturales de *Zamia* en Mesoamérica, particularmente en Yucatán, México, exhibió algunas especies diploides con una variación extensa y extrema en su número cromosómico (Moretti y Sabato, 1984; Vovides y Olivares, 1996). Tales cambios se interpretaron probablemente como la respuesta a factores ambientales estresantes, aunque tales factores no pudieron ser identificados específicamente (Moretti y Sabato, 1984). Otro ejemplo similar se encuentra en las orquídeas *zapatillas* (géneros *Paphiopedilum* y *Phragmipedium*) donde aumentos del número de cromosomas también pueden atribuirse a una serie de fisiones (Karasawa, 1980; Karasawa y Tanaka, 1980; Cox et al., 1998). Además, en *Zamia*, ésta también parece una explicación razonable para la variación inter e intraespecífica. En ambos casos, se ha sugerido que los cambios cariotípicos ocurren en poblaciones bajo estrés: pequeñas poblaciones producidas por pocos fundadores en el caso de las orquídeas y la posible erosión de poblaciones en *Zamia*. Así, la endogamia forzada podría promover rompimientos cromosómicos con incremento en la variabilidad genética ventajosa para la supervivencia y/o colonización de nuevos hábitats.

En opinión de Jones (1998), si se considera la orientación de las fusiones y fisiones sobre la evolución del cariotipo, pudieron ocurrir ciclos de cambio, produciendo cariotipos estables por fusión y otros remodelados por fisión seguidos nuevamente por la influencia estabilizadora de fusión, sin embargo, tales eventos son de difícil acceso, al menos por técnicas citológicas clásicas. Jones (1998) pronosticó que la sistemática y citología moleculares podrán revelar lo ocurrido en linajes antiguos y en efecto, actualmente a la pregunta sobre el significado de la fisión cromosómica en términos de patrones evolutivos

en el género *Zamia* autores como Olson y Gorelick (2011) señalan que el gran tamaño de los cromosomas en todos los taxa de cícadas excluyendo *Zamiaceae* (Marchant, 1968) indica que la fisión cromosómica ha sido rara o ausente en estos taxa y en consecuencia es improbable que las fusiones cromosómicas pudiesen resultar en radiaciones adaptativas sustanciales. Aun siendo un fenómeno común en *Zamia* y *Microcycas* (*Zamiaceae*), el tamaño efectivo poblacional es tan pequeño en estos taxa que la deriva génica debe ser mucho más importante que la selección (Gorelick, 2009; Gorelick y Olson, 2011) y sin selección no puede haber adaptación, mucho menos radiaciones adaptativas. Así, en la perspectiva de explicar patrones de diversificación en las cícadas, la fisión cromosómica es relativamente poco importante en comparación con otros mecanismos como la poliploidía en las angiospermas (Gorelick y Olson, 2011). Sin embargo, en la escala microevolutiva, los patrones en *Zamia* parecen explicarse más parsimoniosamente por la fisión cromosómica (Olson y Gorelick, 2011). Así, taxa con centrómeros propiamente débiles pueden tener un mayor potencial de adaptación que aquellos con centrómeros más estables. La fisión cromosómica disminuye el enganche genético al cortar la unión del centrómero, lo que permite la selección directa de genes recientemente desvinculados (Todd, 1970; Levin, 2000). Al reducir los efectos del desequilibrio de ligamiento, es probable que la fisión cromosómica explique las radiaciones a pequeña escala en este grupo (Olson y Gorelick, 2011).

Ganancia y pérdida de cromosomas o juegos cromosómicos completos.

Las alteraciones en el cariotipo de una especie que implican cambios en el número de cromosomas se clasifican como aneuploidías o poliploidías y sus consecuencias biológicas son marcadamente diferentes. La aneuploidía se define como un cambio en el número cromosómico que no es un múltiplo exacto del cariotipo haploide. Dicho de otra manera, en la aneuploidía los tipos de cromosomas individuales son menos (por ejemplo, $2n-1$, hipoploide) o más (por ejemplo, $2n + 1$, hiperploide) que los pares de cromosomas. La aneuploidía no debe ser confundida con la disploidía, donde ocurre una disminución o aumento del número de cromosomas como resultado de reordenamientos cromosómicos y no por adición o pérdida de cromosomas individuales (Schubert y Lysak, 2011). En las angiospermas la aneuploidía puede ser común debido a que la poliploidía y la

paleopoliploidía dan lugar a una redundancia genética y tal vez a una mayor tolerancia a las pérdidas de ADN asociadas con la reestructuración del cariotipo (Leitch y Leitch, 2012).

Por su parte la poliploidía o duplicación genómica completa (DGC) resulta en el doblamiento de los números cromosómicos y representa la posesión de un número cromosómico que es un múltiplo mayor que dos del número haploide o en otras palabras, la condición de tener más de dos conjuntos completos de cromosomas. Las DGC han tomado lugar en la evolución de varios grupos de plantas y es un evento natural (Wolfe y Shields, 1997; Wendel, 2000; Kellis et al., 2004; Adams y Wendel, 2005; Cui et al., 2006; Van de Peer, 2011; Soltis et al., 2015) que promueve la diversificación e innovación (Freeling y Thomas, 2006; Soltis et al., 2009; Schranz et al., 2012; Soltis et al., 2015; Koenen et al. 2021), aún en plantas con genomas relativamente pequeños tales como *Arabidopsis thaliana* (Wendel, 2000; Seoighe, 2003). El “éxito” de los poliploides se atribuye al aumento de la diversidad genética (heterocigocidad, diversidad alélica y multiplicidad enzimática) en relación con la de sus progenitores diploides (Segraves et al., 1999; Soltis et al., 2015) misma que se manifiesta en novedades a nivel bioquímico, fisiológico, morfológico, ecológico y cromosómico que facilitan su establecimiento y persistencia (Levin, 1983; Segraves et al., 1999; Soltis et al., 2014). Durante más de sesenta años (Stephens, 1951) se ha sostenido que las DGC resultan en un relajamiento de la selección estabilizadora, pues permite la evolución de nuevas funciones génicas particularmente en genes parálogos debido a su alto grado de identidad y a que se encuentran dentro del genoma de una especie, donde uno de ellos aparece por duplicación del otro. Al disminuir la presión evolutiva sobre una de las copias, la otra acumula mutaciones sin que el individuo pierda la función de dicho gen, posibilitando la generación de proteínas nuevas con una función similar y abre la posibilidad a la especialización y por ende a la especiación.

Actualmente se reconoce que el ancestro de todas las plantas con semillas experimentó una DGC y otra se produjo en el ancestro de todas las plantas con flores (Jiao et al., 2011; Amborella, Genome Project 2013). Además, el ancestro común de las eudicotiledóneas eje, incluidas las leguminosas, era hexaploide (Jiao et al., 2012; Koenen et al., 2021). También se sabe que, dentro de las leguminosas, un antiguo evento de

poliploidía ocurrió en el origen de diversas leguminosas papilionoides, incluyendo *Medicago truncatula*, *Lotus japonicus*, *Glicine max* y *Arachis hypogaea* con importantes implicaciones en la biología de las leguminosas (Schlueter et al., 2004; Pfeil et al., 2005; Cannon et al., 2006; Bertoli et al., 2009; Young y Bharti, 2012). En particular *G. max* experimentó un evento de duplicación del genoma en los últimos 13 millones de años que es sorprendentemente evidente en la arquitectura de su genoma. Además, una DGC ocurrió cerca del origen del clado papilionoide, alrededor de 58-55 millones de años atrás (Young y Bharti, 2012; Li et al., 2013; Cannon et al., 2014; Koenen et al., 2021).

En particular, Leguminosae ejemplifica claramente el papel de la poliploidía, vía DGC, no solo en la evolución de sus linajes mayores, sino probablemente en su capacidad para establecer, potenciar, actualizar o refinar la simbiosis con diversas bacterias del suelo colectivamente llamadas “rhizobia” donde las raíces de las plantas desarrollan nódulos que alojan bacterias las cuales se nutren con carbono vegetal y fijan el nitrógeno atmosférico que es asimilado por la planta (Sprent, 2009; Cannon et al., 2014). En efecto, el análisis de la secuencia del genoma de las leguminosas revela cientos de genes específicos de la familia que no se observan en otras angiospermas y que se expresan exclusivamente en nódulos y en algunos casos desempeñan funciones importantes en la diferenciación rizobiana (Young y Bharti, 2012). Las secuelas de la duplicación del genoma en leguminosas implican un extenso fraccionamiento de genes, así como ejemplos aparentes de sub y neofuncionalización (Young y Bharti, 2012).

En este mismo escenario poliploide se incluye la aloploidía, un proceso responsable de una diferencia dramática en el tamaño del genoma y que involucra a dos especies estrechamente relacionadas, es decir una duplicación del tamaño del genoma en una sola generación por efecto de hibridación (Bennetzen et al., 2005) y que implica todo un espectro de ajustes moleculares y fisiológicos (Adams y Wendel, 2005; Fontdevila, 1992, 2005). Lejos de modificaciones mínimas en el núcleo poliploide, el pintado cromosómico, el mapeo genético y la genética comparada ofrecen evidencia de la extensa y rápida reorganización intra e intergenómica de los genomas poliploides (Soltis y Soltis, 1999). Si bien el orden de los genes generalmente se conserva durante millones de años dentro de las familias de plantas, también se produce una reestructuración extensa del

genoma con efectos significativos en su expresión, incluyendo la pérdida de genes y el silenciamiento génico inducido epigenéticamente y esto es más rápido y extenso en los poliploides que en los diploides (Gale y Devos, 1998; Liu y Wendel, 2003; Osborn et al., 2003; Levy y Feldman, 2004).

De esta amalgama genómica surgen nuevos fenotipos, incluidos algunos con gran visibilidad para la selección natural, como el tamaño de los órganos y el tiempo de floración. Vista así, la poliploidía es una fuerza prominente y significativa en la evolución de las plantas en escalas temporales que van desde lo ancestral a lo contemporáneo y con efectos profundos desde lo molecular a lo ecológico (Adams y Wendel, 2005).

Un descubrimiento relativamente reciente, pero de gran relevancia es que la mayoría de las especies poliploides taxonómicamente reconocidas son de origen múltiple, es decir que la poliploidía pudo ocurrir numerosas veces en un linaje (Soltis y Soltis, 1993, 1995). Esto ha derribado la percepción de los poliploides como especies genéticamente depauperadas que evolutivamente representaban callejones sin salida, cercanas a los extremos de los árboles filogenéticos y con una relativa pobreza de especies. Así, los orígenes recurrentes de las especies poliploides son la regla y no la excepción (Soltis y Soltis, 1999). Si se considera a la monofilia como un criterio necesario para el reconocimiento de especies, entonces la mayoría de las especies poliploides taxonómicamente reconocidas deberían dividirse en varias especies filogenéticas crípticas. Por ello, la aplicación de un concepto de especie filogenética a poliploides de origen recurrente merece atención (Soltis y Soltis, 1999). Se desconoce el alcance real de los orígenes múltiples para la mayoría de los poliploides, pero probablemente se ha subestimado. Por ejemplo, inicialmente se sugirieron tres orígenes en la autotetraploide *Heuchera grossulariifolia* (Saxifragaceae) (Wolf et al., 1990), pero un muestreo más exhaustivo de la población elevó ese número a cinco (Segraves et al., 1999). *Draba norvegica* (Brassicaceae) se ha formado al menos 13 veces en un área pequeña de Escandinavia (Brochmann y Elven, 1992; Soltis y Soltis, 1995). *Tragopogon miscellus* y *T. mirus* (Asteraceae), dos especies aloploides pueden haberse formado hasta 20 y 12 veces, respectivamente, en solo 60-70 años; incluso han ocurrido múltiples poliploidizaciones dentro de áreas pequeñas (Soltis et al., 1995; Cook et al., 1998).

Además, la poliploidización recurrente que involucra diploides genéticamente diferentes puede crear mediante recombinación una serie de poblaciones poliploides genéticamente distintos (Soltis y Soltis, 1995). Por ejemplo, en las especies de *Draba* (Brassicaceae), distintos genotipos de orígenes poliploides separados co-ocurren en las mismas poblaciones, junto con recombinantes putativos (Brochmann y Elven, 1992). En el mismo sentido, las poblaciones autopoliploides de *Heuchera grossulariifolia* a menudo comprenden un mosaico de genotipos que representan orígenes separados (Segraves et al., 1999). Lo anterior modifica sustancialmente el concepto de especie poliploide pues tradicionalmente se pensaba que cada poliploide se formaba solo una vez y se consideraba a la migración como la responsable de establecer una amplia distribución geográfica (Soltis y Soltis, 1995).

Múltiples eventos poliploides a partir de poblaciones diploides genéticamente y morfológicamente diferenciadas producen un complejo de distintos genotipos y morfotipos a nivel poliploide. Estos genotipos finalmente entran en contacto e hibridan; la segregación posterior y recombinación genera aún más complejidad genética y morfológica. Tal escenario, repetido en numerosos linajes, explica la conocida incertidumbre taxonómica que rodea a los complejos poliploides (Soltis y Soltis, 1995). Por otra parte, la presencia de los mismos cambios cromosómicos en todas las poblaciones de una especie poliploide sugiere que la reorganización del genoma acompañó a la especiación, o que ocurrió poco después, evidenciando que la poliploidía representa una fuente de nuevos procesos evolutivos, nuevas disposiciones cromosómicas y genéticas que facilitan una evolución rápida (Soltis y Soltis, 1999).

Por el contrario, la aneuploidía con frecuencia causa letalidad o bien interfiere con el crecimiento y desarrollo de un organismo y se ha asociado con enfermedad, esterilidad y formación de tumores (Torres et al., 2008; Xiong et al., 2011; Zhang et al., 2013). Por qué las duplicaciones génicas totales son generalmente bien toleradas en tanto que las aneuploidías tienen severos efectos sobre los organismos, la evidencia sugiere que esto se debe a un desbalance en las dosis génicas (Torres et al., 2008).

Los estudios en *Datura stramonium* (Solanaceae) condujeron a descubrir que la adición espontánea de cromosomas en esta especie (por gametos desbalanceados) pueden

causar un fenotipo alterado (Blakeslee et al., 1920). La ampliación de éstos definió muchos de los parámetros iniciales de los síndromes de aneuploidía. Por ejemplo, hay doce cromosomas en *D. stramonium* ($2n = 24$) y eventualmente se recuperó un trisómico espontáneo para todos los cromosomas o bien generados por la cruce entre plantas diploides y triploides (Blakeslee, 1934). Comparada con la línea progenitora, cada una tuvo un fenotipo característico que le permitió distinguirse del normal. Esta clasificación se basó principalmente en la forma de los frutos (cápsulas). Los hallazgos evidenciaron que cada cromosoma tenía un efecto de dosificación que podía modificar el fenotipo de cierta manera, aunque sus efectos se superponían. Cuando existen cromosomas extras en las plantas, el centrómero adicional puede experimentar errores en la división (“misdivision”). Este tipo de evento se ha observado en meiosis como la unión de un centrómero desde ambos polos con una fisión posterior en dos partes funcionales. Por lo tanto, a partir de la trisomía primaria encontrada en *Datura*, las poblaciones producen individuos que exhiben en parte las características típicas de la trisomía primaria. Cuando se examinaron citológicamente, estas plantas portaban un cromosoma de imagen especular de un brazo del cromosoma trisómico, que se conoce como isocromosoma. Cuando está presente como un cromosoma extra, los individuos portadores se conocen como trisómicos secundarios, pues la trisomía deriva de un isocromosoma (Blakeslee, 1934). Como se mencionó antes, el origen de estos cromosomas es una división errónea del centrómero y el extremo roto se fusiona después de la replicación. Veinticuatro trisómicos secundarios fueron recuperados en *Datura* representando la colección completa de isocromosomas de todos los brazos. Como se señaló, cada uno de estos subdividió las características fenotípicas de la trisomía primaria, pero los efectos fueron a menudo más severos para su adecuación (Birchler, 2013). Parece que algunas especies vegetales toleran la aneuploidía mejor que los animales y en algunos casos la ganancia o pérdida cromosómica son parte de su evolución. Sin embargo, otros ejemplos bien estudiados en maíz, arroz, y *Arabidopsis* muestran que plantas aneuploides tienen un crecimiento significativamente más pobre que sus contrapartes silvestres (McClintock, 1929; Singh et al., 1996; Henry et al., 2005). Particularmente en maíz y arroz, el grado de crecimiento pobre correlaciona con el tamaño del cromosoma adicional (McClintock, 1929; Torres et al., 2008).

En resumen, la aneuploidía causa anomalías en el desarrollo y reduce la adecuación de los organismos en todas las especies donde esta condición ha sido examinada. También es claro que la pérdida de información genética debido a monosomías es menos tolerado que la ganancia de información genética debida a trisomías o, en el caso de organismos haploides, a disomías y la causa radica, en el caso de pérdida cromosómica a una disminución en la actividad proteínica debido a una reducción en la dosis génica y en el caso de la ganancia cromosómica, a un desequilibrio en la estequiometría de proteínas (Torres et al., 2008). Esta teoría conocida como la teoría del equilibrio puede explicar los defectos asociados con aneuploidía debido a ganancia de cromosomas y, en parte, aquellos debidos a la pérdida de cromosomas (Veitia, 2002; Papp et al., 2003).

Ahora bien, cabe mencionar que disploidía y poliploidía no son eventos mutuamente excluyentes en la evolución de los linajes. Por ejemplo, la evolución cariotípica dentro del género *Crocus* está influenciada por disploidía y poliploidización (Rudall et al., 1984; Goldblatt y Takei, 1997; Harpke et al., 2013, Schneider et al., 2013; Harpke et al., 2015) y el mismo fenómeno se presenta en el clado africano de *Aeschynomene* (Chaintreuil et al., 2016). Incluso en linajes poliploides los procesos de diploidización (el regreso de un poliploide a un estado diploide) están en juego, lo que lleva a ciclos repetidos de poliploidía seguida de diploidización, seguida de poliploidía, y así sucesivamente (Soltis et al., 2015; Wendel, 2015).

Todo lo anterior ejemplifica brevemente el papel de los rearrreglos cromosómicos en la evolución de las especies vegetales y resalta que algunas regiones del ADN son más susceptibles de experimentarlos. Efectivamente, los datos acumulados durante los últimos 30 años sugieren que los rearrreglos cromosómicos estructurales mayores incluyendo deleciones, duplicaciones, translocaciones e inversiones están frecuentemente asociados con regiones heterocromáticas, citogenéticamente detectables, compuestas de ADN repetido y comúnmente localizadas en los límites heterocromatina-eucromatina (Badaeva et al., 2007). Incluso se ha observado que los quiasmas (sitios de intercambio efectivo en meiosis) se encuentran muy cercanos a las bandas C intercalares y terminales (Loidl, 1979). Asimismo, los polimorfismos intraespecíficos en bandas C se interpretan como una manifestación de esta interdependencia; tal es el caso de los abundantes polimorfismos en

banda C basados en rearrreglos cromosómicos en el complejo diploide/poliploide *Triticum/Aegilops* (Poaceae) (Friebe y Gill, 1996; Maestra y Naranjo, 1999, 2000; Rodríguez et al., 2000; Badaeva et al., 2007 y literatura ahí citada). Por su parte *Aegilops* también exhibe un amplio polimorfismo de bandas C y rearrreglos cromosómicos que incluyen inversiones paracéntricas y translocaciones (Badaeva et al., 2002).

Una característica inherente a la heterocromatina es la compleja composición de repeticiones en tandem de varios tipos (Sharma y Raina, 2005) y elementos transponibles (ETs), predominantemente retrotransposones (Elementos de Clase I) que transponen vía ARN como intermediario y que en conjunto forman patrones de heterocromatina especie-específico, cromosoma-específico (Lippman et al., 2004). También se ha mostrado una cierta correlación entre distribución/agrupamiento (“distribution/clustering”) de retroelementos y localización cromosómica tribu-específica y secuencias especie-específicas en los genomas de cereales (Belyayev et al., 2001). Así, en ocasiones los agrupamientos en tandem junto con los retroelementos ocupan los mismos lugares cromosómicos y corresponden a heterocromatina enriquecida en AT (Adenina/Timina) y constituyen sitios del genoma de evolución rápida (Belyayev y Raskina, 1998). También se ha observado que la fracción repetida de ADN juega un papel importante durante los cambios de poliploidización y post poliploidización (Feldman y Levy, 2005) y el enriquecimiento de tales agrupamientos con retroelementos móviles resalta la importancia de los ETs en la reedificación y homogeneización de los genomas aloploidos conducente a la estabilización de las especies nuevas (Raskina et al., 2008). Matzke y Matzke (1998) argumentan que la poliploidía permite una modificación extensa de genes vía ETs debido a que, por naturaleza, los genomas poliploides contienen copias duplicadas de todos los genes protegiéndose así de las consecuencias perjudiciales de la transposición. Los ETs tenderán a multiplicarse y a mantenerse en los poliploides porque las copias adicionales de genes que conservan compensarán la pérdida de expresión génica que puede resultar de su inserción. El resultado final posiblemente origine una mayor reestructuración genómica en poliploides en comparación con sus progenitores diploides.

Los ETs pueden cambiar directamente la composición molecular y/o el contenido de ADN en las regiones de inserción. También pueden mediar intercambios cromosómicos

ectópicos cuando la recombinación de los cromosomas homólogos y/o no homólogos (homeólogos) mueve secuencias dentro y entre genomas. La creación de estos nuevos “hot spots” incluye translocaciones espontáneas, inversiones y deleciones, mecanismos potenciales para una rápida reorganización genómica durante la especiación y la estabilización de los aloploidos (Raskina et al., 2008). Por lo tanto, complejos de ADN repetido juegan un papel importante en la transformación evolutiva del genoma. La formación de ADN repetido puede causar rearrreglos cromosómicos y a su vez, éstos pueden provocar cambios en el ADN repetido a través de mecanismos de evolución concertada (Elder y Turner, 1995).

Finalmente resta ahondar brevemente en la movilidad de los agrupamientos de ADN_r como un proceso capaz de modificar la estructura cromosómica en los complementos de especies vegetales. Es obvio que la extensión del remodelado cromosómico relacionado a la especiación promueve el incremento/disminución en el número de sitios ADN_r o su reposicionamiento, por lo que la dinámica de los clusters de ADN_r debe ser vista como un fuerte indicador de procesos intragenómicos significativos (Raskina et al., 2004). La movilidad de los clusters de ADN_r ha sido descrita en muchas especies vegetales y en algunos animales. Su localización y número varía entre especies estrechamente relacionadas y aún intraespecíficamente y puede involucrar loci mayores, copias de repetición baja o fragmentos de la unidad y éstos a menudo no se transcriben (Heslop-Harrison, 2000; Raskina et al., 2008). También hay evidencia de que estos sitios pueden “moverse” sin la participación de translocaciones u otros reordenamientos cromosómicos (Wiley et al., 1989; Dubkovsky y Dvorak, 1995; Shishido et al., 2000).

Schubert y Wobus (1985) examinaron la movilidad de **NORs** (**R**egiones del **O**rganizador **N**ucleolar) en *Allium* (Amaryllidaceae) e implicaron a los ETs en el movimiento del ADN_r. Estos elementos están relacionados con la generación de NORs supernumerarios evidenciados en plantas y en algunos casos como productos de hibridación (Schubert et al., 1983; Schubert, 1984). Otros estudios han propuesto que los transposones similares a *En/Spm* (elementos de clase II que se mueven por extinción y reintegración) pueden estar involucrados en la remodelación de ADN_r (Raskina et al., 2004b) y también se ha documentado la capacidad de otras clases de transposones (Pack-MULES, Helitrones)

para capturar genes enteros y moverlos a diferentes partes del genoma (Jiang et al., 2004; Lai J. et al., 2005). Por tanto, cualquier interacción de los genes ribosomales y ETs en términos de remodelado cromosómico evolutivamente significativo parece ser de enorme interés, aunque permanece inexplorado en gran parte. Se debe hacer notar que una serie de experimentos de hibridación *in situ* revelaron agrupamientos permanentes de diferentes ETs en las regiones NOR, las cuales contienen los loci 45S ADNr (Belyayev et al., 2001; Raskina et al., 2004a, b). La hibridación *in situ* sobre fibras de ADN extendido revela inserciones de ETs y traslape de ADNr y regiones ET-enriquecidas. Asimismo, se ha sugerido que la asociación de ETs y loci ADNr podría explicarse por diversas razones: (a) una preferencia de inserción de los ETs donde las regiones ADNr son blancos comunes para varios retrotransposones (Eickbush y Eickbush, 2003; Averbeck y Eickbush, 2005) y también para algunos transposones Clase II (Penton y Crease, 2004); (b) la acumulación selectiva de estos dos componentes dentro del mismo contexto genómico, promovido quizá por selección contra las inserciones en otras partes del genoma (e.g. heterocromatina en el caso de retroelementos); (c) una posible relación funcional entre la dispersión de ETs y genes ADNr. Serán necesarios otros estudios moleculares/bioinformáticos para la elucidación de las interacciones gene ET/rRNA (Raskina et al., 2008).

Sin embargo, al considerar al ADNr en términos de cambio temporal en los genomas, se enfrenta una paradoja. Por un lado, ésta es la fracción más conservada en los genomas eucarióticos y los genes ARN ribosomales experimentan cambios mínimos durante cientos de millones de años. Por otro lado, este conservadurismo parece ser una fuente poderosa de inestabilidad genómica, es decir, un generador perpetuo de inestabilidad cromosómica. Además, debido a la similitud de los ADNr, los cromosomas que portan arreglos extendidos de ADNr pueden estar involucrados en sinapsis heteróloga y recombinación. Ejemplos de lo anterior son los puentes entre bloques 45S y 5S ADNr de cromosomas heterólogos de *Aegilops speltoides* en diacinesis (Raskina et al. 2008). Respecto a las consecuencias de la interacción ET/ADNr descritas arriba, se ha discutido que, debido a la capacidad de los elementos móviles de provocar intercambios ectópicos, el uso compartido de diferentes ETs con *hot spots* recombinogénicos podría adicionalmente intensificar la recombinación homóloga y heteróloga. Además, la transferencia intragenómica de fragmentos ADNr mediada por ET y la herencia de tales mutaciones

puede producir cambios evolutivamente significativos en la distribución cromosómica de clusters de ADNr regular (Raskina et al., 2004a, b).

Otra posible consecuencia de la asociación física de ET/ADNr en la región 45S ADNr (NOR) puede ser la pérdida de satélites cromosómicos con todo su contenido genético. A este respecto McClintock (1946) sugirió que los ETs pueden causar rompimientos cromosómicos. En consecuencia, las altas concentraciones de ETs cerca o alrededor de sitios 45S ADNr incrementa la fragilidad de los mismos. En el caso de una pérdida de satélite, el resto o residuo del bloque 45S ADNr estará en la posición telomérica. Cuando un cromosoma se rompe, el punto de rompimiento se vuelve altamente inestable y adquiere la capacidad de fusionar con otra terminal rota (McClintock, 1941). Este punto o sitio de rompimiento, sin embargo, es eventualmente estabilizado y por tanto los cromosomas reconstruidos son transmitidos a las células hijas. Este fenómeno conocido como “curación o sanación de puntos de interrupción o rompimiento” involucra la adición de secuencias telómero repetidas en el punto de rompimiento vía telomerasa, enzima que normalmente sintetiza la secuencia telomérica en terminales cromosómicas normales (Tsujiimoto et al., 1997). De acuerdo a Tsujimoto et al. (1999), las secuencias ADNr dan una idea de las propiedades de la actividad telomerasa en los puntos de rompimiento. La síntesis de secuencias telómero puede ser iniciada por motivos blanco de 2- a 4- nucleótidos en la secuencia ADNr original. Estos motivos se encuentran también en la unidad repetida de secuencias telómero. En consecuencia, el ADNr en posiciones terminales documentado en muchas especies vegetales puede estimular la síntesis *de novo* rápida de los telómeros (e.g. Zhang y Sang, 1999; Pedrosa et al., 2003; Siroky et al., 2003; Tapia-Pastrana y Uribe-Hernández, 2019).

Así, se establecen las siguientes consideraciones: (1) Los ETs simples de Clase I o II constantemente forman distintos clusters en/alrededor de sitios ADNr regular e irregular. (2) la presencia de ETs en/alrededor de sitios ADNr incrementa la posibilidad de recombinación; (3) la presencia de ETs en/alrededor de sitios ADNr incrementa la posibilidad de pérdida de satélites cromosómicos. Aparentemente este evento es común en la evolución del cariotipo vegetal, ya que en muchas especies de plantas han sido detectados clusters ADNr en posiciones terminales (Raskina et al., 2008).

Otro fenómeno relacionado con los sitios ADNr que adquiere un interés creciente es la localización de sitios frágiles (SF) en los cromosomas vegetales. En seres humanos, los SF cromosómicos son regiones especialmente propensas a formar huecos, constricciones o rupturas sin tinción y se extienden sobre grandes regiones en una o ambas cromátidas en metafase, ya sea espontáneamente o tras la inhibición parcial de la síntesis de ADN y han sido bien caracterizados en asociación con ciertos genes (Boldog et al., 1994). Los SF comprenden regiones de ADN de alta flexibilidad, de replicación tardía (Laird et al., 1987) y se consideran sitios preferentes de recombinación, amplificación de genes e integración de plásmidos (Schwartz et al., 2006). Existe poca evidencia sobre sitios frágiles en cromosomas vegetales similares a los presentes en cromosomas humanos, aunque los cambios en el número y la estructura de los cromosomas ocurren a menudo en poblaciones de plantas silvestres (Tapia-Pastrana et al., 2018) y en células cultivadas en tejidos (Morgan et al., 2000). Huang et al. (2008) identificaron por primera vez en una especie vegetal a las regiones 45S ADNr como sitios frágiles expresados espontáneamente *in vitro* en cromosomas metafásicos de *Lolium* (Poaceae). Ellos registraron un número de cromosomas mayor al esperado $2n = 14$ como resultado de rompimiento cromosómicos por formación de intersticios o huecos (gaps) referidos como lesiones cromosómicas en los sitios 45S ADNr en el 86% de las células analizadas. Las lesiones cromosómicas fueron citológicamente muy similares a los sitios frágiles observados en cromosomas humanos. Asimismo, se ha propuesto que fragmentos cromosómicos observados en una población mexicana de *Crotalaria incana* (Leguminosae) derivan de sitios frágiles observados en núcleos en prometafase y evidencian parte del mecanismo involucrado en el origen del número cromosómico dibásico que actualmente exhibe el género (Tapia-Pastrana et al., 2018).

Otro caso particular sobre la remodelación o cambio cromosómico incluye consideraciones sobre la variación en el contenido de ADN (valor C) y su relación con la talla o tamaño de los cromosomas. En su mayor parte, la información sobre este rubro ha sido ofrecida en la excelente revisión que sobre el tema realizó Ohri (1998), misma que ha sido complementada por Gregory (2005) además de otros trabajos referidos adelante. El tamaño del genoma de un organismo refleja un aspecto fundamental de su biología, así como un carácter de considerable uso práctico (Bai et al., 2012; Leitch y Leitch, 2012). La

importancia del tamaño del genoma, como un marcador taxonómico útil ha sido señalada en diversos estudios con diferentes grupos de plantas. Una evaluación crítica de variabilidad intraespecífica registrada en varias especies hasta ahora muestra que los genomas vegetales son bastante estables y es una de las características destacadas que definen a las especies biológicas, si se considera un concepto estrecho de especie. Sin embargo, pueden existir grandes diferencias en los contenidos de ADN en el nivel infragenérico lo cual podría correlacionar con características adaptativas en diferentes niveles. En muchos casos es posible estudiar si la ganancia o pérdida de ADN ha ocurrido durante la especiación lo que puede coincidir con el tratamiento taxonómico existente y con presuntas relaciones evolutivas dentro de un grupo taxonómico estrecho (Ohri, 1998).

Así, el análisis del contenido de ADN nuclear es importante para el entendimiento integral del genoma de un organismo y el interés sostenido en este campo se sustenta en el hecho de que existen notables diferencias en el tamaño del genoma a nivel infragenérico que pueden usarse en la delimitación taxonómica. Se conoce el valor C para cerca de 7500 especies, subespecies y variedades de angiospermas y muestran variaciones por arriba de 2000 veces (Bennett y Smith, 1976, 1991; Bennett et al., 1982a; Bennett y Leitch, 1995, 1997; Gregory, 2005; Bai et al., 2012; Soltis et al., 2015), es decir, de menos de 10^7 pares de bases ($1C = 0.065$ pg en *Genlisea margaretae*, Lentibulariaceae; Greilhuber et al., 2006) a más de 10^{11} pares de base ($1C = 152.23$ pg en *Paris japonica*, Melanthiaceae; Pellicer et al., 2010). Además, se sabe de una amplia variación dentro de muchas familias y géneros (Peruzzi et al., 2009) y que la misma excede a la de otros grupos, lo que puede reflejar la propensión de las plantas a acumular ADN repetido a través de elementos transponibles y duplicaciones cromosómicas y/o mecanismos menos eficientes para purgar ese ADN redundante vía entrecruzamiento desigual y deleciones. Esta variación presumiblemente refleja una compleja interacción de procesos neutros y selectivos que actúan en varios niveles de organización (Bennetzen et al., 2005; Bai et al., 2012). Por ejemplo, en *Gossypium* (Malvaceae) la tasa de variación en la cual retrotransposones particulares se acumularon en diferentes linajes representa un aumento de 3 veces en el tamaño del genoma en los últimos 5-10 millones de años (Hawkins et al., 2006). Bennetzen et al. (2005) también encontraron que los retrotransposones se habían eliminado rápidamente de los genomas más pequeños de *Oryza sativa* y *Arabidopsis* conduciéndolos a la hipótesis

según la cual, las diferencias en la eficacia de este proceso pueden explicar gran parte de la variación en el tamaño del genoma en las plantas. De esta forma, se ha demostrado que la poliploidía y la amplificación o en su caso la remoción de retroelementos son los procesos responsables de la mayoría de las variaciones del tamaño del genoma dentro de linajes vegetales específicos (Bennetzen et al., 2005).

Por otro lado, esta variación en el tamaño del genoma independiente de la complejidad orgánica fue conocida como paradoja del valor-*C* (Thomas, 1971), donde *C* significa constancia del contenido de ADN de un genoma haploide no replicado en un individuo (Swift, 1950). Durante mucho tiempo se consideró que cantidades extra de ADN era “basura” “egoísta” o conformado por “secuencias parásitas” (Ohno, 1972; Orgel y Crick, 1980; Doolittle y Sapienza, 1980). Sin embargo, su papel funcional y adaptativo está considerado dentro de la teoría nucleotípica, la cual propone que este ADN no informativo puede producir efectos fenotípicos en los niveles nuclear, celular, tisular y orgánico (Bennett, 1972, 1973, 1985; Cavalier-Smith, 1985; Price, 1988a) además de representar un carácter clave en la diversidad (Bai et al., 2012). Se ha descrito que la variación interespecífica en el ADN nuclear está correlacionada directamente con características orgánicas tales como el tiempo mínimo de generación (Bennett, 1972), crecimiento en diferentes latitudes y condiciones ecológicas (Bennett, 1976; Grime y Mowforth, 1982; Grime, 1990; Ohri et al., 1998), relaciones hídricas en coníferas (Ohri y Khoshoo 1986a; Wakamiya et al., 1993, 1996), tamaño de la semilla (Thompson, 1990; Ohri et al., 1998), fisiología (Jasienski y Bazzaz, 1995) y desarrollo (Bharathan, 1996). Considerado como un carácter adaptativo, la comparación de valores-*C* proporciona una forma natural y complementaria para explicar las relaciones filogenéticas y sistemáticas de grupos taxonómicos cercanos (Price, 1976; Cavalier-Smith, 1985; Ohri y Khoshoo, 1986b; Raina, 1990).

Por otra parte, la variación intraespecífica en el tamaño de los genomas en especies con número básico y tipos cromosómicos constantes es un problema actual de gran interés. En muchas especies vegetales los registros muestran un notable intervalo de variación que anteriormente se pensaba ocurrían solo inter específicamente. Ahora, se considera que cambios en el tamaño del genoma pueden no solo restringirse a la divergencia de especies,

sino también encontrarse asociados con diferentes condiciones ambientales y estados de desarrollo que afectan a poblaciones o plantas individuales (Price, 1988a, b, 1991; Bassi, 1990; Cavallini y Natali, 1991; Natali et al., 1993; Johnston et al., 1996; Price y Johnston, 1996; Tapia-Pastrana et al., 2018, 2020) lo cual posibilita la caracterización de genotipos (Jarret et al., 1995). Además, en muchos casos, variaciones en el tamaño de genoma se asocian claramente con efectos nucleotípicos (Bennett, 1985; Price, 1988a, b; Ceccarelli et al., 1993, 1995; Minelli et al., 1996) aunque algunos resultados han sido rebatidos en re investigaciones o reevaluaciones (Ohri, 1998). Por otra parte, si se considera que cambios intraespecíficos en el tamaño del genoma están sujetos a la acción de la selección natural, entonces estarán relacionados con aquellos que conducen a la divergencia y evolución de las especies (Ohri, 1998). Así, Bennetzen et al. (2005) no descartan que la actividad reciente de los LTR-retrotransposones (retrotransposones de repetición terminal larga) contribuya significativamente con tales cambios entre especies vegetales estrechamente relacionadas. Sin embargo, señalan que diferencias en la actividad regulatoria de los retrotransposones o bien en la generación de deleciones entre especies explicarían la variación actual del tamaño del genoma sin que la selección natural actúe sobre el valor-*C* o sobre los mecanismos moleculares implicados. Es decir, las diferencias podrían conducir a variación del tamaño del genoma en un entorno donde su tamaño no tiene importancia selectiva. No obstante, si el entorno cambia, las diferencias principales ya establecidas en el tamaño del genoma podrían ofrecer ahora una ventaja o desventaja selectiva (Bennetzen et al., 2005). Por ejemplo, el germoplasma de maíz tropical puede variar mucho en cuanto al tamaño del genoma y muchas líneas transportan más ADN repetitivo que la accesión promedio. Cuando se adoptó el maíz como cultivo en América del Norte, el tamaño del genoma fue aparentemente de importancia selectiva y condujo al uso exclusivo de los granos con genomas más pequeños en las partes más al norte del continente, por ejemplo, en algunas áreas de Canadá (Bennetzen et al., 2005 y literatura allí citada).

Entonces se requiere una evaluación exhaustiva de tales cambios para su aplicación en la delimitación de taxa infragenéricos y en microsistemática. Numerosas investigaciones sugieren que el genoma nuclear representa un estado de flujo debido a los dominios fluidos (compuestos de secuencias repetidas) que experimentan cambios rápidos en respuesta a diferentes condiciones macro- o micro ambientales (Ohri, 1998). A este respecto, existe

interés por conocer la relación entre el tamaño del genoma y los cambios locales y regionales sobre la abundancia de las plantas y en las dinámicas de colonización/extinción observadas en algunas especies (Wiegmann y Waller, 2006; Rogers et al., 2009). Otros suponen que caracterizando las distribuciones geográficas de estas especies se revelará de qué manera el tamaño del genoma covaría con el rango geográfico. Colectivamente estos estudios ampliarán nuestra comprensión sobre cómo los rasgos de las plantas, las condiciones ecológicas e historia filogenética influyen conjuntamente en la variación del tamaño del genoma (Bennetzen et al., 2005; Bai et al., 2012).

La variación en el valor-*C* debida a polimorfismo de la heterocromatina, cromosomas B, aneuploidía, poliploidía o hibridación está bien entendida y no es excepcional en las angiospermas. Un caso bien conocido es *Zea mays* donde el número de bandas *C* y la cantidad de heterocromatina muestran una correlación positiva con el contenido de ADN (Laurie y Bennett, 1985; Rayburn et al., 1985; Rayburn et al., 1989; Tito et al., 1991). Además, en maíces nativos de Argentina y Bolivia, se halló una amplia variación inter e intraespecífica, con valores *2C* medios entre 4,20 y 11,36 pg. El valor *2C* medio de los maíces nativos estudiados varió entre 4,20 y 6,75 pg. Esta variación se atribuye principalmente a las diferencias en la heterocromatina de los knobs y en la cantidad de ADN intercalado de los retrotransposones además de la presencia de cromosomas B. El porcentaje de heterocromatina correlaciona positivamente con el tamaño del genoma. Poblaciones cultivadas en altitudes altas, que son precoces, tienen tamaños de genoma más pequeños que las que crecen en bajas altitudes y junto con la correlación positiva observada entre la duración del ciclo vegetativo y el porcentaje de heterocromatina, ha llevado a proponer el rol adaptativo de la heterocromatina. Por otro lado, la relación negativa encontrada entre el número de cromosomas B y knobs heterocromáticos permitió proponer la existencia de un conflicto intragenómico entre estos elementos cuyo resultado es el nucleotipo óptimo, donde ajustes genómicos condujeron a una duración adecuada del ciclo vegetativo en las razas de maíz que crecen a lo largo de clinas altitudinales (González et al., 2022). Sin embargo, en otros casos la variación en el contenido de ADN ha sido cuestionada. Un caso notable entre éstos involucra a las coníferas, donde la variación intraespecífica registrada (El-Lakany y Sziklai, 1971; Miksche, 1971; Dhir y Miksche, 1974) fue atribuida a errores metodológicos y a la

presencia de cromosomas B (Teoh y Rees, 1976; Greilhuber, 1988a). En otros casos los resultados de variación intraespecífica fueron irreproducibles por lo que su extensión y prevalencia necesita una evaluación adecuada.

Por otro lado, de acuerdo a Levin (2002 y literatura citada) la correlación entre la longitud cromosómica total haploide (LTH) y valores 1C de ADN excede típicamente $r = 0.85$ dentro y entre las especies en géneros relacionados, y en consecuencia la LTH ha sido considerada una buena aproximación para el tamaño del genoma (Peruzzi et al., 2009; Harpke et al., 2015; Tapia-Pastrana et al., 2020). Esto queda bien ejemplificado en la Familia Liliaceae donde hubo una amplia concordancia entre los valores de tamaño del genoma "real" obtenidos con "mejores prácticas" (citometría de flujo y microdensitometría de Feulgen) y los inferidos a partir de las mediciones de LTH (Peruzzi et al., 2009) y en donde el tamaño del genoma está asociado con cambios morfológicos, ecológicos y/o adaptativos (Patterson y Givnish, 2004), aunque Leitch y Bennett (2007) opinan que los grandes genomas evolucionaron pasivamente.

Ejemplos adicionales se encuentran en *Vicia* (Raina and Rees, 1983; Ceccarelli et al., 1995), entre especies cogenéricas (e.g., *Crepis* Jones y Brown, 1976; *Lathyrus* Narayan y Rees, 1976) y entre especies en géneros relacionados (e.g., *Microseris* y *Agoseris* Price y Bachmann, 1975). Además, se ha demostrado una correlación altamente significativa y positiva entre las longitudes totales de todos los cromosomas de un complemento y el contenido de ADN nuclear en muchos casos, incluyendo *Lycoris* (Nishikawa et al., 1979) y *Hordeum* (Bennett et al., 1982b). Otras investigaciones han mostrado una asociación entre la talla cromosómica y gradientes ecogeográficos (p. ej. *Prosopis* Tapia et al., 1999; *Acacia* y *Prosopis* Gómez-Acevedo y Tapia-Pastrana, 2003; *Karwinskia* Tapia-Pastrana et al., 2009; *Crotalaria* Tapia-Pastrana et al., 2018). En el mismo sentido, mediante la cuantificación de ADN genómico por citometría de flujo, se han evidenciado variaciones en el tamaño del genoma, por ejemplo, de hasta del 12% en *Aeschynomene evenia* (Leguminosae) en muestras provenientes de diferentes provincias de Brasil lo que aunado a variantes morfológicas han revelado una importante diferenciación intraespecífica en este taxón, misma que ya se utiliza para proponer la existencia de subespecies y variedades (Arrighi et al., 2013). En *Ceratonia siliqua* (Leguminosae) también se han detectado

diferencias en el tamaño del genoma atribuidas a variaciones microgeográficas derivadas de divergencias inter ladera en una región montañosa de Israel (Bureš et al., 2004). En la misma área se detectó polimorfismo por inserción de retrotransposones en poblaciones de *Hordeum spontaneum* (Poaceae) separadas por un máximo de 300 m como respuesta a una fuerte divergencia microclimática (Kalendar et al., 2000). En *Festuca pallens* (Poaceae) se detectó la existencia de un gradiente geográfico en el contenido de ADN dentro de su área de distribución correlacionado con factores macroecológicos, geográficos y evolutivos en diferentes escalas (Šmarda and Burěš, 2006). En vista de esto, los registros sobre variabilidad necesitan ser verificados antes de que la estabilidad del genoma vegetal sea finalmente definida (Ohri, 1998).

Por otra parte, los rearrreglos cromosómico se manifiestan muchas veces en las conocidas variaciones del citotipo debidas a la presencia de aberraciones espontáneas en número o estructura, inversiones heterocigotas, translocaciones Robertsonianas, intercambios, deleciones y duplicaciones (Sen, 1975; Araki, 1975; Araki et al., 1976; Brighton, 1976, 1977a, b; Datta y De, 1990; Christopher y Jacob, 1990; Sakya y Joshi, 1990; Vijayavalli y Mathew, 1990). En células mitóticas, tales diferencias cromosómicas observadas a nivel intraespecífico o intrapoblacional se manifiestan en variaciones de la fórmula cariotípica debido a cambios en el número de cromosomas metacéntricos, submetacéntricos o subtlocéntricos, número y posición de constricciones secundarias y satélites, o bien en diferencias en las LTH, tamaño del genoma o cantidad de ADN por núcleo haploide. En células meióticas los bivalentes heteromórficos y/o puentes con o sin fragmentos son evidencia de estas aberraciones estructurales (Brandham, 1970; Brandham y Johnson, 1977; Jones, 1978; Kenton, 1981; Palomino y Vázquez, 1991; Palomino y Martínez, 1994). La distribución del citotipo se establece por aislamiento geográfico y selección natural (Kenton, 1981; Kenton et al., 1988) y por ello el término citotipo se equipara con el de razas citogeográficas. También hay evidencia de citotipos poliploides informados por Jones et al. (1981), Araki (1985), Kumar y Gohil (1990), Piovano y Bernardello (1991). A veces, los citotipos pueden transmitirse a través de la reproducción sexual, aunque generalmente se mantienen mediante reproducción asexual formando un grupo de plantas con el mismo citotipo (Haga y Noda, 1976; Araki, 1985; Araki et al., 1976).

Se puede suponer que citotipos aberrantes confieren ventajas a los individuos que los portan en la colonización de nuevos hábitats y su reconocimiento se considera una evidencia de que los reordenamientos cromosómicos han jugado un papel importante en la evolución de especies y poblaciones. Si bien la diferenciación citológica y genética de poblaciones alopátricas puede asociarse con cambios fenotípicos (Kenton, 1984), el caso contrario, es decir, presencia de citotipos sin cambios fenotípicos también ha sido registrado (Martínez et al., 2000).

Finalmente, la identificación de ADN extra cromosómico circular (ADNecc) es otra muestra de la plasticidad exhibida por los genomas eucariontes. La generación de ADN circulares es una característica poco conocida de variación estructural genómica y registrada primeramente en timocitos de ratón, en levaduras y en seres humanos; recientemente ha sido registrada en plantas con genomas pequeños y grandes tales como *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) y *Brachycome dichromosomatica* (Asteraceae), respectivamente (Yamagishi et al., 1983; Kinoshita et al., 1985; Cohen et al., 2008). El ADNecc es de tamaño heterogéneo y contiene secuencias derivadas de ADN cromosómico repetido, particularmente secuencias 5S ADNr y de ADN telomérico (Cohen et al., 2008). El mecanismo de formación de tales multímeros circulares puede involucrar un bucle a través de recombinación homóloga intracromosómica. Aunque la implicación de ADNecc en la plasticidad del genoma y en los procesos biológicos y evolutivos es motivo de discusión, se ha especulado su participación en la evolución de cromosomas B y en la movilidad de ET y del ADNr (Kinoshita et al., 1985; Cohen et al., 2008; Mourier, 2016; Tapia-Pastrana et al., 2020). Ya que diferentes clases de elementos transponibles se mueven a través de mecanismos de copiado y pegado o cortar y pegar, se ha propuesto que las estructuras circulares de ADN podrían potenciar el movimiento de elementos transponibles que pueden recombinarse con el genoma y formar nuevos loci génicos con impacto funcional en el contexto genómico (Mourier, 2016).

Referencias

- Adams, K. L., y Wendel, J. F. **2005**. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 135-141.
- Amborella Genome Project. **2013**. The Amborella genome and the evolution of flowering plants. *Science* 342:1241089.

- Araki, H. **1975**. Cytogenetics of *Scilla scilloides* complex V. The relationship between two adjacent natural populations. *The Nucleus* 18: 1-6.
- Araki, H. **1985**. The distribution of diploids and polyploids of the *Scilla scilloides* complex in Korea. *Genetica* 66: 3-10.
- Araki, H., Hidaka, S. y Takahashi, S. **1976**. Cytogenetics of the *Scilla scilloides* complex VI. The structures of natural populations. *The Botanical Magazine, Tokyo* 89: 83-91.
- Arrighi, J-F., Cartieaux, F., Chaintreuil, C., Brown, S., Boursot, M. y Giraud, E. **2013**. Genotype delimitation in the nod-independent model legume *Aeschynomene evenia*. *PLoS ONE* 8 (5): e63836.
- Averbeck, K. T. y Eickbush, T. H. **2005**. Monitoring the mode and tempo of concerted evolution in the *Drosophila melanogaster* rDNA locus. *Genetics* 171: 1837-1846.
- Badaeva, E. D., Amosova, A.V., Muravenko, O. V., Samatadze, T. E., Chikida, N. N., et al. **2002**. Genome differentiation in *Aegilops*. 3. Evolution of the D-genome cluster. *Plant Systematics and Evolution* 231: 163-190.
- Badaeva, E. D., Dedkova, O. S., Gay, G., Pukhalskiy, V. A., Zelenin, A. V., et al. **2007**. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution. *Genome* 50:907-926.
- Bai, C., Alverson, W. S., Follansbee, A. y Waller, D. M. **2012**. New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. *Annals of Botany* 110:1623-1629.
- Bassi, P. **1990**. Quantitative variations of nuclear DNA during plant development. A critical approach. *Biological Reviews* 65: 185-225.
- Belyayev, A., Raskina, O., Nevo, E. **2001**. Chromosomal distribution of reverse transcriptase-containing retroelements in two Triticeae species. *Chromosome Research* 9: 129-136.
- Belyayev, A. y Raskina, O. **1998**. Heterochromatin discrimination in *Aegilops speltoides* by simultaneous genomic in situ hybridization. *Chromosome Research* 6: 559-565.
- Bennett, M. D. **1972**. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proceedings of the Royal Society of London B* 181: 109-135.
- Bennett, M. D. **1973**. Nuclear characters in plants. In: *Basic mechanisms in plant morphogenesis*. Brookhaven Symposium in Biology 25: 344-366.
- Bennett, M. D. **1976**. DNA amount, latitude, and crop plant distribution. *Environmental and Experimental Botany* 16: 93-108.
- Bennett, M. D. **1985**. Intraspecific variation in DNA amount and the nucleotypic dimension in plant genetics. In: Freeling M. (ed.) *Plant genetics (UCLA symposia on molecular and cellular biology)*. New York: Alan R Liss Inc., 283-302.
- Bennett, M. D. y Leitch, I. J. **1995**. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Annals of Botany* 76: 113-176.
- Bennett, M. D. y Leitch, I. J. **1997**. Nuclear DNA amounts in angiosperms-583 new estimates. *Annals of Botany* 80: 169-196.
- Bennett, M. D. y Smith, J. B. **1976**. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 274: 227-274.
- Bennett, M. D., Smith, J. B. y Heslop-Harrison, J. S. **1982a**. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B* 216: 179-199.

- Bennett, M. D., Smith, J. B., Ward, J. P. y Finch, R. A. **1982b**. The relationship between chromosome volume and DNA content in unsquashed metaphase cells of barley, *Hordeum vulgare* cv. Tullen 346. *Journal of Cell Science* 56: 101-111.
- Bennett, M. D. y Smith, J. B. **1991**. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 334: 309-345.
- Bennetzen, J. L. **2005**. Transposable elements, gene creation and genome rearrangement in flowering plants. *Current Opinion in Genetics and Development* 15:621-627.
- Bennetzen, J. L., Ma, J. y Devos, K. M. **2005**. Mechanisms of recent genome size variation in flowering plants. *Annals of Botany* 95: 127-132.
- Bertioli, D. J., Moretzsohn, M. C., Madsen, L. H., Sandal, N., Leal-Bertioli, S. C., Guimaraes, P. M., Hougaard, B. K., et al. **2009**. An analysis of synteny of *Arachis* with *Lotus* and *Medicago* sheds new light on the structure, stability and evolution of legume genomes. *BMC Genomics* 10:45.
- Bharathan, G. **1996**. Reproductive development and nuclear DNA content in angiosperms. *American Journal of Botany* 83: 440-451.
- Birchler, J. A. **2013**. Aneuploidy in plants and flies: The origin of studies of genomic imbalance. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 24: 315-319.
- Blakeslee, A. F., Belling, J., Farnham, M. E. **1920**. Chromosomal duplication and Mendelian phenomena in *Datura* mutants. *Science* 52:388-390.
- Blakeslee, A. F. **1934**. New Jimson weeds from old chromosomes. *Journal of Heredity* 24: 80-108.
- Boldog, F. L., Waggoner, B., Glover, T. W., Chumakov, I., Le Paslier, D. et al. **1994**. Integrated YAC contig containing the 3p14. 2 hereditary renal carcinoma 3; 8 translocation breakpoint and the fragile site FRA3B. *Genes Chromosomes Cancer* 11: 216-221.
- Bradham, P. E. **1970**. Chromosome behaviour in the Aloineae III. Correlations between spontaneous chromatid and sub-chromatid aberrations. *Chromosoma* 31: 1-17.
- Brandham, P. E. y Johnson, M. A. T. **1977**. Population cytology of structural and numerical chromosome variants in the Aloineae (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 128: 105-122.
- Brighton, C. A. **1976**. Cytological problems in the genus *Crocus* (Iridaceae): I. *Crocus vernus* aggregate. *Kew Bulletin* 31: 33-46.
- Brighton, C. A. **1977a**. Cytological problems in the genus *Crocus* (Iridaceae): II. *Crocus cancellatus* aggregate. *Kew Bulletin* 32: 33-45.
- Brighton, C. A. **1977b**. Cytology of *Crocus sativus* and its allies (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 128: 137-157.
- Brighton, C. A. **1978**. Telocentric chromosomes in Corsican *Crocus* L. (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 129: 299-314.
- Brochmann, C. y Elven, R. **1992**. Ecological and genetic consequences of polyploidy in arctic *Draba* (Brassicaceae). *Evolutionary Trends in Plants* 6: 111-124.
- Bureš, P., Pavlíček, T., Horová, L. y Nevo, E. **2004**. Microgeographic genome size differentiation of the carob tree, *Ceratonia siliqua*, at “Evolution Canyon”, Israel. *Annals of Botany*. 93: 529-535.
- Cannon, S. B., McKain, M. R., Harkess, A., Nelson, M. N., Dash, S., et al. **2014**. Multiple polyploidy events in the early radiation of nodulating and nonnodulating legumes. *Molecular Biology and Evolution* 32(1):193-210.

- Cannon, S. B., Sterck, L., Rombauts, S., Sato, S., Cheung, F., Gouzy, J., Wang, X., Mudge, J., Vasdewani, J., Schiex, T., et al. **2006**. Legume genome evolution viewed through the *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus* genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 14959-14964.
- Cavalier-Smith, T. **1985**. *The evolution of genome size*. Chichester: John Wiley and Sons.
- Cavallini, A. y Natali, L. **1991**. Intraspecific variation of nuclear DNA content in plant species. *Caryologia* 44: 93-107.
- Ceccarelli, M., Minelli, S., Falcinelli, M. y Cionini, P. G. **1993**. Genome size and plant development in hexaploid *Festuca arundinacea*. *Heredity* 71: 555-560.
- Ceccarelli, M., Minelli, S., Maggini, F. y Cionini, P. G. **1995**. Genome size variation in *Vicia faba*. *Heredity* 74: 180-187.
- Chaintreuil, C., Gully, D., Hervouet, C., Tittabutr, P., Randriambanona, H., Brown, S. C., Lewis, G. P., Bourge, M., Cartieaux, F., Boursot, M., Ramanankierana, H., D'Hont, A., Teaumroong, N., Giraud, E., y Arrighi, J. F. **2016**. The evolutionary dynamics of ancient and recent polyploidy in the African semiaquatic species of the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 211(3): 1077-1091.
- Cohen, S., Houben, A. y Segal, D. **2008**. Extrachromosomal circular DNA derived from tandemly repeated genomic sequences in plants. *The Plant Journal* 53: 1027-1034.
- Cook, L. M., Soltis, P. S., Brunsfeld, S. J. y Soltis, D. E. **1998**. Multiple independent formations of *Tragopogon* tetraploids (Asteraceae): evidence from RAPD markers. *Molecular Ecology* 7: 1293-1302.
- Cox, A. V., Abdelnour, G. J., Bennett, M. D y Leitch, I. J. **1998**. Genome size and karyotype evolution in the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 681-687.
- Christopher, J. y Jacob, B. **1990**. Cytology of a new hexaploid cytotype of *Coix lacryma-Jobi* Linn. *Cytologia* 55: 57-60.
- Cui, L., Wall, P. K., Leebens-Mack, J. H., Lindsay, B. G., Soltis, D. E., Doyle, J. J., Soltis, P. S., Carlson, J. E., Arumuganathan, K., Barakat, A., et al. **2006**. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research* 16: 738-749.
- Datta, P. C. y De, B. **1990**. Karyology of some Indian Annonaceae. *Cytologia* 55: 187-196.
- Dhir, N. K. y Miksche, J. P. **1974**. Intraspecific variation of nuclear DNA content in *Pinus resinosa*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 16: 77-83.
- Doolittle, W. F. y Sapienza, C. **1980**. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284: 601-603.
- Dubkovsky, J. y Dvorak, J. **1995**. Ribosomal RNA multigene loci: Nomads of the Triticeae genomes. *Genetics* 140: 1367-1377.
- Duhl, D. M., Vrieling, H., Miller, K. A, Wolff, G. L. y Barsh, G. S. **1994**. Neomorphic agouti mutations in obese yellow mice. *Nature Genetics* 8:59-65.
- Eickbush, D. G. y Eickbush, T. H. **2003**. Transcription of endogenous and exogenous R2 elements in the rRNA gene locus of *Drosophila melanogaster*. *Molecular and Cellular Biology* 23: 3825-3836.
- Elder, J. F. y Turner, B. J. **1995**. Concerted evolution of repetitive DNA sequences in eukaryotes. *The Quarterly Review of Biology* 70: 297-320.
- El-Lakany, M. H. y Sziklai, O. **1971**. Intraspecific variation in nuclear characteristics of Douglas-fir. *Advancing Frontiers of Plant Sciences* 28: 363-378.

- Friebe, B. y Gill, B. S. **1996**. Chromosome banding and genome analysis in diploid and cultivated polyploid wheats. In Jauhar, P. P. (ed): *Methods of Genome Analysis in Plants*, pp 39-60 (CRC Press, New York).
- Feldman, M. y Levy, A. A. **2005**. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenetics and Genome Research* 109: 250-258.
- Fontdevila, A. **1992**. Genetic instability and rapid speciation: Are they coupled? *Genetica* 86: 247-258.
- Fontdevila, A. **2005**. Hybrid genome evolution by transposition. *Cytogenetics and Genome Research*. 110: 49-55.
- Freeling, M. y Thomas, B. C. **2006**. Gene-balanced duplications, like tetraploidy, provide predictable drive to increase morphological complexity. *Genome Research* 16:805-814.
- Gaeta, R. T. y Pires, J. C. **2010**. Homoeologous recombination in allopolyploids: the polyploid ratchet. *New Phytologist* 186: 18-28.
- Gale, M. D. y Devos, K. M. **1998**. Plant comparative genetics after 10 years. *Science* 282: 656-658.
- Goldblatt, P. y Takei, M. **1997**. Chromosome cytology of Iridaceae: patterns of variation, determination of base number, and modes of karyotype change. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 285-304.
- Gómez-Acevedo, S. L. y Tapia-Pastrana, F. **2003**. Estudio genecológico en *Prosopis laevigata*, *Acacia farnesiana* y *Acacia schaffneri* (Leguminosae). *Darwiniana* 41: 47-54.
- González, G. E., Realini, M. F., Fourastié, M. F. and Poggio, L. **2022**. Causes and consequences of DNA content variation in *Zea*. *BAG. Journal of Basic and Applied Genetics* 33: 1-7.
- Gorelick, R. **2009**. Evolution of cacti is largely driven by genetic drift, not selection. *Bradleya* 27: 41-52.
- Gorelick, R. y Olson, K. **2011**. Is lack of cycad (Cycadales) diversity due to lack of polyploidy? *Botanical Journal of the Linnean Society* 165: 156-167.
- Grant, V. **1981**. *Plant Speciation*, 2nd ed. (Columbia University Press, New York).
- Gregory, T. R. **2005**. The C-value enigma in plants and animals: A review of parallels and an appeal for partnership. *Annals of Botany* 95: 133-146.
- Greilhuber, J. **1988a**. 'Self-tanning'-a new and important source of stoichiometric error in cytophotometric determination of nuclear DNA content in plants. *Plant Systematics and Evolution* 158: 87-96.
- Greilhuber, J., Borsch, T., Müller, K., Worberg, A., Porembski, S., Barthlott, W. **2006**. Smallest angiosperm genomes found in Lentibulariaceae with chromosomes of bacterial size. *Plant Biology* 8: 770-777.
- Grime, J. P. **1990**. Ecological effects of climate change on plant populations and vegetative composition with particular reference to the British flora. In: Jackson, M., Ford, B. V., Parry, M. L, (eds.) *Climatic change and plant genetic resources*. London. Belhaven Press, 40-60.
- Grime, J. P. y Mowforth, M. A. **1982**. Variation in genome size, an ecological interpretation. *Nature* 299: 151-153.
- Haga, T. y Noda, S. **1976**. Cytogenetics of the *Scilla scilloides* complex. I. Karyotype, genome and population. *Genetica* 46: 161-176.

- Hall, K. J. y Parker, J. S. **1995**. Stable chromosome fission associated with rDNA mobility. *Chromosome Research* 3: 417-422.
- Harpke, D., Carta, A., Tomović, G., Randelović, V., Randelović, N., Blattner, F. R. y Peruzzi, L. **2015**. Phylogeny, karyotype evolution and taxonomy of *Crocus* series *Verni* (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 30: 309-325.
- Harpke, D., Meng, S., Kerndorff, H., Rutten, T. y Blattner, F. R. **2013**. Phylogeny of *Crocus* (Iridaceae) based on one chloroplast and two nuclear loci: ancient hybridization and chromosome number evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 617-627.
- Hawkins, J. S., Kim, H-R., Nason, J. D., Wing, R. A. y Wendel, J. F. **2006**. Differential lineage-specific amplification of transposable elements is responsible for genome size variation in *Gossypium*. *Genome Research* 16: 1252-1261.
- Henry, I. M., Dilkes, B. P., Young, K., Watson, B., Wu, H., et al., **2005**. Aneuploidy and genetic variation in the *Arabidopsis thaliana* triploid response. *Genetics* 170: 1979-1988.
- Heslop-Harrison, J. S. **2000**. RNA, genes, genomes and chromosomes: repetitive DNA sequences in plants. In Olmo, E., Redi, C. A. (eds.): *Chromosomes Today*, vol. 13, pp 45-56 (Birkhäuser, Basel).
- Huang, J., Ma, L., Yang, F., Fei, S-z., y Li, L. **2008**. 45S rDNA Regions are chromosome fragile sites expressed as gaps in vitro on metaphase chromosomes of root-tip meristematic cells in *Lolium* spp. *PLoS ONE* 3(5): e2167.
- Imai, H. T. y Taylor, R. W. **1989**. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centromeric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula) n=1*. *Chromosoma* 98: 456-460.
- Jarret, R. L., Ozias-Atkins, P., Phatak, S., Nadimpalli, R., Duncan, R. y Hilliard, S. **1995**. DNA contents in *Paspalum* spp. determined by flow cytometry. *Genetic Resources and Crop Evolution* 42: 237-242.
- Jasienski, M. y Bazzaz, F. A. **1995**. Genome size and high CO₂. *Nature* 376: 559-560.
- Jiang, N., Bao, Z., Zhang, X., Eddy, S. R. y Wessler, S. R. **2004**. Pack-MULE transposable elements mediate gene evolution in plants. *Nature* 431: 569-573.
- Jiao, Y., Leebens-Mack, J., Ayyampalayam, S., Bowers, J. E., McKain, M. R., McNeal, J., Rolf, M., Ruzicka, D. R., Wafula, E., Wickett, N. J., et al. **2012**. A genome triplication associated with early diversification of the core eudicots. *Genome Biology* 13: R3.
- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S., et al. **2011**. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473: 97-100.
- Jones, K. **1978**. Aspects of chromosome evolution in higher plants. *Advances in Botanical Research* 6: 119-194.
- Jones, K. **1998**. Robertsonian fusion and centric fission in karyotype evolution of higher plants. *Botanical Review* 64: 273-289.
- Jones, R. N. y Brown, L. M. **1976**. Chromosome evolution and DNA variation in *Crepis*. *Heredity* 36: 91-104.
- Jones, N. y Houben, A. **2003**. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? *Trends in Plant Science* 8: 417-423.

- Jones, K., Kenton, A. y Hunt, D. R. **1981**. Contribution to the cytotaxonomy of the Commelinaceae. Chromosome evolution in *Tradescantia* section Cymbispatha. Botanical Journal of the Linnean Society 83: 157-188.
- Johnston, S. J., Jensen, A., Czeschin, D. G. y Price, H. J. **1996**. Environmentally induced nuclear 2C DNA content instability in *Helianthus annuus* (Asteraceae). American Journal of Botany 83: 1113-1120.
- Kalendar, R., Tanskanen, J., Immonen, S., Nevo, E. y Schulman, A. H. **2000**. Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by *BARE-1* retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 6603-6607.
- Karasawa, K. **1980**. Karyomorphological studies in *Phragmipedium*, Orchidaceae. Bulletin of the Hiroshima Botanical Garden 3: 1-49.
- Karasawa, K. y Tanaka, R. **1980**. C-banding study on centric fission in the chromosomes of *Paphiopedilum*. Cytologia 45: 97-102.
- Kellis, M. B., Birren, W. y Lander, E. S. **2004**. Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Nature 428: 617-624.
- Kenton, A. **1981**. Chromosome evolution in the *Gibasis linearis* Alliance (Commelinaceae). I. The Robertsonian differentiation of *G. venustula* and *G. speciosa*. Chromosoma 84: 291-304.
- Kenton, A. **1984**. Chromosome evolution in the *Gibasis linearis* group (Commelinaceae) III. DNA variation, chromosome evolution, and speciation in *G. venustula* and *G. heterophylla*. Chromosoma 90: 303-310.
- Kenton, A., Langton, D. and Coleman, J. **1988**. Genomic instability in a clonal species, *Tradescantia commelinoides* (Commelinaceae). Genome 30: 734-744.
- Khandelwal, S. **1990**. Chromosome evolution in the genus *Ophioglossum* L. Botanical Journal of the Linnean Society 102: 205-217.
- King, M. **1993**. Species evolution: the role of chromosome change (Cambridge University Press, Cambridge, MA.).
- Kinoshita, Y., Ohnishi, N., Yamada, Y., Kunisada, T. y Yamagishi, H. **1985**. Extrachromosomal circular DNA from nuclear fraction of higher plants. Plant and Cell Physiology 26: 1401-1409.
- Koenen, E. J. M., Ojeda, D. I., Bakker, F. T., Wieringa, J. J., Kidner, C., Hardy, O. J., Pennington, R. T., Herendeen, P. S., Bruneau, A. and Hughes, C. E. **2021**. The origin of the legumes is a complex paleopolyploid phylogenomic tangle closely associated with the cretaceous–paleogene (K–Pg) mass extinction event. Systematic Biology 70: 508-526.
- Kolnicki, R. L. **2000**. Kinetochore reproduction in animal evolution: cell biological explanation of karyotypic fission theory. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 9493-9497.
- Kumar, K. K. y Gohil, R. N. **1990**. Cytological studies on some Kashmir grasses. VI. Cytomorphological polymorphism in *Alopecurus aequalis* Sobol. Cytologia 55: 217-223.
- Lai, J., Li, Y., Messing, J. y Dooner, H. K. **2005**. Gene movement by *Helitron* transposons contributes to the haplotype variability of maize. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102: 9068-9073.

- Lai, Z., Nakazato, T., Salmaso, M., Burke, J. M., Tang, S., et al. **2005**. Extensive chromosomal repatterning and the evolution of sterility barriers in hybrid sunflower species. *Genetics* 171: 291-303.
- Laird, C., Jaffe, E., Karpen, G., Lamb, M. y Nelson, R. **1987**. Fragile sites in human chromosomes as regions of late-replicating DNA. *Trends in Genetics* 3: 274-281.
- Laurie, D. A. y Bennett, M. D. **1985**. Nuclear DNA content in the genera *Zea* and *Sorghum*. Intergeneric, interspecific and intraspecific variation. *Heredity* 55: 307-313.
- Leitch, I. J. y Bennett, M. D. **2007**. Genome size and its uses: the impact of flow cytometry. In: Doležel, J., Greilhuber, J., Suda, J. (eds.). *Flow cytometry with plant cells*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co., 153-176.
- Leitch, A. R. y Leitch, I. J. **2012**. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants. *New Phytologist* 194: 629-646.
- Levin, D. A. **1983**. Polyploidy and novelty in flowering plants. *The American Naturalist* 122: 1-25.
- Levin, D. A. **2000**. *The origin, expansion, and demise of plant species*. New York: Oxford University Press.
- Levin, D. A. **2002**. *The role of chromosomal change in plant evolution* (Oxford University Press, Oxford).
- Levy, A. A. y Feldman, M. **2004**. Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 607-613.
- Lewis, H., y Raven, P. H. **1958**. Rapid evolution in *Clarkia*. *Evolution* 12: 319-336.
- Lewis H. **1966**. Speciation in flowering plants. *Science* 152: 167-172.
- Li, Q. G., Zhang, L., Li, C., Dunwell, J. M. y Zhang, Y. M. **2013**. Comparative genomics suggests that an ancestral polyploidy event leads to enhanced root nodule symbiosis in the Papilionoideae. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2602-2611.
- Lippman, Z., Gendrel, A-V., Black, M., Vaughn, M. W., Dedhia, N., et al. **2004**. Role of transposable elements in heterochromatin and epigenetic control. *Nature* 430: 471-476.
- Liu, B. y Wendel, J. F. **2003**. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 365-379.
- Loidl, J. **1979**. C-band proximity of chiasmata and absence of terminalisation in *Allium flavum* (Liliaceae). *Chromosoma* 73: 45-51.
- Maestra, B. y Naranjo, T. **1999**. Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* and *T. aestivum*. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 744-750.
- Maestra, B. y Naranjo, T. **2000**. Genome evolution in Triticeae. In Olmo, E. y Redi, C. A. (eds.): *Chromosomes Today*, vol 13, pp 155-167 (Birkhäuser, Basel).
- Marchant, C. J. **1968**. Chromosome patterns and nuclear phenomena in the cycad families Stangeriaceae and Zamiaceae. *Chromosoma* 24: 100-134.
- Martínez, J., Méndez, I. y Palomino, G. **2000**. Cytological and genical differentiation between cytotypes of *Echeandia nana* (Anthericaceae). *Caryologia* 53: 147-158.
- Matzke, M. A. y Matzke, A. J. M. **1998**. Polyploidy and transposons. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 241.
- McClintock, B. **1929**. A cytological and genetical study of triploid maize. *Genetics* 14: 180-222.

- McClintock, B. **1941**. The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. *Genetics* 26: 234-282.
- McClintock, B. **1946**. Maize genetics. *Carnegie Inst Washington Year Book* 45: 176-186.
- Mewes, H. W., Albermann, K., Bähr, M., Frishman, D., et al. **1997**. Overview of the yeast genome. *Nature* 387: 7-65.
- Miksche, J. P. **1971**. Intraspecific variation of DNA per cell between *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. provenances. *Chromosoma* 32: 343-352.
- Miller, M., Duhl, D., Vrieling, H., Cordes, S., Ollmann, M., Winkes, B. y Barsh, G. **1993**. Cloning of the mouse agouti gene predicts a secreted protein ubiquitously expressed in mice carrying the lethal yellow mutation. *Genes & Development* 7:454-467.
- Minelli, S., Moscariello, P., Ceccarelli, M. y Cionini, P. G. **1996**. Nucleotype and phenotype in *Vicia faba*. *Heredity* 76: 524-530.
- Moretti, A. y Sabato, S. **1984**. Karyotype evolution by centromeric fission in *Zamia* (Cycadales). *Plant Systematics and Evolution* 146: 215-233.
- Morgan, W. G., King, I. P., Harper, J. A. y Thomas, H. M. **2000**. The cytogenetic analysis of a Robertsonian rearrangement in *Lolium multiflorum*. *Cytologia* 65: 173-177.
- Mourier, T. **2016**. Potential movement of transposable elements through DNA circularization. *Current Genetics* 62: 697-700.
- Narayan, R. K. J. y Rees, H. **1976**. Nuclear DNA variation in *Lathyrus*. *Chromosoma* 54: 141-154.
- Natali, L., Cavallini, A., Cionini, G., Sassoli, O., Cionini, P. G. y Durante, M. **1993**. Nuclear DNA changes within *Helianthus annuus* L. and their relationships with plant development. *Theoretical and Applied Genetics* 85: 506-512.
- Nicolas, S. D., Le Mignon, G., Eber, F., et al. **2007**. Homeologous recombination plays a major role in chromosome rearrangements that occur during meiosis of *Brassica napus* haploids. *Genetics* 175: 487-503.
- Nishikawa, K., Furuta, Y. y Endo, H. **1979**. Consideration of the chromosome evolution on the basis of nuclear DNA content and total chromosome length in *Lycoris*. *The Japanese Journal of Genetics* 54: 387-396.
- Nussenzweig, A. and Nussenzweig, M. C. **2010**. Origin of chromosomal translocations in lymphoid cancer. *Cell* 141: 27-38.
- Ohno, S. **1972**. So much 'junk' DNA in our genome. In: Smith H. H., (ed.) *Evolution of genetic systems. Brookhaven Symposium in Biology* 23: 366-370.
- Ohno, S. **1984**. Conservation of linkage relationships between genes as the underlying theme of karyological evolution in mammals. *In Chromosomes in Evolution of Eukaryotic Groups* (Vol. 2) (Sharma, A.K., ed.), In pp. 1-11, CRC Press.
- Ohri, D. **1998**. Genome size variation and plant systematics. *Annals of Botany* 82 (Supplement A): 75-83.
- Ohri, D. y Khoshoo, T. N. **1986a**. Genome size in gymnosperms. *Plant Systematics and Evolution* 153: 119-132.
- Ohri, D. y Khoshoo, T. N. **1986b**. Plant DNA contents and systematics. In: Dutta, S. K. (ed.) *DNA systematics. Vol. II Plants*. Florida: CRC Press, 2-19.
- Ohri, D., Fritsch, R. M. y Hanelt, P. **1998**. Evolution of genome size in *Allium* (Alliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 210: 57-86.

- Olson, K. y Gorelick, R. **2011**. Chromosomal fission accounts for small-scale radiations in *Zamia* (Zamiaceae; Cycadales). *Botanical Journal of the Linnean Society* 165: 168-185.
- Orgel, L. E. y Crick, F. H. C. **1980**. Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284: 604-607.
- Osborn, T. C., Pires, J. C., Birchler, J. A., Auger, D. L., Chen, Z. J. et al. **2003**. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends in Genetics* 19: 141-147.
- Palomino, G. y Martínez, J. **1994**. Cytotypes and meiotic behavior in Mexican populations of three species of *Echeandia* (Eliaceae). *Cytologia*, 59: 295-304.
- Palomino, G. y Vázquez, R. **1991**. Cytogenetic studies in Mexican populations of species of *Crotalaria* L. (Leguminosae- Papilionoideae). *Cytologia* 56: 343-351.
- Papp, B., Pal, C. y Hurst, L. D. **2003**. Dosage sensitivity and the evolution of gene families in yeast. *Nature* 424: 194-197.
- Patterson, T. B. y Givnish, T. J. **2004**. Geographic cohesion, chromosomal evolution, parallel adaptive radiations, and consequent floral adaptations in *Calochortus* (Calochortaceae): evidence from a cpDNA phylogeny. *New Phytologist* 161: 253-264.
- Pedrosa, A., Vallejos, C. E., Bachmair, A. y Schweizer, D. **2003**. Integration of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) linkage and chromosomal maps. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 205-212.
- Pellicer, J., Fay, M. F. y Leitch, I. J. **2010**. The largest eukaryotic genome of them all? *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 10-15.
- Penton, E. H. y Crease, T. J. **2004**. Evolution of the transposable element Pokey in the ribosomal DNA of species in the subgenus *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). *Molecular Biology and Evolution* 21: 1727-1739.
- Peruzzi, L., Leitch, I. J. y Caparelli, K. F. **2009**. Chromosome diversity and evolution in Liliaceae. *Annals of Botany* 103:459-475.
- Pfeil, B. E., Schlueter, J. A., Shoemaker, R. C. y Doyle, J. J. **2005**. Placing paleopolyploidy in relation to taxon divergence: a phylogenetic analysis in legumes using 39 gene families. *Systematic Biology* 54: 441-454.
- Piovano, M. A. y Bernardello, L. M. **1991**. Chromosome numbers in Argentinean Acanthaceae. *Systematic Botany* 16: 89-97.
- Price, H. J. **1976**. Evolution of DNA content in higher plants. *Botanical Reviews* 42: 27-52.
- Price, H. J. **1988a**. Nuclear DNA content variation within angiosperm species. *Evolutionary Trends in Plants* 2: 53-60.
- Price, H. J. **1988b**. DNA content variation among higher plants. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 75: 1248-1257.
- Price, H. J. y Bachmann, K. **1975**. DNA content and evolution in the Microseridae. *American Journal of Botany* 62: 262-267.
- Price, H. J., Johnston, J. S. **1996**. Influence of light on DNA content of *Helianthus annuus* L. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 93: 11264-11267.
- Puertas, M. J. **2002**. Nature and evolution of B chromosomes in plants: A non-coding but information-rich part of plant genomes. *Cytogenetics and Genome Research* 96: 198-205.

- Raina, S. N. **1990**. Genome organization and evolution in the genus *Vicia*. In: Kawano, S., (ed.) Biological approaches and evolutionary trends in plants. London: Academic Press, 183-201.
- Raina, S. N. y Rees, H. **1983**. DNA variation between and within chromosome complements of *Vicia* species. *Heredity* 51: 335-346.
- Raskina, O., Belyayev, A. y Nevo, E. **2004a**. Quantum speciation in *Aegilops*: molecular cytogenetic evidence from rDNA clusters variability in natural populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 14818-14823.
- Raskina, O., Belyayev, A. y Nevo, E. **2004b**. Activity of the *En/Spm* -like transposons in meiosis as a base for chromosome repatterning in a small, isolated, peripheral population of *Aegilops speltoides* Tausch. *Chromosome Research* 12: 153-161.
- Raskina, O., Barber, J. C., Nevo, E. y Belyayev, A. **2008**. Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: speciation-related events in plant genomes. *Cytogenetics and Genome Research* 120: 351-357.
- Rayburn, A. L., Auger, J. A., Benzinger, E. A. y Hepburn, A. G. **1989**. Detection of intraspecific DNA content variation in *Zea mays* L. by flow cytometry. *Journal of Experimental Botany* 40: 1179-1183.
- Rayburn, A. L., Price, H. J., Smith, J. D., y Gold, J. R. **1985**. C-band heterochromatin and DNA content in *Zea mays*. *American Journal of Botany*, 72, 1610-1617.
- Rieseberg, L. H. **2001**. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 351-358.
- Robertson, W. R. B. **1916**. Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigidae and Acrididae: V-shaped chromosomes and their significance in Acrididae, Locustidae, and Gryllidae: chromosomes and variation. *Journal of Morphology* 27: 179-331.
- Rodríguez, S., Perera, E., Maestra, B., Díez, M. y Naranjo, T. **2000**. Chromosome structure of *Triticum timopheevi* relative to *T. turgidum*. *Genome* 43: 923-930.
- Rogers, D. A., Rooney, T. P., Hawbaker, T., Radeloff, V. y Waller, D. M. **2009**. Paying the extinction debt in southern Wisconsin forest understories. *Conservation Biology* 23: 1497-1506.
- Rudall, P. J., Owens, S. J. y Kenton, A. Y. **1984** Embryology and breeding systems in *Crocus* (Iridaceae): a study in causes of chromosome variation. *Plant Systematics and Evolution* 148: 119-134.
- Sakya, S. R. y Joshi, K. K. 1990. Karyomorphological studies in some *Primula* species of Nepal Himalaya. *Cytologia* 55: 571-579.
- Salmon, A., Flagel, L., Ying, B., Joshua, A., et al. **2010**. Homoeologous nonreciprocal recombination in polyploid cotton. *New Phytologist* 186: 123-134.
- Schlueter, J. A., Dixon, P., Granger, C., Grant, D., Clark, L., Doyle, J. J., Shoemaker, R. C. **2004**. Mining EST databases to resolve evolutionary events in major crop species. *Genome* 47: 868-876.
- Schneider, I., Kerndorff, H. y Pasche, E. **2013**. Chromosome numbers of Turkish *Crocus* (Liliiflorae, Iridaceae) and their geographical distribution. *Feddes Repertorium* 123: 73-79.
- Schranz, M. E., Mohammadin, S. y Edger, P. P. **2012**. Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD Radiation Lag-Time Model. *Current Opinion in Plant Biology* 15:147-153.

- Schubert, I. **1984**. Mobile nucleolar organizing regions (NORs) in *Allium* (Liliaceae s. lat.) – inferences from the specificity of silver staining. *Plant Systematics and Evolution* 144: 291-305.
- Schubert, I. **2007**. Chromosome evolution. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 109-115.
- Schubert, I. **2001**. Alteration of chromosome numbers by generation of minichromosomes – is there a lower limit of chromosome size for stable segregation? *Cytogenetics and Cell Genetics* 93: 175-181.
- Schubert I. y Lysak M. A. **2011**. Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints. *Trends in Genetics* 27: 207-216.
- Schubert I, Ohle H, Hanelt P. **1983**. Phylogenetic conclusions from Giemsa banding and NOR staining in Top Onions (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 143: 245-256.
- Schubert, I. y Rieger, R. **1985**. A new mechanism for altering chromosome number during karyotype evolution. *Theoretical and Applied Genetics* 70: 213-221.
- Schubert, I. y Rieger, R. **1990**. Alteration by centric fission of the diploid chromosome number in *Vicia faba* L. *Genetica* 81: 67- 69.
- Schubert, I. y Wobus, U. **1985**. In situ hybridization confirms jumping nucleolus organizing regions in *Allium*. *Chromosoma* 92: 143-148.
- Schwartz, M., Zlotorynski, E. y Kerem, B. **2006**. The molecular basis of common and rare fragile sites. *Cancer Letters* 232: 13-26.
- Segraves, K. A., Thompson, J. N., Soltis, P. S. y Soltis, D. E. **1999**. Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossulariifolia*. *Molecular Ecology* 8, 253-262.
- Sen, S. **1975**. Cytotaxonomy of Liliales. *Feddes Repertorium* 86: 255-305.
- Seoighe, C. **2003**. Turning the clock back on ancient genome duplication. *Current Opinion in Genetics & Development* 13: 636-643.
- Shishido, R., Sano, Y. y Fukui, K. **2000**. Ribosomal DNAs: an exception to the conservation of gene order in rice genomes. *Molecular and General Genetics* 263: 586-591.
- Siroky, J., Zluvova, J., Riha, K., Shippen, D. E. y Vyskot, B. **2003**. Rearrangements of ribosomal DNA clusters in late generation telomerase-deficient *Arabidopsis*. *Chromosoma* 112: 116-123.
- Sharma, S. y Raina, S. N. **2005**. Organization and evolution of highly repeated satellite DNA sequences in plant chromosomes. *Cytogenetics and Genome Research* 109: 15-26.
- Singh, K., Multani, D. S. y Khush, G. S. **1996**. Secondary trisomics and telotrisomics of rice: origin, characterization, and use in determining the orientation of chromosome map. *Genetics* 143: 517-529.
- Šmarda, P. y Bureš, P. **2006**. Intraspecific DNA content variability in *Festuca pallens* on different geographical scales and ploidy levels. *Annals of Botany* 98: 665-678.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., Depamphilis, C. W., Wall, P. K. y Soltis, P. S. **2009**. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96:336-348.
- Soltis, P. S., Liu, X., Marchant, C. V., Visger, C. J. y Soltis, D. E. **2014**. Polyploidy and novelty: Gottlieb's legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130351.

- Soltis, P. S., Marchant, D. B., Van de Peer, Y. y Soltis, D. E. **2015**. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Genetics & Development* 35: 119-125.
- Soltis, P. S. Plunkett, G. M., Novak, S. J. y Soltis, D. E. **1995**. Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus* (Compositae). *American Journal of Botany* 82: 1329-1341.
- Soltis, D. E. Soltis, P. S. **1993**. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12: 243-273.
- Soltis, D. E. y Soltis, P. S. **1999**. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 348-352.
- Soltis, D. E. y Soltis, P. S. **1995**. The dynamic nature of polyploid genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.* 92: 8089-8091.
- Sparrow, A. H., Price, H. J. y Underbrink, A. G. **1972**. A survey of DNA content per cell and per chromosome of prokaryotic and eukaryotic organisms: some evolutionary considerations. *Brookhaven Symposia in Biology* 23: 451-494.
- Sprent, J. **2009**. Legume nodulation: a global perspective. Oxford: WileyBlackwell
- Spirito, F. **2001**. The role of chromosomal change in speciation, in: Howard, D. J., Berlocher, S. H. (eds.): *Endless Forms*, pp 320-329 (Oxford University Press, New York).
- Stebbins, G. L. **1971**. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold.
- Stephens, S. G. **1951**. Possible significance of duplication in evolution. *Advances in Genetics*. 4: 247-265.
- Strid, A. **1968**. Stable telocentric chromosomes formed by spontaneous misdivision in *Nigella doerfleri* (Ranunculaceae). *Botaniska Notiser* 121: 153-164.
- Swift, H. **1950**. The constancy of desoxyribose nucleic acid in plant nuclei. *Genetics* 36: 643-654.
- Tapia-Pastrana, F., Gómez-Acevedo, S. and Mercado-Ruaro, P. **2018**. "Differences in karyotypes found between two populations of *Crotalaria incana* from Mexico". *Cytologia* 83: 431-435.
- Tapia-Pastrana, F., Gómez-Acevedo, S., Mercado-Ruaro, P. and Linares, J. **2009**. Nuevos reportes de números cromosómicos en *Karwinskia* (Rhamnaceae). *Darwiniana* 47: 267-270.
- Tapia, P. F., Mercado-Ruaro, P. y Monroy Ata, A. **1999**. Cambios en la longitud cromosómica total en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Implicaciones genecológicas y evolutivas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica* 70: 13-28.
- Tapia-Pastrana, F. y Uribe-Hernández, A. **2019**. A predominance of subtelocentric chromosomes characterizes the karyotype of *Calliandra grandiflora* (Fabaceae, Mimosoideae, Ingeae) and its karyosystematic considerations. *Cytologia* 84: 367-371.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, F. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14: 157-182.
- Templeton, A. R. **1981**. Mechanisms of speciation – a population genetic approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 23-48.
- Teoh, S. B. y Rees, H. **1976**. Nuclear DNA amounts in populations of *Picea* and *Pinus* species. *Heredity* 36: 123-127.

- Thomas, C. A. **1971**. The genetic organization of chromosomes. *Annual Review of Genetics* 5: 237-256.
- Thompson, K. **1990**. Genome size, seed and germination temperature in herbaceous angiosperms. *Evolutionary Trends in Plants* 4: 113-116.
- Tito, C. M., Poggio, L. y Naranjo, C. A. **1991**. Cytogenetic studies in the genus *Zea* 3. DNA content and heterochromatin in species and hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* 83: 58-64.
- Todd, N. B. **1970**. Karyotypic fissioning and canid phylogeny. *Journal of Theoretical Biology* 26: 445-480.
- Torres, E. M., Williams, B. R. y Amon, A. **2008**. Aneuploidy: cells losing their balance. *Genetics* 179: 737-746.
- Tsujimoto, H., Yamada, T. y Sasakuma, T. **1997**. Molecular structure of a wheat chromosome end healed after gametocidal gene-induced breakage. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 3140-3144.
- Tsujimoto, H., Usami, N., Hasegawa, K., Yamada T., et al. **1999**. De novo synthesis of telomere sequences at the healed breakpoints of wheat deletion chromosomes. *Molecular & General Genetics* 262: 851-856.
- Van de Peer, Y. **2011**. A mystery unveiled. *Genome Biology* 12:113.
- Vijayavalli, B. y Mathew, P. M. **1990**. Karyomorphology of four morphotypes of *Gloriosa superba* L. from South India. *Cytologia* 55: 531-533.
- Veitia, R. A. **2002**. Exploring the etiology of haploinsufficiency. *Bio-Essays* 24: 175-184.
- Vovides A. P. y Olivares, M. **1996**. Karyotype polymorphism in the cycad *Zamia loddigesii* (Zamiaceae) of the Yucatan peninsula, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 120: 77-83.
- Wakamiya, I., Newton, R. J., Johnston J. S. y Price, H. J. **1993**. Genome size and environmental factors in the genus *Pinus*. *American Journal of Botany* 80: 1235-1241.
- Wakamiya, I., Price, H. J., Messina, M. G. y Newton, R. J. **1996**. Pine genome size diversity and water relations. *Physiologia Plantarum* 96: 13-20.
- Wendel, J. F. **2000**. Genome size evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology* 42: 225-249.
- Wendel, J. F. **2015**. The wondrous cycles of polyploidy in plants. *American Journal of Botany* 102: 1-4.
- White, M. J. D. **1978**. *Modes of Speciation* (WH Freeman and Co, San Francisco).
- Wiegmann, S. M. y Waller, D. M. **2006**. Biotic homogenization in forest understories: identity and traits of historical 'winners' and 'losers'. *Biological Conservation* 129: 109-123.
- Wiley, J. E., Little, M. L., Romano, M. A., Blount, D. A. y Cline, G. R. **1989**. Polymorphism in the location of the 18S and 28S rRNA genes on the chromosomes of the diploid-tetraploid treefrogs *Hyla chrysoscelis* and *H. versicolor*. *Chromosoma* 97: 481-487.
- Wolf, P. G., Soltis, D. E. y Soltis, P. S. **1990**. Chloroplast-DNA and allozymic variation in diploid and autotetraploid *Heuchera grossulariifolia* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany* 77: 232-244.
- Wolfe, K. H. y Shields, D. C. **1997**. Molecular evidence for an ancient duplication of the entire yeast genome. *Nature* 387: 708-713.

- Xiong, Z., Gaeta, R. T. y Pires, J. C. **2011**. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 7908-7913.
- Yamagishi, H., Tsudzt, T., Fujimoto, S., Toda, M., Kato, K., Maekawa, Y., Umeno, M. y Anai, M. **1983**. Purification of small polydisperse circular DNA of eukaryotic cells by use of ATP-dependent deoxyribonuclease. *Gene* 26: 317-321.
- Young, N. D. y Bharti, A. K. **2012**. Genome-enabled insights into legume Biology. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2012. 63:283-305.
- Zhang, D. y Sang, T. **1999**. Physical mapping of ribosomal RNA genes in peonies (*Paeonia*, Paeoniaceae) by fluorescent in situ hybridization: implications for phylogeny and concerted evolution. *American Journal of Botany* 86: 735-740.
- Zhang, H., Bian, Y., Gou, X., Zhu, B., Xu, C., Qi, B. **2013**. Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110: 3447-3452.

Capítulo 3. Estado actual de los estudios citogenéticos en el clado Dalbergioide s. l. (Leguminosae-Papilionoideae)

El estudio de los números cromosómicos dentro de la familia Leguminosae inician un desarrollo formal con el trabajo clásico de Senn (1938) quien incluyó 436 especies en 74 géneros conocidos citogenéticamente hasta ese entonces. Los grupos cariológicamente mejor estudiados fueron de clima templado y de distribución nortea, ya que en este sentido las tribus tropicales y sureñas eran completamente desconocidas. Posteriormente, los estudios de Atchison (1949, 1951), Turner y Fearing (1959), Mangenot y Mangenot (1958, 1962) y Bandel (1974) contribuyeron a incrementar considerablemente la información citogenética, particularmente en géneros Neotropicales.

Luego, Goldblatt (1981) revisa la información citológica disponible para Leguminosae e incorpora un amplio número de conteos nuevos obtenidos a partir de las compilaciones de Darlington y Wylie (1955), Fedorov (1969) y las ya clásicas publicaciones anuales del “Index to Plant Chromosome Numbers” que incluyen listados de Moore (1977) y Löve (1975-1980, citados en Goldblatt, 1981), además de añadir los resultados de sus propios recuentos. Propone que el uso de esta información en consideraciones filogenéticas, requiere primero, deducir el número cromosómico básico original de subfamilias, tribus y géneros.

Para presentar números básicos en las tribus, Goldblatt (1981) estima que el incremento en el número cromosómico resulta casi siempre de duplicación poliploide en el número base, en tanto que la disminución de dicho número se acompaña de aneuploidía decreciente, el caso contrario, es decir, la aneuploidía creciente, se considera raro, aunque teóricamente puede ocurrir.

Por otra parte, Goldblatt (1981) resaltó en su revisión, la existencia de “huecos” en el registro citogenético de Leguminosae y recomendó poner atención en los grupos para los cuales no había información citogenética disponible o bien donde ésta era escasa. Esta recomendación incluía géneros como *Bryaspis*, *Cascaronia*, *Chaetocalyx*, *Cranocarpus*, *Cyclocarpa*, *Discolobium*, *Etaballia*, *Fiebrigiella*, *Fissicalyx*, *Geissaspis*, *Humularia*, *Nissolia*, *Ormocarpopsis*, *Paramachaerium*, *Platypodium*, *Ramorinoa*, *Riedeliella*,

Soemmeringia y *Weberbaurella*, anteriormente incluidos en diversas tribus y hoy día considerados miembros del clado Dalbergioide (Lavin et al., 2001) además de otros géneros cercanamente relacionados con éste (por ejemplo, *Vatairea* y *Vataireopsis*). También identificó grupos críticos y pobremente entendidos, donde eran necesarios estudios más amplios. Asimismo, Goldblatt (1981) resaltó la necesidad de revisar las tribus tropicales tales como Aeschynomeneae (Benth.) Hutch., actualmente parte del clado Dalbergioide (Lavin et al., 2001). Cabe aclarar que en ese momento, dicha recomendación implicaba únicamente el recuento cromosómico.

A continuación se encuentran los géneros incluidos en la tribu Dalbergieae *sens. lat.* citogenéticamente conocidos y registrados por Goldblatt (1981) y aquí se reproduce el arreglo propuesto por él, es decir, adelante del género, entre paréntesis, aparecen los taxa con estudios citogenéticos, seguido del número de especies incluidas y fuera del paréntesis, su número básico: *Machaerium* (1/120) 10; *Dalbergia* (18/100) 10; *Platymiscium* (2/20) 10, 9; *Centrolobium* (1/6) 9; *Pterocarpus* (11/20) 12, 11, 10; *Tipuana* (1/1) 10; *Geoffroea* (2/3) 10; *Inocarpus* (1/3) 10.

Por otra parte, la tribu Aeschynomeneae (Goldblatt, 1981) incluía los siguientes géneros: *Ormocarpum* (3/20) 12; *Belairia* (1/5) 9; *Pictetia* (1/6) 10; *Aeschynomene* (9/150) 10; *Kotschya* (4/31) 20, 18, 15, 14; *Smithia* (3/30) 19; *Amicia* (1/7) 19; *Poiretia* (1/6) 10; *Zornia* (6/80) 10; *Chapmannia* (1/1) 11; *Stylosanthes* (13/25) 10; *Arachis* (10/22) 10. La tribu Adesmieae incluía: *Adesmia* (18/230) 10. Las tribus y los géneros mencionados siguen la clasificación de Polhill et al. (1981). Aquí conviene recordar que Goldblatt y Davidse (1977) reconocieron la necesidad de realizar más conteos en Aeschynomeneae para clarificar la citología de esta alianza. Además se debe puntualizar que hoy día el número de especies incluidas en todos los géneros arriba mencionados se ha modificado (www.theplantlist.org; Legumes of the World Online) sumando o restando especies. Sobresalen los incrementos notables en algunos géneros como *Dalbergia* (287 spp.), *Arachis* (81 spp.) y *Pterocarpus* (66 spp.).

Treinta y tres años después, un estudio molecular que empleó secuencias de ADN del cloroplasto *TrnK* (incluyendo *mat K*), intrones *TrnL* y los espaciadores transcritos de flanqueamiento interno 1 y 2 junto con secuencias ribosomales nucleares 5.8 S (Lavin et

al., 2001) detectó un grupo monofilético pantropical de leguminosas papilionadas anteriormente no descubierto y referido como “**leguminosas dalbergioides**” (clado **Dalbergioide**) mismo que incluía todos los géneros previamente asignados a las tribus Aeschynomeneae y Adesmieae, la subtribu Bryinae de Desmodieae y la tribu Dalbergieae, excepto *Andira* (48 spp.), *Hymenolobium* (15 spp.), *Vatairea* (8 spp.) y *Vataireopsis* (4 spp.). A partir de estos hallazgos, todas las “**dalbergioides**” pertenecían a uno de tres subclados bien apoyados: **Adesmia**, plantas herbáceas con foliolos opuestos y pedicelos confluentes con el cáliz; incluidos los géneros *Adesmia* de la tribu Adesmieae; Polhill, (1981), *Poiretia*, *Amicia*, *Zornia*, *Chaetocalyx* y *Nissolia* de la tribu Aeschynomeneae; **Dalbergia**, plantas con filamentos estaminales diadelfos (5+5 o 9+1) y un reborde estaminal persistente, este subclado incluye *Dalbergia* y *Machaerium* de la tribu Dalbergieae, y los siguientes géneros de Aeschynomeneae (sensu Rudd, 1981a): *Aeschynomene* (todos los taxa infragenéricos), *Soemmeringia*, *Cyclocarpa*, *Kotschya*, *Smithia*, *Humularia*, *Bryaspis*, *Geissaspis*, *Weberbauerella*, *Diphysa*, *Pictetia*, *Ormocarpum*, *Ormocarpopsis*, *Peltiera* y *Zygocarpum*; **Pterocarpus**, plantas con bractéolas caducas (incluye *Pterocarpus*, *Tipuana*, *Platypodium*, *Reideliella*, *Centrolobium*, *Grazilodendron*, *Paramachaerium*, *Ramorinoa*, *Inocarpus*, *Etaballia*, *Platymiscium*, *Cascaronia*, *Fissicalyx*, *Geoffroea* de Dalbergieae; *Brya* y *Cranocarpus* de Desmodieae; y *Fiebrigiella*, *Chapmannia*, *Stylosanthes*, *Arachis* y *Discolobium* de Aeschynomeneae; *Maraniona* y *Etaballia* (Lavin et al., 2001; Hughes et al., 2004).

Con evidencia preliminar se había establecido que el grupo hermano del clado Dalbergioide incluía a la tribu Amorpheae (*Amorpha*, *Apoplanesia*, *Dalea*, *Errazurizia*, *Eysenhardtia*, *Marina*, *Parryella* y *Psorothamnus*) grupo norteamericano de clima templado (Lavin et al., 2001; McMahon y Hufford, 2004; Cardoso et al., 2013). Dado que Amorpheae se muestra consistentemente como su único grupo hermano (aunque con apoyo moderado para esta relación) el clado Dalbergioide (según Lavin et al., 2001) se amplió para abarcar a Amorpheae y ahora es referido colectivamente por Wojciechowski et al. (2004) como el **clado Dalbergioide s. l.** La similitud en el número cromosómico básico entre “dalbergioides” y los géneros de Amorpheae, donde $x = 10$, ancestral en apariencia con casos derivados de aneuploidía (e.g. $x = 8, 9$; Goldblatt, 1981) apoyó esta propuesta (Wojciechowski et al., 2004; Ren et al., 2019).

El clado Dalbergioide y sus subclados principales son crípticos en el sentido de que son genéticamente distintos, pero pobremente diferenciados por datos no moleculares. Según lo anterior, caracteres taxonómicos tradicionalmente importantes tales como el hábito arborescente, estambres libres y vainas lomentadas no suministran apoyo para clados mayores identificados por el análisis molecular. En contraste, los vástagos cortos, tricomas glandulares en la base, cálices bilabiados y nódulos de raíz aeshynomenoides, son mejores indicadores de relaciones en este nivel jerárquico. En particular, el nódulo de raíz aeshynomenoide es el carácter no molecular más notable y se infiere que es una sinapomorfía para el clado Dalbergioide (Sprent, 2001). Tal nódulo exhibe forma achatada (diámetro transversal mayor que el axial) con un crecimiento determinado, que está siempre asociado con una raíz adventicia y el tejido central infectado contiene o no pocas células afectadas (Corby, 1981; Lavin et al., 2001). De cualquier forma, el clado Dalbergioide se distingue más por datos moleculares que por aquellos morfológicos y dentro de las leguminosas es otro ejemplo de un típico clado críptico con una edad estimada mediante marcadores moleculares de 55.3 ± 0.5 millones de años (Lavin et al., 2005).

Circunscritas como hasta ahora, las dalbergioides, incluido *Acosmium*, antes en el clado genistoide, comprenden 54 géneros y más de 1300 especies de árboles, arbustos y hierbas perennes y anuales (Lavin et al., 2001; Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2012; Moraes et al., 2020). Quedan incluidas especies económicamente importantes como aquellas de madera dura (*Dalbergia* spp. y *Pterocarpus* spp.), legumbres forrajeras (*Stylosanthes* spp. y *Aeschynomene* spp.), aunque también como malezas de cultivos de arroz (Martins et al., 2021), cultivadas para consumo humano (*Arachis hypogaea*, un aloploiploide) y algunos taxa amenazados de extinción (*Centrolobium paraense*) y varias especies de *Dalbergia* (Cervantes et al., 2019).

Al igual que muchos taxa de leguminosas pantropicales, las dalbergioides están concentradas en los Neotrópicos y a partir de la inclusión de Amorpheae, también en regiones templado-cálidas y áridas de Norteamérica y el África subsahariana (Lavin et al., 2001; Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2013) y en términos ecológicos generales ocupan principalmente los biomas bosques húmedos tropicales; bosques tropicales secos ricos en suculentas y áreas templadas en ambos hemisferios (Schrire et al., 2005).

Se debe mencionar que actualmente la subfamilia Papilionoideae ha recibido la mayor atención en las reconstrucciones filogenéticas derivadas de estudios moleculares, debido a que es la mayor y más ampliamente extendida de las tres subfamilias tradicionales de Leguminosae, con un estimado de 478 géneros y 13 860 especies (Lewis et al., 2005; Cardoso et al., 2013). Los resultados de las mismas señalan a Papilionoideae como un grupo monofilético con flores papilionadas altamente especializadas que presentan un pétalo estandarte, alas y una quilla claramente distintivas además de estambres parcialmente fusionados que envuelven al ovario, aunque existen linajes inusuales con una marcada simetría floral radial (Pennington et al., 2001; Wojciechowski et al., 2004; Lavin et al., 2005; McMahon y Sanderson, 2006; Cardoso et al., 2012; 2013; LPWG, 2013) y con clados menores fuertemente apoyados, incluido el clado Dalbergioide (Wojciechowski et al., 2004). A pesar de esto, las relaciones entre algunos de los clados mayores (por ejemplo el Dalbergioide s. l. y el Genistoide s. l.) no están totalmente resueltos (Wojciechowski et al., 2004) e incluso dentro del mismo clado Dalbergioide s. l. se encuentran grupos solo parcialmente resueltos (Lavin et al., 2001). Estos estudios indican, por ejemplo, que el género *Aeschynomene* no es monofilético y los taxa con estípulas basifijas (subgénero *Ochopodium*) están más relacionados con los géneros *Machaerium* y *Dalbergia* que con los taxa que presentan estípulas peltadas o apendiculadas del subgénero *Aeschynomene* (Queiroz y Cardoso, 2008). Esto último ha sido corroborado en un estudio molecular reciente donde además se analizan afinidades ecológicas y que en conjunto fundamentan la separación definitiva del subgénero *Ochopodium*, elevándolo a la categoría de género en el restablecido *Ctenodon* Baill. 1870 anteriormente monotípico (Cardoso et al., 2020).

Por tanto, la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de Leguminosae, particularmente de grupos pantropicales como el clado Dalbergioide s. l. es esencial para entender el origen y diversificación de este conjunto de plantas ecológica y económicamente importante (Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2013). Se debe recordar también que diversos enfoques de estudio han colaborado en tales rearrreglos, entre ellos, los estudios citogenéticos que han auxiliado y en algunos casos mejorado el entendimiento de la sistemática y la evolución de sus géneros, a partir incluso del simple número cromosómico (Wojciechowski et al., 2004).

La presente revisión tiene como objetivo recopilar información citogenética actualizada sobre los géneros incluidos actualmente en el **clado dalbergioide s. l.** y compararla con aquella recabada y analizada por Goldblatt (1981) en su ya clásico trabajo *Cytology and the phylogeny of Leguminosae* (el tratamiento más completo sobre la variación de los números cromosómicos en la familia) a fin de reconocer posibles modificaciones en los registros sobre los números cromosómicos haploides y/o diploides, cambios en los números cromosómicos básicos, si los hay, así como para conocer en qué extensión fueron acatadas las recomendaciones sugeridas en dicho trabajo en relación con la exploración de los números bases de diversos géneros pantropicales incluidos ahora en este clado. Asimismo, vislumbrar la extensión y el papel que ha jugado la poliploidía, es decir, la adquisición de más de dos juegos de cromosomas mediante duplicación genómica intraespecífica completa (autopoliploidía) o el surgimiento de genomas de especies distintas mediante la hibridación y subsecuente duplicación genómica en el grupo (alopoliploidía). Cabe recordar que la aloploidía constituye un modo instantáneo de especiación vegetal debido al aislamiento reproductivo de sus progenitores. Así, la poliploidía es reconocida como un importante proceso en la evolución vegetal y frecuentemente es invocada como un potencial conductor de la diversificación de las Angiospermas (Soltis et al., 2009; Soltis y Soltis, 2009; te Beest et al., 2012; Arrighi et al., 2014). La duplicación del genoma completo (DGC), o poliploidía, es un proceso evolutivo importante que subyace a la especiación en las plantas (Van de Peer et al., 2017) y las leguminosas no son la excepción. Cultivos de leguminosas poliploides, como el cacahuate, la alfalfa y la soya son bien conocidos y en esta última la evidencia genómica ha confirmado eventos de poliploidización tanto antiguos como recientes, justo antes de la radiación del género ca. 10-12 millones de años y entre 40 y 66 millones de años (Egan y Doyle, 2010). Las DGC de leguminosas fueron caracterizadas mediante el uso de datos transcriptómicos y genómicos de 20 taxa y 17 grupos externos para determinar que éstas coinciden con los orígenes de los principales linajes en Leguminosae (Cannon et al., 2015).

Finalmente, se recabó la información disponible en bases de datos sobre la cantidad de ADN en los genomas nucleares haploides no replicados o valor-*C* (en picogramos, pg) que sin ser considerados por Goldblatt (1981) representan actualmente una valiosa información sobre la biodiversidad, de utilidad en el contexto filogenético y en el análisis

de los mecanismos involucrados en la evolución cromosómica (Bennett y Leitch, 2005; Gregory, 2005; Poggio et al., 2008).

Documentación.

En la presente revisión se usaron principalmente tres fuentes de datos: *Cytology and the phylogeny of Leguminosae* (Goldblatt, 1981) y la consulta a las bases de datos electrónicos que sobre estos tópicos, especies aceptadas y registros citogenéticos, han puesto a disposición el Missouri Botanical Garden (en su página electrónica *tropicos.org*) y el Royal Botanic Gardens, Kew (a través de su página *theplantlist.org*). Información complementaria fue obtenida en literatura especializada. Los registros del valor-C fueron tomados de Bennett y Leitch (2012) y en literatura especializada.

Resultados.

Los datos obtenidos en esta investigación se resumen en las Tablas 1, 2 y 3.

La Tabla 1 exhibe las referencias sobre los registros citogenéticos actualizados existentes en 34 géneros de los 54 que actualmente conforman al **clado Dalbergioide s. l.** (Lavin et al., 2001; Hughes et al., 2004; Wojciechowski et al., 2004; Cardoso et al., 2012). Los registros citogenéticos recabados (657) tanto en células meióticas como mitóticas siguen el arreglo propuesto por Goldblatt (1981).

La Tabla 2 muestra los números cromosómicos básicos derivados principalmente del número haploide del gametofito y los números cromosómicos obtenidos del esporofito registrados por Goldblatt (1981) y se comparan con aquellos recabados en esta revisión y actualizados hasta el año 2018.

En la tabla 3 se resume la información disponible sobre los valores-C en géneros dalbergioides.

Análisis de resultados.

Una visión general de la información vertida en la Tabla 1, muestra un incremento notable en el número de estudios citogenéticos, tanto meióticos como mitóticos, para algunos de los géneros dalbergioides. Particularmente destacan aquellos realizados en *Aeschynomene*, *Arachis*, *Machaerium*, *Stylosanthes* y *Zornia*, en los cuales por lo menos se

duplican el número de registros en relación a lo descrito por Goldblatt (1981). Lo anterior no sorprende si se considera por una parte que muchas de las especies incluidas en algunos de estos géneros son de alto valor agrícola y forrajero y por otra, a que recientemente *Aeschynomene evenia* C. Wright fue propuesta como una leguminosa modelo en genética molecular debido a que es una diploide $2n = 2x = 20$ con cromosomas muy pequeños, bajo contenido de ADN ($2C = 0.95$ pg.), 415-465 Mb, perenne limitada, autógena, con un ciclo de crecimiento corto, alto nivel de diversidad y proporciona flores y semillas todo el año (Arrighi et al., 2012, 2013, Brottier et al., 2018; Chaintreuil et al., 2018). Como una consecuencia inmediata, el número de estudios de citogenética clásica y molecular en *Aeschynomene* tiene un notable auge, particularmente en las especies del linaje Nod-independiente, 14 especies de *Aeschynomene* noduladas por bradyrhizobia que carecen de los canónicos genes nodABC requeridos para la síntesis de factores Nod (Giraud et al., 2007; Miché et al., 2010) pues existe un gran interés por conocer los mecanismos de diversificación de este linaje donde el papel de la hibridación y la poliploidía ha sido significativo en la formación de especies (Arrighi et al., 2014; Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020). En este sentido se ha revelado una importante variación en los tamaños de genoma que sugieren que los niveles de ploidía pueden abarcar desde $2x$ a $6x$ para las especies de *Aeschynomene* Nod-independientes (Arrighi et al., 2012). Asimismo, se ha revelado la existencia de un complejo de especies *A. evenia*-*A. indica* donde ocurren tres niveles de ploidía ($2n = 20$ en América, $2n = 4x = 40$ en Asia y $2n = 6x = 60$ en África) (Arrighi et al., 2014). Otro estudio (Chaintreuil et al., 2016) se centró en analizar el papel de la poliploidía y su impacto en la evolución de las especies semiacuáticas de *Aeschynomene* en África en comparación con el grupo Nod-independiente americano, resaltando el origen alopoliploide de *A. afraspera* ($2n = 8x = 80, 76$) y de *A. schimperi* ($2n = 4x = 28, 2n = 8x = 56$) y donde las variaciones en el número de cromosomas también indica posibles eventos disploidía/aneuploidía. Además, mediante la combinación de recuentos cromosómicos y filogenias de genes nucleares de secuencia simple se encontró que en este grupo ocurrieron dos rondas de poliploidización luego de haber divergido de una especie diploide, probablemente *A. evenia*.

En el resto de los géneros, la cantidad de estudios citogenéticos no ha variado de manera sustancial en proporción al número de especies actualmente aceptadas en cada uno

de éstos. Sin embargo, destacan los nuevos registros en el esporofito de algunos géneros que apuntan a variaciones en los niveles de ploidía derivados de auto o aloploidía. Por otra parte, los números cromosómicos básicos propuestos no parecen haber variado de manera significativa con excepción del género *Arachis* que ahora se describe como dibásico ($x = 9, 10$; Lavia, 1996, 1998) con cariotipos altamente simétricos y cromosomas pequeños (Lavia y Fernández, 2004). Particularmente *Arachis hypogaea* ($2n = 40$) y sus variedades exhiben en sus complementos cromosómicos únicamente un par de cromosomas con satélites, consecuente con su origen aloploide. Por otra parte, *Acosmium* llama la atención por incluir únicamente especies con $2n = 18$, pero en dos de ellas fueron descritas variaciones intra individuales de este número ($2n = 24, 32$ en *A. diffusissimum* y $2n = 32$ en *A. lentiscifolium*) mismos que fueron explicados como mosaicismos cromosómicos (aneusomatía) caracterizados por la presencia en el mismo meristemo de células con número cromosómico diferentes en medio de las células diploides características del taxón (Rodrigues et al., 2009).

Es evidente que el clado Dalbergioide entero está dominado por especies $2n = 20$ contando con poliploides y aneuploides dispersos. Este patrón se repite en los tres subclados que conforman el eje Dalbergioide. En efecto, en el subclado *Adesmia* resaltan *Adesmia* ($2n = 20, 40$) donde los escasos tetraploides aparentemente se presentan en ciertas razas cromosómicas (Coelho y Battistin, 1998) y *Amicia*, exclusivamente tetraploide con aparente disploidía decreciente ($2n = 38$). En el subclado *Pterocarpus* resaltan *Platymiscium* ($2n = 18, 20, 32$), *Pterocarpus* ($2n = 20, 22, 44$), *Arachis* ($2n = 18, 20, 40$) y *Stylosanthes* ($2n = 20, 40, 60$). Dentro del subclado *Dalbergia* sobresalen *Aeschynomene* ($2n = 20, 22, 28, 38, 40, 56, 76, 80$), *Kotschya* ($2n = 28, 30, 32, 36, 40$), *Machaerium* ($2n = 20, 40$) y *Ormocarpum* ($2n = 24, 26$) donde disploidía decreciente subsecuente a poliploidía pudo haber ocurrido. Se debe mencionar que en *Machaerium*, hasta hoy la poliploidía parece jugar un papel secundario en la especiación pues solamente ha sido registrada en tres especies (*Machaerium hirtum*, *M. nyctitans* y *M. sericiflorum*) de 18 estudiadas citogenéticamente, en un género que incluye 157 especies. Por otra parte, los intentos para circunscribir los taxa desde un enfoque citogenético ha sido limitado, solo existen datos para el 11 % de las especies del grupo y al momento no existe relación entre las características cromosómicas y las diferencias de hábito. Asimismo, la posibilidad de

verificar las relaciones entre diferencias cariotípicas y cambios en caracteres morfológicos queda por resolver (Mendonça Filho et al., 2002). También en *Dalbergia* resalta la constancia de $x = 10$ y $2x = 20$ exhibida en los 37 registros compilados. En el clado Amorpheae además de algunos registros de poliploidía, destacan los casos derivados de aneuploidía en *Dalea* ($n = 14, 10, 8, 7$; $2n = 28, 21, 16, 14$).

La ocurrencia de poliploidía en nueve géneros de 54 que conforman a un clado grande como el Dalbergioide, apunta hacia una participación moderada de auto o alopoliploidía como fuerzas directrices en el grupo, aunque como se ha visto, para algunos linajes, las duplicaciones génicas acompañan procesos de radiación (Arrighi et al., 2014). En cuanto a los géneros que exhiben aneuploidías posteriores a eventos de poliploidización, por ejemplo el género *Aeschynomene*, la posibilidad de conocer los mecanismos implicados en la pérdida de cromosomas, no se conocerán de manera precisa, mientras no se disponga de un amplio conocimiento de la arquitectura cromosómica (posición del centrómero, número, tipo, y posición de las regiones del organizador nucleolar, tallas cromosómicas, distribución de heterocromatina, contenido de ADN) en la mayoría de sus especies (Tapia-Pastrana et al., 2020). Es decir, sin el conocimiento de los cariotipos, las explicaciones serán incompletas y en buena medida especulativas, aunque el recuento cromosómico se siga incrementando.

Por otra parte, en la Tabla 2 se observa que son 34 los géneros dalbergioides que cuentan con registros citogenéticos y éstos representan alrededor del 63% de este grupo, por lo que aún resta una gran tarea para establecer el número cromosómico para la totalidad de especies aceptadas hasta ahora en los mismos. *Acosmium*, *Dalea*, y *Diphysa* presentan números cromosómicos haploides y diploides ciertamente alejados del $x = 10$ mostrado en general por el grupo y requieren atención especial para profundizar en los mecanismos de remodelado cromosómico detrás de tales recuentos.

Sin embargo, existen géneros, para los cuales no fue posible obtener información actualizada en las bases electrónicas de datos consultadas ni en la literatura especializada. Se trata de 19 géneros que con excepción de *Humularia* P. A. Duvign. (33 especies) y *Nissolia* Jacq. (18 especies) incluyen pocos taxa o bien se trata de géneros segregados y de asignación relativamente reciente al clado monofilético Dalbergioide, como en el caso de

Zygocarpum Thulin & Lavin, cuyo reconocimiento formal se realiza a partir de seis especies anteriormente incluidas en *Ormocarpum* P. Beauv. y que al igual que muchos géneros dalbergioides se reconoce mejor por caracteres moleculares, aunque algunos rasgos morfológicos como las vainas fuertemente aplanadas y bruscamente constreñidas entre los artículos, resultaron filogenéticamente informativos (Thulin y Lavin, 2001). Los géneros dalbergioides que completan este grupo son: *Bryaspis* P. A. DuVign; *Cascaronia* Griseb., *Cranocarpus* Benth., *Cyclocarpa* Afzel. ex Baker, *Etaballia* Benth., *Fiebrigiella* Harms, *Fissicalyx* Benth., *Geissaspis* Wight & Arn., *Maraniona* C. E. Hughes et al., *Ormocarpopsis* R. Vig., *Paramachaerium* Ducke., *Peltiera* Du Puy & Labat, *Platypodium* Vogel, *Riedeliella* Harms, *Soemmeringia* Mart. y *Weberbaurella* Ulbr., que en conjunto representan 96 especies que carecen del número básico elemental.

Este listado abarca a muchos de los géneros para los cuales Goldblatt (1981) señaló la urgente necesidad de realizar estudios citogenéticos, mismos que en un futuro podrían iniciar con *Diphysa* (que con un solo registro citogenético, *D. robinoides* $2n = 16$, tendría cabida en esta lista) y *Nissolia*, géneros con 21 y 18 especies, respectivamente y mayormente distribuidas en México (Rudd, 1981; Cruz Durán y Sousa, 2004; Hanan y Sousa, 2009).

En la Tabla 3 se muestran 85 registros de valores $1C$ distribuidos exclusivamente en tres géneros dalbergioides: *Aeschynomene* (51), *Arachis* (24) y *Dalbergia* (10). Los registros disponibles hasta el momento se han realizado en géneros de creciente importancia económica y su ausencia en los restantes dalbergioides corresponde al escaso interés mostrado en general a los aspectos citogenéticos de este grupo. Nuevamente destaca la abundante información sobre los contenidos de ADN en el género *Aeschynomene*, producto de una amplia y sistematizada investigación en especies de América, Asia y África (Arrighi et al., 2012, 2014; Chaintreuil et al., 2016; Brottier et al., 2018; Chaintreuil et al., 2018). Los resultados muestran una gran variación inter poblacional aún en el mismo nivel de ploidía en especies como *A. indica* y claras diferencias en su correspondiente serie poliploide. Lo mismo se puede observar en relación a *A. evenia* y las ssp. *evenia* y *serrulata*. Taxa africanos como *A. aspera*, *A. schimperi* y *A. uniflora* muestran resultados similares. Sin descartar la existencia de especies crípticas, estas diferencias parecen

reanimar la antigua controversia sobre la estabilidad de los contenidos de ADN en las especies vegetales y por otra parte, ofrecen un marco teórico propicio para nuevas investigaciones sobre los mecanismos de evolución cromosómica en las dalbergioides. En efecto, tal plasticidad podría corresponder con diferencias encontradas en las tallas cromosómicas de especies americanas de *Aeschynomene* (Tapia-Pastrana et al. 2020) y favorecería la idea sobre cambios en el genoma como una respuesta a ambientes especializados.

En la misma línea, los contenidos de ADN registrados en *Dalbergia* sorprenden pues muestran notables diferencias interespecíficas en un grupo que solo incluye especies diploides $2n = 20$ y esto debe animar a profundizar el estudio cariotípico del grupo.

En efecto, son escasas las investigaciones que abordan el enfoque cariosistemático para lo cual es necesario un manejo adecuado de las técnicas de citogenética clásica y molecular. En este sentido, resalta el trabajo de Liu et al. (2006) donde se incluye el análisis de *Amorpha fruticosa* L. ($2n = 40 = 32m + 8 sm$). En ese estudio, mediante la técnica de FISH, se localizaron loci 45S ADNr sobre las constricciones secundarias y satélites de cromosomas en metafase y de esta manera se adicionó un nuevo marcador citogenético para el análisis cariotípico detallado. Otra investigación destaca la variación cariotípica y las diferencias en el número, tamaño, morfología y ubicación de constricciones secundarias y satélites como marcadores citogenéticos relevantes en especies de los subgéneros *Aeschynomene* y *Ochopodium* de *Aeschynomene* (Tapia-Pastrana et al., 2020). Un trabajo mucho más breve, pero igualmente valioso es el de Manandhar y Sakya (2009) quienes describen el cariotipo de *Smithia ciliata* Royle ($30M + 8m$) con intervalos cromosómicos de 0.8-2.7 μm , talla promedio de 1.54 μm e índice de simetría de 48.8%. En el altamente diversificado y polimórfico género *Stylosanthes* resaltan tres trabajos que describen detalladamente los cariotipos de numerosas especies introducidas y nativas con implicaciones taxonómicas y evolutivas (Cameron, 1967; Vieira et al. 1993; Franco et al., 2020). Otro ejemplo de mayor alcance sobre la utilidad de los estudios citogenéticos dentro de las dalbergioides, aun en el nivel del simple número cromosómico, se encuentra en la inclusión de la tribu Amorpheae en el clado Dalbergioide s. l. debido a que, entre otros

caracteres considerados, los géneros que la conforman exhiben un número básico $x = 10$ (Wojciechowski et al., 2004).

En relación al papel que han jugado las duplicaciones génicas completas en el clado Dalbergioide, se debe recordar que Leguminosae es la tercera familia más grande dentro de las angiospermas y muestra una enorme diversidad ecológica, genómica, citológica, química y morfológica (Doyle y Luckow, 2003; Lewis et al., 2005). Al igual que en otras familias, la poliploidía está implicada como una fuerza mayor en todos los niveles de evolución de las leguminosas, desde los primeros eventos de diversificación (paleopoliploides) hasta el origen y diversificación reciente de géneros tales como *Glycine* y relacionados (Goldblatt, 1981; Gill y Husaini, 1985; Doyle, 2012), o bien en el linaje Nod-independiente de *Aeschynomene* subgen. *Aeschynomene*, donde la hibridación y poliploidización han jugado un papel significativo en la formación de especies. Aquí en particular se reveló un complejo poliploide *A. evenia*-*A. indica* con tres niveles de ploidía (Arrighi et al., 2014). En otro grupo de *Aeschynomene*, representado por las africanas semiacuáticas, se detectaron dos rondas de poliploidización en algunas especies (Chaintreuil et al., 2016). Además, la evidencia fósil coloca el origen de la familia en el Paleoceno, alrededor de 60 millones de años atrás (Lavin et al. 2005; Bell et al. 2010) con tiempos de divergencia rápidos de 10 millones de años a partir de un ancestro común en los grupos mayores (Lavin et al., 2005; Bruneau et al., 2008; Doyle, 2012). En este proceso, se sospecha que la poliploidía, como uno de los fenómenos directrices de la diversificación fenotípica, jugó un papel importante en la preservación de linajes durante periodos de extinción (Freeling et al., 2006; Fawcett et al., 2009; Van de Peer, 2011) y por tanto es de esperar que siga desempeñando un papel importante en la evolución de una familia que, a juzgar por su tamaño y dominancia ecológica en algunos biomas tropicales, ofrecería esta oportunidad (Doyle, 2012; Cannon et al., 2014; Koenen et al., 2021).

Las Dalbergioides conforman un clado monofilético de ramificación temprana (Cardoso et al., 2013) dentro de Leguminosae (Papilionoideae) con una distribución pantropical y que surgió alrededor de 55.3 ± 0.5 millones de años atrás en el Eoceno. Por tanto también cabría esperar que la poliploidía continúe jugando un papel relevante, máxime cuando existe evidencia (firma genómica de eventos poliploides y secuenciación

genómica) de que en *Arachis* hace 54 millones de años ocurrió un evento de poliploidía indicativo de que el gran clado dalbergioide es también fundamentalmente paleopoliploide (Bertioli et al., 2009; Doyle, 2012). Sin embargo, no se puede dejar de lado el hecho de que algunas duplicaciones posteriores pueden representar solo eventos en linajes específicos y que la poliploidía es rara en linajes papilionoides de divergencia temprana (Goldblatt, 1981). En este sentido, *Aeschynomene* subgen. *Aeschynomene* linaje Nod-independiente y las semiacuáticas africanas parecen confirmar la regla, pues se incluyen en clados predominantemente diploides en su origen. Otro caso similar está representado por el género *Stylosanthes* en el cual se ha registrado una serie poliploide ($2n = 20, 40, 60$) con un número básico $x = 10$ y un patrón cromosómico conservado donde predominan cromosomas con centrómero en posición mediana y submediana (Cameron, 1967; Vieira et al., 1993; Franco et al., 2020). También se deben considerar estimaciones que señalan que la poliploidía en Papilionoideae apenas rebasa el 30 % de las especies estudiadas (Bandel, 1974) lo que es congruente con la frecuencia de especiación poliploide en plantas vasculares (Wood et al., 2009).

En cuanto a las variaciones intra e interespecíficas de los contenidos de ADN en las dalbergioides, se puede adelantar con seguridad que dentro de los mecanismos de aislamiento genético y especiación, las pérdidas y ganancias de material genético han jugado un papel relevante. Hasta el momento, el caso más notorio parece estar representado por un grupo de especies pertenecientes a las series morfológicas Sensitivae e Indicae del subgénero *Aeschynomene* (Rudd, 1955) y actualmente contenidas en el clado Nod-independiente en un árbol filogenético basado en caracteres moleculares (Chaintreuil et al., 2014) en donde se ha establecido que en la radiación de estos grupos subyacen múltiples eventos de hibridación y poliploidía. Sin embargo, no se deben perder de vista, las opiniones que señalan que el éxito evolutivo de las angiospermas, su enorme diversidad (352 000 spp; Paton et al., 2008), sus tasas de especiación, no están relacionados estrictamente con sus contenidos de ADN o valores-C, pues descartando la gran variación en tamaños del genoma, las angiospermas son inusuales en que la distribución está fuertemente sesgada hacia genomas pequeños, con los tamaños del genoma modal y medio $1C = 0.6$ y 5.9 pg, respectivamente (Leitch y Leitch, 2012; Puttick et al., 2015). Este tamaño es pequeño a pesar de la poliploidía ancestral en todos los linajes (Jiao et al., 2011).

Además, es clara la ausencia de pruebas que relacionen el tamaño general de los genomas, incluida la poliploidía, con las tasas de especiación (Puttick et al., 2015). Parece más probable que éstas se asocien con tamaños de genoma pequeños posteriores a duplicaciones génicas completas, la participación de elementos transponibles y presiones selectivas que pueden causar diferencias en el tamaño del genoma y diversificación, es decir se habla de plasticidad de los genomas y su capacidad de cambiar rápidamente su tamaño, particularmente en plantas y de entre éstas, en las angiospermas. Altas tasas de especiación no se asocian con el tamaño absoluto de los genomas, sino con las tasas de evolución del tamaño de estos genomas. La hipótesis es que el tamaño del genoma en sí mismo no es un factor importante para la diversificación como se ha sugerido anteriormente (Kraaijeveld, 2010), sino la capacidad para hacer frente a los cambios en el tamaño del mismo lo que ha permitido que las angiospermas se beneficien de la poliploidía y de otros reordenamientos genómicos; por ejemplo, el tamaño del genoma ancestral reconstruido de las angiospermas es de 1.45 picogramos (Puttick et al., 2015). Una explicación frecuente de la gran diversidad de las angiospermas es la prevalencia de eventos de duplicación del genoma completo (Leitch y Leitch, 2008; Tank et al., 2015). Sin embargo, vincular directamente el valor C a los eventos de poliploidía puede ser difícil ya que éste no es directamente proporcional a la ploidía y, a menudo se reduce después de la duplicación (Leitch y Bennett, 2004; Hufton y Panopoulou, 2009). Lo anterior concuerda con investigaciones realizadas en especies del género *Aeschynomene*, en las cuales la radiación experimentada por el clado Nod-independiente es posterior a eventos de hibridación y poliploidía en taxa con una marcada diferenciación cromosómica y que exhiben valores- C relativamente pequeños (0.41 - 1.31 picogramos) correlacionados con sus distintos niveles de ploidía. Así, se espera encontrar un tamaño de genoma pequeño en muchas especies que han experimentado radiaciones recientes y rápidas (Leitch y Leitch, 2008; Roulin et al., 2013).

Estudios de genómica comparativa han revelado que el genoma de las angiospermas es sorprendentemente dinámico y flexible en términos de su estructura y la proporción y ocurrencia de integración y escisión del ADN (Kejnovsky et al., 2009), experimentando una más rápida evolución cromosómica y genómica que otros grupos de plantas terrestres. Estos datos apoyan un modelo en el que la tasa de evolución del tamaño del genoma

promueve la adquisición de nuevos rasgos, barreras reproductivas y el movimiento hacia nuevos nichos, lo que ha contribuido a la gran diversificación observada en las angiospermas (Puttick et al., 2015).

Referencias

- Arrighi, J. F., Cartieaux, F., Brown, S. C., Rodier-Goud, M., Boursot, M., Fardoux, J., Patrel, D., Gully, D., Fabre, S., Chaintreuil, C. y Giraud, E. **2012**. *Aeschynomene evenia* a model plant for studying the molecular genetics of the Nod-independent rhizobium-legume symbiosis. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 25: 851-861.
- Arrighi, J-F., Cartieaux, F., Chaintreuil, C., Brown, S., Boursot, M. y Giraud, E. **2013**. Genotype delimitation in the Nod-independent model legume *Aeschynomene evenia*. *PLoS ONE* 8: e63836.
- Arrighi, J-F., Chaintreuil, C., Cartieaux, F., Cardi, C., Rodier-Goud, M., Brown, C. C., Boursot, M., D'Hont, A., Dreyfus, B. y Giraud, E. **2014**. Radiation of the Nod-independent *Aeschynomene* relies on multiple allopolyploid speciation events. *New Phytologist* 201: 1457-1468.
- Atchison, E. **1949**. Studies in the Leguminosae. IV. Chromosome numbers and geographical relationships of miscellaneous Leguminosae. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 65: 118-122.
- Atchison, E. **1951**. Studies in the Leguminosae. VI. Chromosome numbers among tropical woody species. *American Journal of Botany* 38: 538-547.
- Bandel, G. **1974**. Chromosome numbers and evolution in the Leguminosae. *Caryologia* 27: 17-32.
- Bell, C. D., Soltis, D. E. y Soltis, P. S. **2010**. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97: 1296-1303. DOI: 10.3732/ajb.0900346
- Bennett, M. D. y Leitch, I. J. **2012**. Plant DNA C-values database (release 6.0, December 2012) [cited 2013 Dec.] Available from <http://www.kew.org/cvalues/> (última visita 23/08/2018).
- Bennett, M. D. y Leitch, I. J. **2005**. Genome size evolution in plants. *In* T. R. Gregory (ed.), *The evolution of the genome*. Elsevier Academic Press. USA.
- Bertiolo, D. J., Moretzsohn, M. C., Madsen, L. H., Sandal, N., Leal-Bertioli, S. C. M., Guimaraes, P. M., Hougaard, B. K., Fredslum, J., Schauser, L., Nielsen, A. M., Sato, S., Tabata, S., Cannon, S. B. y Stougaard, J. **2009**. An analysis of synteny of *Arachis* with *Lotus* and *Medicago* sheds new light on the structure, stability and evolution of legume genomes. *BMC Genomics* 10: 45. <http://doi.org/10.1186/1471-2164-10-45>.
- Bielig, L. M. **1997**. Chromosome numbers in the forage legume genus *Aeschynomene* L. *SABRAO Journal* 29: 33-39.
- Brottier, L., Chaintreuil, C., Simion, P., Scornavacca, C., Rivallan, R., Mournet, P., Moulin, L., Lewis, G. P., Fardoux, J., Brown, S. C., Gomez-Pacheco, M., Bourges, M., Hervouet, C., Gueye, M., Duponnois, R., Ramanankierana, H., Randriambanona, H., Vandrot, H., Zabaleta, M., DasGupta, M., D'Hont, A., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2018**. A phylogenetic framework of the legume genus *Aeschynomene* for

- comparative genetic analysis of the Nod-dependent and Nod-independent symbioses. *BMC Plant Biology* 18:333.
- Bruneau, A., Mercure, M., Lewis, G. P. y Herendeen, P. S. **2008**. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. *Botany* 86: 697-718.
- Cameron, D. F. **1967**. Chromosome number and morphology of some introduced *Stylosanthes* species. *Australian Journal of Agricultural Research* 18: 375-379.
- Cannon, S. B., McKain, M. R., Harkess, A., Nelson, M. N., Dash, S., Deyholos, M. K., Peng, Y., Joyce, B., Stewart, C. N., Rolf, M., Kutchan, T., Tan, X., Chen, C., Zhang, Y., Carpenter, E., Wong, G. K-S., Doyle, J. J. y Leebens-Mack, J. **2014**. Multiple polyploidy events in the early radiation of Nodulating and nonnodulating legumes. *Molecular Biology and Evolution* 32 (1): 193-210.
- Cannon, S. B., McKain, M. R., Harkess, A., Nelson, M. N., Dash, S., Deyholos, M. K., Peng, Y., Joyce, B., Stewart, C. N. Jr., Rolf, M., Kutchan T. *et al.* **2015**. Multiple polyploidy events in the early radiation of nodulating and nonnodulating legumes. *Molecular Biology and Evolution* 32: 193-210
- Cardoso, D., de Lima, H. C., Rodrigues, R. S., de Queiroz, L. P., Pennington, R. T. y Lavin, M. **2012**. The realignment of *Acosmium* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61 (5): 1057-1073.
- Cardoso, D., Mattos, C. M. J., Filardi, F., Delgado-Salinas, A., Lavin, M., de Moraes, P. L. R., Tapia-Pastrana, F. y de Lima, H. C. **2020**. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*. *Neodiversity* 13: 1-38.
- Cardoso, D., de Queiroz, L. P., Pennington, R. T., de Lima, H. C., Fonty, E., Wojciechowski, M. F. y Lavin, M. **2012**. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99, 1991-2013.
- Cardoso, D., Pennington, R. T., de Queiroz, L. P., Boatwright J. S., Van Wyk, B.-E., Wojciechowski, M. F., y Lavin, M. **2013**. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89: 58-75.
- Cervantes, A.; Linares, J. y Quintero, E. **2019**. An updated checklist of the Mexican species of *Dalbergia* (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902528.
- Chaintreuil, C., Gully, D., Hervouet, C., Tittabutr, P., Randriambanona, H., Brown, S. B., Lewis, G. P., Bourge, M., Cartieaux, F., Boursot, M., Ramanankierana, H., D'Hont, A., Teaumroong, N., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2016**. The evolutionary dynamics of ancient and recent polyploidy in the African semiaquatic species of the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 211: 1077-1091.
- Chaintreuil, C., Perrier, X., Guillaume, M., Fardoux, J., Lewis, G. P., Brottier, L., Rivallan, R., Gomez- Pacheco, M., Bourges, M., Lamy, L., Thibaud, B., Ramanankierana, H., Randriambanona, H., Vandrot, H., Mournet, P., Giraud, E., Arrighi, J. F. **2018** Naturally occurring variations in the nod-independent model legume *Aeschynomene evenia* and relatives: a resource for nodulation genetics. *BMC Plant Biology* 18: 54.

- Coelho, L. G. M. y Battistin, A. **1998**. Estudios citogenéticos em cinco espécies de *Adesmia* DC. (Leguminosae-Faboideae) nativas no Rio Grande do Sul. *Ciência Rural*, Santa Maria 28: 41-45.
- Corby, H. D. L. **1981**. The systematic value of leguminous root nodules. *In* R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), *Advances in legume systematics*, part 2, 657-669. Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Surrey, UK.
- Cruz Durán, R. y M. Sousa. **2004**. *Nissolia ruddiae* (Leguminosae, Papilionoideae), una nueva especie de la Cuenca del Balsas, México. *Acta Botánica Mexicana* 68: 65-71.
- Darlington, C. D. y Wylie, A. P. **1955**. *Chromosome atlas of flowering plants*. George Allen & Unwin, London. U. K.
- Doyle, J. J. y Luckow, M. A. **2003**. The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology* 131: 900-911.
- Egan, A. N. y Doyle, J. **2010**. A comparison of global, gene-specific, and relaxed clock methods in a comparative genomics framework: dating the polyploid history of soybean (*Glycine max*). *Systematic Biology* 59: 534-547.
- Fawcett, J. A., Maere, S. y Van de Peer, Y. **2009**. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous-Tertiary extinction event. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 5737-5742.
- Fedorov, A. A. (Ed.) **1969**. *Chromosome numbers in flowering plants*. Academy of Sciences of the USSR, the Komarov, V. L. Botanical Institute, Nauka, Leningrad.
- Franco, A. L., Figueredo, A., Pereira, L. M., de Souza, S. M., Souza, G., Carvalho, M. A., Simon, M. F. y Viccini, L. F. **2020**. Low cytomolecular diversification in the genus *Stylosanthes* Sw. (Papilionoideae, Leguminosae). *Genetics and Molecular Biology* 43, 1, e20180250.
- Gill, L. S. y Husaini, S. W. H. **1985**. Caryological evolution of southern Nigerian Leguminosae. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Le Botaniste* 8: 3-31.
- Giraud, E., Moulin, L., Vallenet, D., Barbe, V., Cytryn, E., Avarre, J-C., Jaubert, M., Simon, D., Cartieaux, F., Prin, Y. *et al.* **2007**. Legumes symbioses: absence of Nod genes in photosynthetic bradyrhizobia. *Science* 316: 1307-1312.
- Goldblatt, P. y Davidse, G. **1977**. Chromosome numbers in legumes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 121-128.
- Goldblatt, P. **1981**. Cytology and the phylogeny of Leguminosae. *In* R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 2, 427-463. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Gregory, T. R. **2005**. The C-value enigma in plants and animals: A review of parallels and an appeal for partnership. *Annals of Botany* 95: 133-146.
- Hanan, A. y Sousa, M. **2009**. *Diphysa yucatanensis* (Papilionoideae: Leguminosae), una especie nueva de la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 287-292.
- Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. **2004**. Genome size variation and evolution in some species of *Dalbergia* Linn. f. (Fabaceae), *Caryologia*, 57: 367-372.
<http://www.theplantlist.org/browse/A/Leguminosae/>
<http://tropicos.org/Project/PCN>
- Hufton A. L. y Panopoulou, G. **2009**. Polyploidy and genome restructuring: a variety of outcomes. *Current Opinion in Genetics and Development* 19: 600-606.

- Hughes, C. E., Lewis, G. P., Daza Yamona, A. y Reynel, C. **2004**. *Maraniona*, a new dalbergioid legume genus (Leguminosae, Papilionoideae) from Peru. *Systematic Botany* 29: 366-374.
- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S. *et al.* **2011**. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473: 97–100.
- Kejnovsky, E., Leitch, I. J., y Leitch, A. R. **2009**. Contrasting evolutionary dynamics between angiosperm and mammalian genomes. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 572-582.
- Koenen, E. J. M., Ojeda, D. I., Bakker, F. T., Wieringa, J. J., Kidner, C., Hardy, O. J., Pennington, R. T., Herendeen, P. S., Bruneau, A. y Hughes, C. E. **2021**. The origin of the legumes is a complex paleopolyploid phylogenomic tangle closely associated with the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) mass extinction event. *Systematic Biology* 70: 508-526.
- Kraaijeveld, K. **2010**. Genome size and species diversification. *Evolutionary Biology* 37, 227-233.
- Lavia, G. I. **1996**. Estudios cromosómicos en *Arachis* (Leguminosae). *Bonplandia* 9: 111-120.
- Lavia, G. I. **1998**. Karyotypes of *Arachis palustris* and *A. praecox* (Section *Arachis*), two species with basic chromosome number $x = 9$. *Cytologia* 63: 177-181.
- Lavia, G. I. y Fernández, A. **2004**. Karyotypic studies in *Arachis hipogaea* L. varieties. *Caryologia* 57: 353-359.
- Lavin, M., Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Sprent, J. I., de Lima, H. C. y Gasson, P. E. **2001**. The dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88 (3): 503-533.
- Lavin, M., Herendeen, P. S. y Wojciechowski, M. F. **2005**. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 575-594.
- Leitch, A. R. y Leitch, I. J. **2008**. Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. *Science* 320: 481-483.
- Leitch, A. R. y Leitch, I. J. **2012**. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants. *New Phytologist* 194: 629-646.
- Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. y Lock, M. (eds.) **2005**. *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, U. K.
- Liu, B., Chen, Ch., Li, X., Qi, L. y Han, S. **2006**. Karyotype analysis and physical mapping of 45S rDNA in eight species of *Sophora*, *Robinia*, and *Amorpha*. *Frontiers of Biology in China* 3: 290-294.
- LPWG [Legume PhylogenyWorking Group], **2013**. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62, 217-248.
- Manandhar, L. y Sakya, S. R. **2009**. Cytotaxonomy of *Smithia ciliata* Royle (Fabaceae). *J. Plant Sci.* 6: 111-113.
- Mangenot, S. y Mangenot, G. **1958**. Deuxieme liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses dicotylédones et monocotylédones d' Afrique Occidentales. *Bulletin du Jardin Botanique de l' État Bruxelles* 28: 315-329.

- Mangenot, S. y Mangenot, G. **1962**. Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétales, Le Botaniste* 25 (3-4): 411-447.
- Martins, M. B., Agostinetto, D., Fogliatto, S., Vidotto, F. y Andres, A. **2021**. *Aeschynomene* spp. Identification and weed management in rice fields in Southern Brazil. *Agronomy* 11: 453.
- McMahon, M. y Hufford, L. **2004**. Phylogeny of Amorpheae (Fabaceae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 91: 1219-1230.
- McMahon, M. M. y Sanderson, M. J. **2006**. Phylogenetic supermatrix analysis of GenBank sequences from 2228 papilionoid legumes. *Systematic Biology* 55, 818–836.
- Mendonça Filho, C. V., Forni-Martins, E. R. y Tozzi, M. G. A. **2002**. New chromosome counts in Neotropical *Machaerium* Pers. species (Fabaceae) and their taxonomic significance. *Caryologia* 55: 11-114.
- Miché, L., Moulin, L., Chaintreuil, C., Contreras-Jiménez, J. L., Munive-Hernández, J.-A., Villegas-Hernández, M. C., Crozier, F. y Béna, G. **2010**. Diversity analyses of *Aeschynomene* symbionts in Tropical Africa and Central America reveal that nod-independent stem nodulation is not restricted to photosynthetic bradyrhizobia. *Environmental Microbiology* 12: 2152-2164.
- Moore, R. J. **1977**. Index to plant chromosome numbers for 1973/74. *Regnum Vegetabile* 96: 1-257.
- Moraes, A. P., Vatanparast, M., Polido, C., Marques, A., Souza, G., Fortuna-Perez, A. P. y Eliana R. Forni-Martins, E. R. **2020**. Chromosome number evolution in dalbergioid legumes (Papilionoideae, Leguminosae). *Brazilian Journal of Botany*. Published online 18 Julio 2020.
- Paton, A. J., Brummitt, N., Govaerts, R., Harman, K., Hinchcliffe, S., Allkin, B. y Lughadha, E. N. **2008**. Towards target 1 of the global strategy for plant conservation: a working list of all known plant species – progress and prospects. *Taxon* 57: 602-611.
- Pennington, R. T., Lavin, M., Ireland, H., Klitgaard, B., Preston, J. y Hu, J.-M., **2001**. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26, 537-556.
- Poggio, L., Espert, S. M. y Fortunato, R. H. **2008**. Citogenética evolutiva en leguminosas americanas. *Rodriguésia* 59: 423-433.
- Polhill, R. M., Raven, P. H. y Stirton, C. H. **1981**. Evolution and systematics of the Leguminosae. *In* Polhill, R. M. y Raven, P. H. (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 1, 1-26. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Puttick, M. N., Clark, J. y Donoghue, P. C. J. **2015**. Size is not everything: rates of genome size evolution, not C-value, correlate with speciation in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 282: 20152289.
- Queiroz, L. P. y Cardoso, D. B. O. S. **2008**. A new species of *Aeschynomene* L. (Leguminosae, Papilionoideae) from a continental sand dune area in north-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 749-753.
- Ren, L., Huang, W. y Cannon, S. B. **2019**. Reconstruction of ancestral genome reveals chromosome evolution history for selected legume species. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.15770>

- Rodrigues, S. R., Corrêa, A. M., Forni-Martins, E. y Tozzi, A. M. G. A **2009**. Números cromossômicos em espécies de *Acosmium* Schott e *Leptolobium* Vogel (Leguminosae, Papilionoideae). *Acta Botanica Brasilica* 23: 902-906.
- Roulin, A., Auer, P. L., Libault, M., Schlueter, J., Farmer, A., May, G., Stacey, G., Doerge R. W. y Jackson, S. A. **2013**. The fate of duplicated genes in a polyploid plant genome. *The Plant Journal* 73, 143-153.
- Rudd, V. E. **1981**. Tribe 14. Aeschynomeneae (Benth.) Hutch. 1964. *In*: Polhill, R. M. y Raven, P. H. (eds.), *Advances in legume systematics. Proceedings of International Legume Conference, Kew. Part 1*: 347-354.
- Schrire, B., Lewis, G. y Lavin, M. **2005**. Biogeography of the Leguminosae. *In* Lewis, G. P., Schrire, B. D., MacKinder, B. y Lock, M. (eds.), *Legumes of the World*, Kew Publishing, 21-54.
- Senn, H. **1938**. Chromosome number relationships in the Leguminosae. *Bibliographia Genetica* 12: 175-336.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., de Pamphilis, C. W., Wall, P. K. y Soltis, P. S. **2009**. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96: 336-348.
- Soltis, P. S. y Soltis, D. E. **2009**. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60: 561-588.
- Sprent, J. L. **2001**. Nodulation in legumes. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Tank, D. C., Eastman, J. M., Pennell, M. W., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Hinchcliff, C. E., Brown, J. W., Sessa, E. B. y Harmon, L. J. **2015**. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications. *New Phytologist* 207, 454-467.
- Tapia-Pastrana, F. y Delgado-Salinas, A. 2020. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico. *Caryologia International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics*. <https://doi.org/10.13128/caryologia-949> . Just accepted.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14(1): 157-182.
- te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešova, M. y Pyšek, P. **2012**. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany* 109: 19-45.
- Thulin, M. y Lavin, M. **2001**. Phylogeny and biogeography of the *Ormocarpum* group (Fabaceae): a new genus *Zygocarpum* from the Horn of Africa region. *Systematic Botany* 26: 299-317.
- Turner, B. y Fearing, O. S. **1959**. Chromosome numbers in the Leguminosae. II. African species, including phyletic interpretations. *American Journal of Botany* 46: 49-57.
- Van de Peer, Y. **2011**. A mystery unveiled. *Genome Biology* 12: 113.
- Van de Peer, Y., Mizrachi, E. y Marchal, K. **2017**. The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews. Genetics* 18: 411-424.
- Vatanparast, M., Klitgaard, B. B., Adema, F. A. C. B., Pennington, R. T., Yahara, T. y Kajita, T. **2013**. First molecular phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia*: implications for infrageneric circumscription and biogeography. *South African Journal of Botany* 89: 143-149.

- Vieira, M. L. C., de Aguiar-Perecin, M. L. R. y Martins, P. S. **1993**. A cytotaxonomic study in twelve Brazilian taxa of *Stylosanthes* Sw., Leguminosae. *Cytologia* 58: 305-311.
- Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S., Mayrose, I., Greenspoon, P. B. y Rieseberg, L. H. **2009**. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 106 (33): 13875-13879
- Wojciechowski, M. F., Lavin, M y Sanderson, M. J. **2004**. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *MatK* gene resolves many well-supported subclados within the family. *American Journal of Botany* 91: 1846-1862.

Capítulo 4. Sistemática de *Aeschynomene* L. y *Ctenodon* Baill. (Leguminosae: Papilionoideae)

Con cerca de 770 géneros y más de 19,500 especies (Lewis et al., 2005, 2013; LPWG, 2013a), **Leguminosae** (Fabaceae nombre alternativo) es la tercera familia más grande de angiospermas en términos de números de especies después de Asteraceae y Orchidaceae y la segunda en términos económicos detrás de Poaceae (LPWG, 2017; Egan y Vatanparast, 2019).

Con una distribución cosmopolita, las leguminosas son elementos importantes en casi todos los biomas del planeta y ocurren aún en los hábitats más extremos (Schrire et al., 2005a, b). Constituyen elementos significativos en términos de diversidad y abundancia en bosques tropicales húmedos de África, Suramérica y Asia (Yahara et al., 2013), dominan bosques secos y sabanas a través de los trópicos (DRYFLOR, 2016; Egan y Vatanparast, 2019) y también ocurren en regiones mediterráneas, desérticas y templadas, en altas latitudes y elevaciones. Pueden ser grandes árboles tropicales emergentes con contrafuertes, pequeñas hierbas efímeras anuales, plantas anuales trepadoras o plantas perennes con zarcillos, arbustos del desierto, lianas leñosas y, menos comúnmente, especies acuáticas o sumergidas (LPWG, 2017).

Las leguminosas constituyen importantes cultivos para la alimentación ya que proporcionan fuentes altamente nutritivas de proteínas y micronutrientes que pueden beneficiar en gran medida la salud y los medios de subsistencia particularmente en países en desarrollo (Yahara et al., 2013). Representan aproximadamente el 27% de la producción mundial de cultivos primarios y ocupan el segundo lugar después de los cereales en valor económico y nutricional (Chaintreuil et al., 2018; Egan y Vatanparast, 2019). Han sido

domesticadas, junto con las gramíneas, en diferentes áreas del mundo desde los comienzos de la agricultura y han jugado un papel clave en su desarrollo temprano, pues muchas leguminosas son plantas pioneras que mejoran la fertilidad del suelo y moderan los ambientes hostiles (Gepts et al., 2005; Hancock, 2012; Chaintreuil et al., 2018). Las leguminosas también son especialmente importantes como forraje y abono verde tanto en zonas templadas como en regiones tropicales y son utilizadas por su madera, taninos, aceites y resinas, en la fabricación de barnices, pinturas, tintes y medicamentos y en el comercio hortícola (Graham y Vance, 2003; LPWG, 2017).

Es tal su importancia que la Asamblea General de las Naciones Unidas designó a 2016 como Año Internacional de las Leguminosas para promover el conocimiento de sus beneficios nutricionales, su importancia en la seguridad alimentaria, la agricultura sostenible, en la mitigación de la pérdida de biodiversidad y cambio climático. Tal éxito económico y ecológico de la familia de las leguminosas se debe, en gran parte, a la capacidad de la gran mayoría de sus 20,000 especies de desarrollar interacciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno, denominadas colectivamente como rizobios (Graham y Vance, 2003; Chaintreuil et al., 2018). El nódulo de la raíz es un órgano especializado de las leguminosas y su formación se inicia a través de la intercomunicación molecular entre bacteria y planta, lo que implica una interacción compleja y precisa entre el huésped y el simbiote con cambios en la señalización intracelular de la respuesta de defensa a la simbiosis (Beck et al., 2008; Nakagawa et al., 2011; Gu et al., 2016). Así, los rizobios producen moléculas señal, los factores Nod, cuyo reconocimiento específico por parte de la planta huésped es necesario para activar la formación de nódulos radiculares que corresponden a órganos simbióticos donde éstos se alojan. Dentro de los nódulos, los

rizobios reducen el nitrógeno atmosférico (N_2) en amonio (NH_4^+), una forma de nitrógeno que la planta puede usar para su desarrollo. Históricamente, dos leguminosas modelo *Medicago truncatula* y *Lotus japonicus* (Yahara et al., 2013) han sido utilizadas para investigar genéticamente este proceso y se han identificado muchos genes esenciales en el establecimiento de la nodulación (Oldroyd et al., 2011; Reid et al., 2011; Oldroyd, 2013).

Otro aspecto importante en Leguminosae es la simetría de sus flores, la cual abarca un intervalo completo desde flores radialmente simétricas (actinomorfas) a bilateralmente simétricas (zigomorfas) y flores asimétricas, las cuales están adaptadas a una amplia variedad de polinizadores tales como insectos, pájaros y murciélagos. Resumiendo, las leguminosas son morfológica, fisiológica y ecológicamente diversas y representan uno de los ejemplos más espectaculares de diversificación evolutiva en las plantas (LPWG, 2017).

En cuanto a sus relaciones evolutivas, en años recientes se ha alcanzado un amplio consenso y como una consecuencia de los numerosos análisis filogenéticos cuyos resultados mostraban un patrón consistente se propuso una nueva clasificación de las subfamilias en Leguminosae. Ahora LPWG (2017) se reconoce como autoridad para todos los nombres nuevos y la nueva clasificación sigue un enfoque Linneano, pero compatible y complementaria con las clasificaciones emergentes basadas en clados de las subfamilias individuales de las leguminosas (Wojciechowski, 2013). El nombrar a los clados libres de rangos dentro (y a través) de las subfamilias ya está bien establecido y aumenta su prevalencia en la literatura especializada sobre las leguminosas (por ejemplo el clado Dalbergioide, Lavin et al., 2001; el clado IR carente de repetición invertida, Wojciechowski et al., 2000; el clado Umtiza, Herendeen et al., 2003; el clado Acacia s. l., Miller et al.,

2014) y se seguirán nombrando clados importantes adicionales incluso después de que se establezca una clasificación de subfamilia y tribu estable y completamente desarrollada. Así, una combinación del enfoque Linneano y clasificaciones emergentes es complementaria y necesaria para lograr una clasificación de las leguminosas estable, flexible y útil (Wojciechowski, 2013).

La monofilia de Leguminosae está fuertemente respaldada en todos los análisis filogenéticos moleculares, independientemente del taxón o el muestreo de genes (ver LPWG, 2013a y referencias citadas; Koenen et al., 2020). De hecho, a pesar de la incertidumbre sobre sus parientes más cercanos (Dickison, 1981; APG III, 2009; Bello et al., 2009), la monofilia y el carácter distintivo de las leguminosas nunca se han cuestionado en términos de morfología desde que la familia se estableció por primera vez (Adanson, 1763; Jussieu, 1789; Polhill y Raven, 1981; Polhill, 1994; Lewis et al., 2005; Bello et al., 2012).

La característica morfológica más conspicua de la familia es, con algunas pocas excepciones, un carpelo superior único con un lóculo, una placentación marginal y, por lo general, dos o más óvulos, en dos hileras alternas en una sola placenta (Lewis et al., 2005). Sin embargo, los sistématas de leguminosas durante mucho tiempo han sido conscientes de la discrepancia entre la clasificación actual de las subfamilias y los resultados filogenéticos emergentes (Irwin, 1981; Käss y Wink, 1996; Doyle et al., 1997), más notablemente la conocida parafilia de la subfamilia Caesalpinioideae, así como la falta de monofilia de muchas tribus y subtribus. Esto significa que la estructura filogenética de la familia no se refleja directamente en la clasificación actual (Lewis et al., 2005). Por lo tanto, los biólogos de leguminosas que estudian determinados clados han utilizado nombres informales que

son biológicamente significativos y apropiados para sus preguntas de estudio, pero cuyo resultado ha sido una proliferación de clados nombrados informalmente y que si no están bien definidos pueden ser inconsistentes a través de los estudios y conducir a una confusión de nomenclatura (LPWG, 2013a, b; Wojciechowski, 2013). En Leguminosae tradicionalmente se identificaron tres subfamilias (**Caesalpinioideae**, **Mimosoideae** y **Papilionoideae**) consideradas durante mucho tiempo como grupos distintos y a menudo reconocidas en el rango de Familia (por ejemplo, Hutchinson, 1964; Cronquist, 1981).

La separación de las tres subfamilias tradicionales se basa esencialmente en un pequeño conjunto de caracteres florales conspicuos, particularmente en los patrones de estivación de los pétalos (imbricado ascendente en Caesalpinioideae vs. imbricado descendente en Papilionoideae vs valvado en Mimosoideae) y en la simetría floral (variable en Caesalpinioideae, radialmente simétrica, es decir, actinomorfa en Mimosoideae, bilateralmente simétrica (es decir, zigomorfa) en Papilionoideae. Sin embargo, ahora se sabe que muchas de estas características florales son homoplasias (Pennington et al., 2000).

Además, los resultados filogenéticos favorecen dar menos peso a la morfología floral porque es bastante propensa a modificación evolutiva y convergencia, especialmente en la transición de la simetría floral radial a simetría bilateral, la cual se puede alcanzar de diferentes maneras.

Al conjunto previo de filogenias densamente muestreadas (Luckow et al., 2003; Wojciechowski et al., 2004; Lavin et al., 2005; Bruneau et al., 2008; Simon et al., 2009; Cardoso et al., 2012, 2013), se adiciona el empleo de *matK* en una muestra casi completa de géneros que revela ahora con suficiente detalle la estructura filogenética general de la familia y permite evaluar adecuadamente las opciones y llegar a la mejor solución para

traducir el árbol filogenético en una nueva clasificación. Además, los principales clados resueltos en la filogenia *matK* también son totalmente apoyados en análisis de secuencia de genoma de plastidio completo.

La región génica del plástido *matK* ha sido ampliamente secuenciada a través de las leguminosas y en la mayoría de los linajes ha resultado suficientemente variable para producir clados bien apoyados. Así, por amplio consenso y luego de un muestreo de géneros casi completo (698 de los 765 actualmente reconocidos) y de cerca del 20% de las especies conocidas (3696) se ha propuesto una nueva clasificación en Leguminosae, que refleja la estructura filogenética consistentemente resuelta y reconoce seis subfamilias: la re circunscrita **Caesalpinioideae** DC., **Cercidoideae** Legume Phylogeny Working Group (stat. nov.), **Detarioideae** Burmeist., **Dialioideae** Legume Phylogeny Working Group (stat. nov.), **Duparquetioideae** Legume Phylogeny Working Group (stat. nov.), y **Papilionoideae** DC. (LPWG, 2017; Egan y Vatanparast, 2019). La tradicionalmente reconocida subfamilia Mimosoideae es un clado distinto anidado dentro de Caesalpinioideae y es referida informalmente como el clado mimosoide en espera de la próxima publicación formal tribal y/o basada en clados de la nueva Caesalpinioideae (LPWG, 2017). Además del soporte molecular, las seis subfamilias tienen soporte de datos morfológicos. Como se mencionó antes, esta nueva clasificación de Leguminosae representa una opinión consensuada de la comunidad internacional de sistemática en leguminosas que invoca compromiso y practicidad de uso. Las seis subfamilias tienen edades similares, todas aparentemente divergentes poco después de la primera aparición de la familia (Lavin et al., 2005; Bruneau et al., 2008; Simon et al., 2009; Koenen et al., 2020).

La propuesta del LPWG (2017) tiene como objetivo retener en la medida de lo posible la utilidad de los grupos conocidos y al mismo tiempo proponer una nueva clasificación que refleje correctamente las relaciones evolutivas y enfatice las características distintivas de cada una de las subfamilias. Para ello proporciona claves, descripciones taxonómicas para cada una de las subfamilias e ilustran la diversidad de flores y frutos a través de las mismas.

LPWG (2017) también ofrece para cada subfamilia una descripción taxonómica corta, resaltando las características diagnósticas de cada una. Igual que en el párrafo anterior éstas se reproducen para la subfamilia de interés:

Papilionoideae. Principalmente árboles desarmados, arbustos, lianas, hierbas y enredaderas; careciendo de nectarios extraflorales especializados sobre el pecíolo y raquis de la hoja, ocasionalmente estipulares, estipelares o nectarios bracteales, o pedúnculos hinchados y secretores de néctar, raramente en sépalos (*Erythrina* L.). Estípulas en posición lateral (muy raramente interpeciolar, en todas las especies de *Platymiscium* Vogel), libres o ausentes. Hojas en su mayoría par o imparipinnadas o palmati-compuestas, también comúnmente uni o trifoliolada, raramente bi o tetrafoliadas, nunca bipinnadas (palmati-pinnadas en *Rhynchosia ferulifolia* Benth. ex Harv.), ya sea pulvinadas o no, foliolos opuestos o alternos, a veces modificados en zarcillos, raramente filodíneos, estipelas presentes o ausentes. Inflorescencia principalmente racemosa, pseudoracemosa o paniculada, con menos frecuencia cimosa, espigada (espiciforme) o capitada, axilar o terminal, o flores solitarias; bractéolas usualmente presentes, raramente agrandadas, valvares, botones envolventes. Flores bisexuales, raramente unisexuales, generalmente bilateralmente simétricas, raramente asimétricas, de simetría radial o casi, raramente flores cleistógamas; hipanto presente o ausente; sépalos (3-) 5, unidos al menos en la base, a

veces el cáliz entero y dividiéndose en lóbulos irregulares o los lóbulos del cáliz dimórficos y algo petaloides; pétalos (0-) 5 (-6) y luego imbricados, corola principalmente papilionada, con el pétalo adaxial (= estandarte) más externo y más grande, usualmente se superpone a los pétalos laterales que a su vez se superponen a los pétalos quilla abaxiales o, en las especies de flores radialmente simétricas, corola con 5 pétalos pequeños o indiferenciados, menos frecuentemente un solo pétalo (estandarte) o todos los pétalos ausentes; estambres típicamente 10, raramente 9 o muchos, filamentos más comúnmente connados en una vaina o tubo, o filamento superior total o parcialmente libre a veces todos los filamentos libres, anteras uniformes o dimórficas, basifijas o dorsifijas, dehiscentes longitudinalmente; polen en mónadas, principalmente 3-colporado, 3-colpado o 3-porado; gineceo 1-carpelado, muy raramente 2-carpelado, 1-muchos óvulos. Fruto una vaina de 1 a muchas semillas, dehiscentes a lo largo de una o ambas suturas, o indehiscentes, o un lomento, sámara o drupa. Semillas usualmente con una testa dura, raramente cubierta, a veces con un arilo carnoso o sarcotesta, una válvula hilar compleja, el hilo y la lente alargados suelen estar presentes, pleurograma ausente; embrión generalmente curvado, rara vez recto. Vasos revestidos presentes en el xilema secundario; cuerpos de sílice ausentes; fibras septadas a veces presentes; todos los elementos (vasos, parénquima, haces) generalmente en estructura depositada. Nódulos de raíz generalmente presentes, ya sea indeterminados o determinados. $2n$ = más comúnmente 16, 18, 20, 22, pero también otros números registrados ($2n$ = 12, 14, 24, 26, 28, 30, 32, 38, 40, 48, 64, 84). Se reportaron isoflavonoides, flavonoides prenilados, indolizidina o alcaloides de quinolizidina. Aminoácidos no proteicos muy difundidos, algunos encontrados exclusivamente en la subfamilia (p. ej., Canavanina). Actualmente incluye 503 géneros y ca. 14,000 especies, casi cosmopolitas.

Aeschynomene L. es principalmente un género tropical con pocas especies que ocurren en zonas cálidas templadas y es un grupo importante dentro de las leguminosas papilionadas, con alrededor de 400 especies descritas y 161 aceptadas (Rudd, 1955; Fernandes, 1996; www.theplantlist.org/tpl/search?q=Aeschynomene); sin embargo el número se incrementa con especies recientemente descritas y se amplían las áreas de distribución para las ya reseñadas (Klitgaard y Lavin, 2005; Queiroz y Cardoso, 2008; Delgado-Salinas y Sotuyo, 2012; Souza et al., 2012; Silva y Antunes 2014; Antunes y Silva 2017, 2019; Cardoso et al., 2019, 2020). La mitad de ellas en el continente Americano, centro de origen del género (Chaintreuil et al., 2013; Tapia-Pastrana et al., 2020), desde la latitud 40° N a los 35° S en la vertiente Atlántica y desde 28° N hasta 17° S sobre la vertiente Pacífica, principalmente de México y Sudamérica (Rudd, 1955) y la otra mitad en las regiones tropicales de África (centro de diversificación secundaria), SE de Asia, Australia y las islas del Pacífico (LPWG, 2013; Arrighi et al., 2013; Chaintreuil et al., 2013). Las especies americanas fueron revisadas por Rudd (1955, 1989) quien reconoció 67 taxa, aunque estimaciones recientes sugieren 86 especies (Fernandes, 1996; Klitgaard y Lavin, 2005) la mitad de las cuales son hidrófitas en pantanos, praderas húmedas, cauces fluviales y arroyos y la otra mitad mesófitas y subxerófitas en sabanas, pinares, encinares, caatinga (Brasil), laderas rocosas, playas arenosas y lugares secos. *Aeschynomene* comprende herbáceas, arbustivas (anuales y perennes) y árboles de hasta 8 metros de altura y con un tallo basal de hasta 50 cm de ancho (e. g. *A. elaphroxylon*), con hojas compuestas pinnadas y flores papilionadas que generalmente se autopolinizan, aunque se presenta polinización cruzada por acción de abejas (Arrighi et al., 2014; Carleial et al., 2015). Por ejemplo, las tasas de autofecundación basadas en heterocigosidades oscilaron entre el 94,5% y el 100%, con una puntuación media del 98,7% para *A. evenia* (Chaintreuil et al., 2018). Los frutos son lomentos que

derivan de un solo carpelo y los foliolos son sensibles a la luz y en ocasiones al tacto o al movimiento mecánico brusco (Rudd, 1955; Queiroz y Cardoso, 2008; Arrighi et al., 2014; observaciones personales de F T-P). El polimorfismo fenotípico es común en las especies del género (Rudd, 1955; Arrighi et al., 2013; Tapia-Pastrana et al., 2020).

El género *Aeschynomene* pertenece a la tribu Aeschynomeneae (Benth.) Hutch., sin embargo, los análisis moleculares lo ubican en Dalbergieae (Lavin et al., 2001; Wojciechowski et al., 2004) en un grupo monofilético referido como las leguminosas dalbergioides, un grupo grande, mayormente pantropical de papilionoides caracterizado por la presencia del nódulo de raíz tipo Aeschynomeneae (Lavin et al., 2001; Sprent, 2001).

Rudd (1955) reconoció en *Aeschynomene* un grupo natural que en América está conformado por dos subgéneros: *Aeschynomene*, especies predominantemente hidrófitas, anuales o perennes que exhiben estípulas peltadas y *Ochopodium* (Vogel) J. Leonard, perennes mesófitas y subxerófitas con estípulas basifijas. No obstante, filogenias basadas en caracteres moleculares muestran que *Aeschynomene* es un grupo parafilético con especies que se anidan en dos clados bien apoyados (Lavin et al., 2001; Ribeiro et al., 2007; Cardoso et al., 2012) y morfológicamente bien diferenciados por un conjunto de caracteres tales como el tipo de estípulas y la forma del cáliz (Rudd, 1955). Así, *Ochopodium* (el grupo con estípulas basifijas) está más relacionado con el género *Machaerium* que con el subgénero *Aeschynomene* y con *Dalbergia* (Lavin et al., 2001; Ribeiro et al., 2007) y debe ser elevado a la categoría de género (Ribeiro et al., 2007) como un grupo hermano de *Machaerium* Pers., que junto con *Dalbergia* y *Diphysa*, entre otros, cuestionan la monofilia y tienen representantes en México. Además, estudios morfológicos sobre ontogenia floral y morfología de plántulas también apoyan la segregación filogenética de *Ochopodium*

(Sampaio et al., 2013; Rodrigues et al., 2019). En un estudio citogenético que incluyó especies de ambos subgéneros Tapia-Pastrana et al. (2020) sobrepusieron cariotipos en un árbol filogenético reciente y observaron una correspondencia entre la morfología, la filogenia y las características citogenéticas de los taxones incluidos en el subgénero *Aeschynomene*. En contraparte, las especies de *Ochopodium* exhibieron una notable heterogeneidad de cariotipo. A pesar del muestreo limitado de taxones, los patrones de variación cromosómica y del desarrollo floral, así como la morfología de plántulas añaden más apoyo al carácter distintivo de *Aeschynomene* subgen. *Ochopodium* de las especies restantes de *Aeschynomene*. Más aún, Cardoso et al. (2020) reuniendo los datos de secuencia de ADN más completos (ITS / 5.8S ribosomal nuclear, el intrón trnL de los genes plástidos y *matK* que codifica proteína), muestreados de manera representativa tanto en *Aeschynomene* como en *Dalbergia* y *Machaerium*, así como todos los géneros actualmente aceptados de las dalbergioides confirmaron inequívocamente la no monofilia de *Aeschynomene* y que *A. subgen. Aeschynomene* es parafilético con respecto a los géneros principalmente africanos *Bryaspis*, *Cyclocarpa*, *Geissaspis*, *Humularia*, *Kotschya* y *Smithia*, así como al género monotípico sudamericano *Soemmeringia*. Además, el clado que comprende a las especies americanas tradicionalmente incluidas en *A. subg. Ochopodium* (con predilección ecológica por las sabanas neotropicales propensas a incendios y a bosques tropicales estacionalmente secos) se eleva a rango genérico, restableciendo el género *Ctenodon* Baill. 1870 (Cardoso et al., 2020).

Por otro lado, Chaintreuil et al. (2013) utilizaron secuencias ITS y *trnL*, para mostrar que las especies de hábitat acuático y semiacuático de *Aeschynomene* (series taxonómicas Indicae y Sensitivae) conforman un clado monofilético conocido como grupo

Nod-independiente, mientras que *A. americana* (serie Americanae) forma parte del clado Americano que incluye hidrófitas Nod-dependientes, pero que no nodulan en tallos.

Por otra parte, la delimitación del subgénero *Aeschynomene* también es problemática debido a que morfológicamente se encuentra estrechamente relacionado a otros géneros tales como *Soemmeringia*, *Cyclocarpa*, *Kotschya*, *Smithia*, *Geissaspis*, *Bryaspis* y *Humularia* (Rudd, 1989). Tales relaciones de cercanía fueron recientemente confirmadas por análisis de secuencias de ADN (Lavin et al., 2001; Ribeiro et al., 2007; Cardoso et al., 2020).

México cuenta con 31 especies y entidades infraespecíficas (incluidos varios endemismos) distribuidas en ambas vertientes así como en el centro del país (Tapia-Pastrana et al., 2020). Las correspondientes al subgén. *Aeschynomene* se incluyen en tres de las cinco series taxonómicas que conforman al grupo (Americanae, plantas subacuáticas con requerimientos edáficos flexibles; Sensitivae e Indicae, predominantemente hidrófitas). Las correspondientes al subgén. *Ochopodium* (*Ctenodon*) se incluyen en tres de las cuatro series que lo constituyen (Pleuronerviae, Scopariae y Viscidulae) y ocupan por lo general hábitats méxicos y subxéricos (Rudd, 1955; Fernandes, 1996).

La importancia económica de *Aeschynomene* crece ya que algunas especies son profusamente noduladas en raíces y tallos y se utilizan como forraje verde y en la actividad apícola (Alazar y Becker, 1987; Fernandes, 1996; Lavin et al., 2001; Souza et al., 2012; Arrighi et al., 2013; Polido et al., 2014) y otras muestran tolerancia a suelos de baja fertilidad (Jones et al., 2000). Variedades mejoradas se introducen en diversos países como leguminosas forrajeras (Bishop et al., 1995) aunque también se consideran malezas (Leme y Scremin-Dias, 2014).

Por otra parte, ampliar la comprensión de los mecanismos moleculares subyacentes a la simbiosis de fijación de nitrógeno requiere descubrir la diversidad de procesos de nodulación que se encuentran en otras especies de leguminosas (Sprent, 2007; Sprent y James, 2008). En esta línea, el género *Aeschynomene* representa un grupo de interés mayor, ya que contiene varias características simbióticas originales. *Aeschynomene* fue inicialmente conocido por la capacidad de diferentes especies para desarrollar nódulos en el tallo además de los típicos nódulos de raíz (Hagerup, 1928). Actualmente este género contiene a la mayoría de las especies noduladas en tallo descritas hasta ahora. La nodulación del tallo es poco frecuente en las leguminosas y se comparte con pocas especies hidrófitas de los géneros *Sesbania*, *Neptunia* y *Discolobium*, pero está muy extendida entre las especies de *Aeschynomene* semiacuáticas (Boivin et al., 1997; Chaintreuil et al., 2013; Chaintreuil et al., 2016). Además, algunos bradyrhizobia aislados de los nódulos del tallo de *Aeschynomene* exhiben una actividad fotosintética clave en el proceso, suministrando energía directamente a la bacteria que puede utilizarla para la fijación biológica del nitrógeno (Giraud et al., 2000, 2002), lo que permite a la planta crecer bien y producir semillas ricas en proteínas en la ausencia de fertilizantes nitrogenados en suelos (Chaintreuil et al., 2013). Por ejemplo, se ha mostrado en *Aeschynomene sensitiva* que la actividad fotosintética de estos Bradyrhizobia facilita la sobrevivencia *ex planta* y la infectividad (Giraud et al., 2000). Aún más destacado fue el descubrimiento de que algunos bradyrhizobia fotosintéticos carecen tanto de los genes canónicos nodABC necesarios para la síntesis de los factores Nod, las moléculas señal producidas por todos los otros rhizobia, considerados indispensables para el inicio de nódulos simbióticos en leguminosas así como de un sistema de secreción tipo III (T3SS) conocido en otros rizobios para activar o modular la nodulación (Giraud et al., 2007; Chaintreuil et al., 2013; Okazaki et al., 2013,

2016). Esto condujo a un nuevo paradigma que implica un diálogo molecular distinto en el cual un proceso simbiótico alternativo entre los rizobios y las leguminosas desencadena de manera eficiente la constitución de nódulos en una forma independiente de factores Nod. La nodulación en tallo en *Aeschynomene* pudo haber evolucionado en un proceso de dos pasos o etapas, primero con una predisposición genética para producir raíces adventicias a todo lo largo del tallo. *Rhizobia* coloniza el tallo vía fisuras epidérmicas (cracks) generadas por la emergencia de los primordios de raíces adventicias capaces de perforar la capa epidermal y formar en su base una cavidad anular en las que las bacterias pueden multiplicarse fácilmente (Boivin et al., 1977; Sprent, 1989; Boogerd y van Rossum, 1997; Giraud et al., 2000). Una segunda mutación (aún desconocida) provoca que durante el proceso de infección bacteriana en *Aeschynomene* el establecimiento de nódulos excluya la formación de hebras de infección desde donde las bacterias son liberadas dentro de unidades adheridas a las membranas del huésped llamadas simbiosomas para convertirse, luego de sintetizar la enzima nitrogenasa, en bacterioides. Esta mutación que debió suceder varias veces, pudo haber afectado a los varios clados en los que se establecen las especies que verdaderamente nodulan en tallo (Sprent et al., 2013).

Análisis de secuencia de ARN y de genética inversa (donde a partir de un fragmento de ADN clonado y/o secuenciado se investiga sobre su función biológica, el fenotipo resultante, alterando dicho ADN mediante mutación) han revelado que algunos determinantes simbióticos identificados en *Medicago* y *Lotus* están reclutados en el proceso Nod-independiente de *Aeschynomene*, pero varios genes clave involucrados en el reconocimiento bacteriano, en la infección simbiótica y en la funcionalidad del nódulo no se expresan durante la nodulación de la raíz (Chaintreuil et al., 2016).

En este sentido, destacan dos trabajos donde se utilizan técnicas moleculares que muestran que las especies de *Aeschynomene* que nodulan en tallo se agrupan en un clado filogenético conocido desde entonces como el clado Nod-independiente y también señalan la existencia de series poliploides que involucran a diferentes especies del mismo, la presencia de nuevos taxa crípticos y especies hermanas (Arrighi et al., 2012, 2014).

Una consecuencia directa de estas investigaciones es la propuesta de *Aeschynomene evenia* C. Wright como especie modelo de leguminosas para esclarecer el proceso simbiótico rhizobium-leguminosa, independiente de los genes canónicos de nodulación (Nod-independientes) lo que permitirá conocer los determinantes moleculares de este proceso, con importantes implicaciones en estrategias de ingeniería de nódulos (Arrighi et al., 2012, 2013). Actualmente, *A. evenia* está siendo sometida a un análisis completo de la secuencia del genoma y se prevé en un futuro cercano la identificación de nuevos determinantes genéticos simbióticos (Chaintreuil et al., 2018). Los atributos de esta especie son: un genoma diploide pequeño $2n = 20$, 415 Mb/1C, auto compatibilidad y abundante producción de semilla todo el año (Arrighi et al., 2012, 2013).

Desde el punto de vista citogenético, en *Aeschynomene* existe acuerdo en relación al número básico $x = 10$ (Bir y Kumari, 1977; Coleman y Demenezes, 1980; Bairiganjan y Patnaik, 1989) y $2n = 20$ para la mayoría de las especies (Vanni, 1983; Seijo y Vanni, 1999; Kumari y Bir, 1990; Renard et al., 1983). Sin embargo, la propuesta de *A. evenia* como leguminosa modelo en genética (Arrighi et al., 2012) generó un renovado interés por sus cogenéricas particularmente aquellas que nodulan en tallo. Resaltan dos investigaciones realizadas en especies americanas del clado Nod-independiente y en africanas que también nodulan en tallo pero reconocidas como Nod-dependientes. En el primero Arrighi et al.

(2014) combinan estudios de secuenciación molecular con estudios genéticos y citogenéticos, donde además de cuantificar el contenido de ADN nuclear se aportan algunas tallas cromosómicas. Dicha investigación se enfocó principalmente a analizar el papel de la poliploidía en la especiación de *Aeschynomene* con particular énfasis en la pantropical *A. indica*. Este trabajo, además de incluir taxa norteamericanos y proporcionar nuevos registros de números cromosómicos, reveló eventos múltiples de hibridación/poliploidización, resaltando el papel prominente de la alopoliploidía en la radiación de las *Aeschynomene* Nod-independientes. El segundo estudio (Chaintreuil et al., 2016) se centró en analizar el papel de la poliploidía y su impacto en la evolución de las especies de *Aeschynomene* en África. Este estudio resaltó por un lado, el origen alopoliploide de *A. afraspera* ($2n = 8x = 80, 76$) y de *A. schimperi* ($2n = 4x = 28; 2n = 8x = 56$) y por otro lado, diez registros de disploidías decrecientes ($2n = 28, 38, 56, 76$). Además se mostró mediante la combinación de recuentos cromosómicos y filogenias de genes nucleares de secuencia simple, la ocurrencia de dos rondas de poliploidización luego de la divergencia de un taxa diploide, probablemente *A. evenia*.

Finalmente, en un intento para posibilitar el uso eficiente de la variación natural en estudios genéticos de nodulación Chaintreuil et al. (2018) examinaron la diversidad genética en una colección de 226 accesiones de *Aeschynomene* Nod-independientes que abarcan el rango de distribución de todas las especies de este clado y mediante una combinación de filogenias moleculares (usando la regiones ITS ribosomal nuclear y genotipado con marcadores SSR microsatélites para la obtención de patrones de diversidad genética), citogenética y experimentos de hibridación establecen las relaciones genéticas y diferenciación entre los taxones incluidos. Esta investigación sobre el clado Nod-

independiente, grupo principalmente tropical y subtropical, con 13 especies americanas, tres de amplia distribución, dos africanas y una australiana confirma una conclusión previa que indica que América es su centro de origen y diversificación, pero que varios segregados subsecuentemente evolucionaron en otros continentes (Chaintreuil et al., 2013). Además muestra que los citotipos y genotipos de especies que exhiben una pronunciada diferenciación genética están geográficamente estructurados (*A. evenia*, *A. indica* y *A. sensitiva*) lo que significa que a cada linaje le corresponde un área geográfica determinada. En el nivel intraespecífico también se descubrió que los genotipos representaban grupos geográficamente definidos. Por ejemplo, *A. evenia* mostró un alto nivel de estructura genética con 5 genotipos americanos y 2 africanos. En cuanto a las relaciones filogenéticas se pueden inferir de un árbol de NJ (Neighbor Joining, como método de agrupamiento) basado en SSR, que los genotipos africanos parecen haber divergido después de una migración transatlántica reciente de los Neotrópicos.

Esta caracterización en profundidad de una colección de germoplasma de *Aeschynomene* Nod-independiente identificó cuatro linajes principales y descubrió la diversidad y estructura genética a diferentes escalas: citotipos, especies y genotipos. Asimismo, dada su alta variabilidad, los marcadores SSR mostraron ser una herramienta poderosa para resaltar subdivisiones putativas en diferentes especies de *Aeschynomene* que sirvieron para definir genotipos delineados únicamente sobre la base de datos de marcadores moleculares que corresponden a subgrupos geográficamente basados. Por lo tanto, la estructura genética de los taxones *Aeschynomene* parece reflejar la distribución eco-geográfica de los genotipos asociados, una situación ya descrita para otras plantas, incluyendo lenteja (*Lens culinaris*), tomate (*Solanum lycopersicum*), guisante o garbanzo

(*Cajanus cajan*) y pasto varilla (*Panicum virgatum*) (Blanca et al., 2012; Kassa et al., 2012; Lu et al., 2013; Wong et al., 2015; Khazaei et al., 2016).

Además, los genes nucleares de copia baja y los patrones de diversidad de microsatélites iluminaron la base genética de los taxones diploides y poliploides de *Aeschynomene*: todos son predominantemente autógamos y tienen una herencia disómica simple, dos atributos favorables en genética (Chaintreuil et al., 2018). Como fue bien vislumbrado por Chaintreuil et al. (2013) y confirmado por Cardoso et al. (2020) el género *Aeschynomene* es complejo, una colección entremezclada de distintos linajes evolutivos, que incluye posiblemente más de 180 especies y que a la luz de los taxa de reciente descripción como *A. graminoides* y *A. simplicifolia*, llamativas ambas por ser aparentemente áfila y unifoliada, respectivamente (Lewis, 1992), *A. sabulicola* (Queiroz y Cardoso, 2008) *A. sousae* (Delgado-Salinas y Sotuyo, 2012), *Aeschynomene veadeirana* (Silva y Antunes, 2014), *Aeschynomene fluvialis* (Antunes y Silva, 2017) *Aeschynomene eridesii* (Antunes y Silva, 2019) y *A. chicocesariana*, también unifoliada (Cardoso et al., 2019) su número seguirá cambiando. Si varias especies de *Aeschynomene* deben transferirse a otros géneros existentes o restablecer algunos ya propuestos, o contrariamente, si otros géneros deben incluirse en un género *Aeschynomene* más grande aún es una cuestión abierta (Chaintreuil et al., 2013; Cardoso et al., 2020).

Referencias

- Adanson, M. **1763**. *Familles des plantes*, vol. 2. Paris: chez Vincent. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.271>
- Alazar, D. y Becker M. **1987**. *Aeschynomene* as green manure for rice. *Plant and Soil* 101: 141-143.
- Antunes, L. L. C. y Silva, M. J. **2017**. New amphibious species of *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae, Dalbergieae) from the North Region of Brazil. *Systematic Botany* 42: 823-829.

- Antunes, L. L. C. y Silva, M. J. **2019**. *Aeschynomene eridesii* (Leguminosae, Papilionoideae, Dalbergiae), a new species from seasonally flooded environments of Brazil. *Phytotaxa* 424: 123-129.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) III **2009**. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of Linnean Society* 161: 105-121.
- Arrighi, J. F., Cartieaux, F., Brown, S. C., Rodier-Goud, M., Boursot, M., Fardoux, J., Patrel, D., Gully, D., Fabre, S., Chaintreuil, C. y Giraud, E. **2012**. *Aeschynomene evenia*, a model plant for studying the molecular genetics of the Nod-independent rhizobium-legume symbiosis. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 25: 851-861.
- Arrighi, J-F., Cartieaux, F., Chaintreuil, C., Brown, S., Boursot, M. y Giraud, E. **2013**. Genotype delimitation in the nod-independent model legume *Aeschynomene evenia*. *PLoS One* 8 (5).
- Arrighi, J-F., Chaintreuil, C., Cartieaux, F., Cardi, C., Rodier-Goud, M., Brown, S. C., Boursot, M., D'Hont, A., Dreyfus, B. y Giraud, E. **2014**. Radiation of the Nod-independent *Aeschynomene* relies on multiple allopolyploid speciation events. *New Phytologist* 201: 1457-1468.
- Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. **1989**. Chromosomal evolution in Fabaceae. *Cytologia* 54: 51-64.
- Beck, S., Marlow, V. L., Woodall, K., Doerrler, W. T., James, E. K. y Ferguson, G. P. **2008**. The *Sinorhizobium meliloti* MsbA2 protein is essential for the legume symbiosis. *Microbiology* 154: 1258-1270.
- Bello, M. A., Bruneau, A., Forest, F. y Hawkins, J.A. **2009**. Elusive relationships within order Fabales: Phylogenetic analyses using *matK* and *rbcL* sequence data. *Systematic Botany* 34: 102-114.
- Bello, M. A., Rudall, P. J. y Hawkins, J. A. **2012**. Combined phylogenetic analyses reveal interfamilial relationships and patterns of floral evolution in the eudicot order Fabales. *Cladistics* 28: 393-421.
- Bir, S. S. y Kumari, S. **1977**. Evolutionary status of Leguminosae from Pachmarhi, central India. *Nucleus* 20: 94-98.
- Bishop, H. G., Cook, B. G., Hopkinson, J. M. y Hilder, T. B. **1995**. *Aeschynomene americana* L. (American jointvetch) cv. Lee. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 35: 122-123.
- Blanca, J., Cañizares, J., Cordero, L., Pascual, L., Diez, M. J. y Nuez, F. **2012**. Variation revealed by SNP genotyping and morphology provides insight into the origin of the tomato. *PLoS One* 7(10):e48198.
- Boivin, C., Ndoye, I., Molouba, F., de Lajudie, P., Dupuy, N. y Dreyfus, B. **1997**. Stem nodulation in legumes: diversity, mechanisms, and unusual characteristics. *Critical Reviews in Plant Sciences* 16: 1-30.
- Boogerdt, F. C. y van Rossum, D. **1997**. Nodulation of groundnut by *Bradyrhizobium*: a simple infection process by crack entry. *FEMS Microbiology Reviews* 21: 5-27.
- Bruneau, A., Mercure, M., Lewis, G. P. y Herendeen, P. S. **2008**. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. *Botany* 86: 697-718.
- Cardoso, D. B. O. S., Mattos, C. M. J., Filardi, F., Delgado-Salinas, A., Lavin, M., de Moraes, P. L. R., Tapia-Pastrana, F. y de Lima, H. C. **2020**. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*. *Neodiversity* 13: 1-38.

- Cardoso, D., Pennington, R. T., Queiroz, L. P. de, Boatwright, J. S., Van Wyk, B.-E., Wojciechowski, M. F. y Lavin, M. **2013**. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89: 58-75.
- Cardoso, D., Queiroz, L. P. de, Pennington, R. T., Lima, H. C. de, Fonty, E., Wojciechowski, M. F. y Lavin, M. **2012**. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99: 1991-2013.
- Cardoso, D. B. O. S., Ramos, G., São-Mateus, W. M. B. y Queiroz, L. P. **2019**. *Aeschynomene chicoesariana*, a striking new unifoliolate legume species from the Brazilian Chapada Diamantina and its phylogenetic placement in the Dalbergioid clade. *Systematic Botany* 44: 810-817.
- Carleial, S., Delgado-Salinas, A., Domínguez, C. A. y Terrazas, T. **2015**. Reflexed flowers in *Aeschynomene amorphoides* (Fabaceae: Faboideae): a mechanism promoting pollination specialization? *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 657-666.
- Chaintreuil, C., Arrighi, J-F., Giraud, E., Miché, L., Moulin, L., Dreyfus, B., Munive-Hernández, J-A., Villegas-Hernández, M. C. y Béna, G. **2013**. Evolution of symbiosis in the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 200: 1247-1259.
- Chaintreuil, C., Rivallan, R., Bertioli, D. J., Klopp, C., Gouzy, J., Courtois, B., Leleux, P., Martin, G., Rami, J-F., Gully, D., Parrinello, H., Séverac, D., Patrel, D., Fardoux, J., Ribière, W., Boursot, M., Cartieaux, F., Czernic, P., Ratet, P., Mournet, P., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2016**. A gene-based map of the Nod factor-independent *Aeschynomene evenia* sheds new light on the evolution of nodulation and legume genomes. *DNA Research* 23(4): 365-376.
- Chaintreuil, C., Perrier, X., Martin, G., Fardoux, J., Lewis, G. P., Brottier, L., Rivallan, R., Gomez-Pacheco, M., Bourges, M., Lamy, L., Thibaud, B., Ramanankierana, H., Randriambanona, H., Vandrot, H., Mournet, P., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2018**. Naturally occurring variations in the nod-independent model legume *Aeschynomene evenia* and relatives: a resource for nodulation genetics. *BMC Plant Biology* 18:54
- Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. **1980**. Chromosome numbers in Leguminosae from the State of Sao Paulo, Brazil. *Rhodora* 82: 475-481.
- Cronquist, A. **1981**. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press.
- Delgado-Salinas, A. y Sotuyo, S. **2012**. A new species of *Aeschynomene* (Papilionoideae: Dalbergieae) from Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 329-333.
- Doyle, J. J., Doyle, J. L., Ballenger, J. A., Dickson, E. E., Kajita, T. y Ohashi, H. **1997**. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: Taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541-554.
- Dickson, W. C. **1981**. The evolutionary relationships of the Leguminosae. Pp. 35-54 in: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 1. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- DRYFLOR. **2016**. Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387.
- Egan, A. N. y Vatanparast, M. **2019**. Advances in legume research in the genomics era.

- Australian Systematic Botany 32: 459-483.
- Fernandes, A. **1996**. O táxon *Aeschynomene* no Brasil. - Fortaleza: Edições UFC. Brasil.
- Gepts, P., Beavis, W. D., Brummer, E. C., Shoemaker, R. C., Stalker, H. T., Weeden, N. F. y Young, N. D. **2005**. Legumes as a model plant family: Genomics for food and feed report of the crosslegume advances through genomics conference. *Plant Physiology* 137: 1228-1235.
- Giraud, E., Hannibal, L., Fardoux, J., Vermeglio, A. y Dreyfus, B. **2000**. Effect of *Bradyrhizobium* photosynthesis on stem nodulation of *Aeschynomene sensitiva*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.* 97: 14795-14800.
- Giraud, E. y Fleischman, D. **2002**. Nitrogen-fixing symbiosis between photosynthetic bacteria and legumes. *Photosynthesis Research* 82: 115-130.
- Giraud, E., Moulin, L., Vallenet, D., Barbe, V., Cytryn, E., Avarre, J. C. et al. **2007**. Legumes symbioses: absence of nod genes in photosynthetic bradyrhizobia. *Science* 316 (5829): 1307-1312.
- Graham, P. H. y Vance, C. P. **2003**. Legumes: importance and constraints to greater use. *Plant Physiology* 131: 872-877.
- Gu, Y., Xing, S. y He, C. **2016**. Genome-wide analysis indicates lineage-specific gene loss during Papilionoideae evolution. *Genome Biology and Evolution* 8(3): 635-648.
- Hancock, J. F. **2012**. *Plant evolution and the origin of crop species*, ed. 3. Wallingford, U.K. y Cambridge, U.S.A.: CAB International.
- Hagerup, O. **1928**. En hygrofil baelgplante (*Aeschynomene aspera* L.) med bakterieknolde paa staenglen. *Dansk Botanisk Arkiv* 14: 1-9.
- Herendeen, P. S., Lewis, G. P. y Bruneau, A. **2003**. Floral morphology in caesalpinoid legumes: Testing the monophyly of the “*Umtiza*” clade. *International Journal of Plant Science* 164: S393-S407.
- Hutchinson, J. **1964**. *The genera of flowering plants (Angiospermae)*, vol. 1. Oxford: Oxford University Press.
- Irwin, H. S. **1981**. Preface. Pp. vii-xi in: Polhill, R. M. y Raven, P. H. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 1. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Jones, R. M., McDonald, C. K., Clements, R. J. y Bunch, G. A. **2000**. Sown pastures in subcostal south-eastern Queensland: pasture composition, legume persistence and cattle live weight gain over 10 years. *Tropical Grasslands* 34: 21-37.
- Jussieu, A. L. de. **1789**. *Genera plantarum*. Parisiis [Paris]: apud viduam Herissant et Theophilum Barrois.
- Kassa, M. T., Penmetsa, R. V., Carrasquilla-Garcia, N., Sarma, B. K., Datta, S., Upadhyaya, H. D., Varshney, R. K., von Wettberg, E. J. y Cook, D. R. **2012**. Genetic patterns of domestication in pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) and wild *Cajanus* relatives. *PLoS One* 7(6):e39563.
- Käss, E. y Wink, M. **1996**. Molecular evolution of the Leguminosae: Phylogeny of the three subfamilies based on *rbcL*-sequences. *Biochemical Systematics and Ecology* 24: 365-378.
- Khazaei, H., Caron, C. T., Fedoruk, M., Diapari, M., Vandenberg, A., Coyne, C. J. et al. **2016**. Genetic diversity of cultivated lentil (*Lens culinaris* Medik.) and its relation to the World's agro-ecological zones. *Frontiers in Plant Science* 7: 1093.

- Klitgaard, B. B. y Lavin, M. **2005**. Tribe Dalbergieae sensu lato. In: Lewis GP, Schrire BD, Mackinder BA, Lock JM, eds. *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, London, UK: Kew Publishing, 306-335.
- Koenen, E. J. M., Ojeda, D., Steeves, R., Migliore, J., Bakker, F. T., Wieringa, J. J., Kidner, C., Hardy, O. J., Pennington, R. T., Bruneau, A. y Hughes, C. E. **2020**. Large-scale genomic sequence data resolve the deepest divergences in the legume phylogeny and support a near simultaneous evolutionary origin of all six subfamilies. *New Phytologist* 225: 1355-1369.
- Kumari, S. y Bir, S. S. **1990**. Karyomorphological evolution in Papilionaceae. *The Journal of Cytology and Genetics* 25: 173-219.
- Lavin, M., Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Sprent, J. I., Lima, H. C. de y Gasson, P. E. **2001**. The Dalbergioid legumes (Fabaceae): Delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88: 503-533.
- Lavin, M., Herendeen, P. S. y Wojciechowski, M. F. **2005**. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 575-594.
- Leme, F. M. y Scremin-Dias, E. **2014**. Ecological interpretations of the leaf anatomy of amphibious species of *Aeschynomene* L. (Leguminosae-Papilionoideae). *Brazilian Journal of Biology* 74: 41-51.
- Lewis, G. P. **1992**. Two new species of *Aeschynomene* (Leguminosae: Papilionoideae) from Brazil. *Kew Bulletin* 47: 141-145.
- Lewis, G., Schrire B., Mackinder, B. y Lock, M. (eds.). **2005**. *Legumes of the World*. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lewis, G. P., Schrire, B. D., Mackinder, B. A., Rico, L. y Clark, R. A. **2013** linear sequence of legume genera set in a phylogenetic context: A tool for collections management and taxon sampling. *South African Journal of Botany* 89: 76-84.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. **2013a**. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62: 217-248.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group **2013b**. Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany* 89: 3-9.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. **2017**. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66 (1): 44-77.
- Lu, F., Lipka, A. E., Glaubitz, J., Elshire, R., Cherney, J. H., Casler, M. D., Buckler, E. S. y Costich, D. E. **2013**. Switchgrass genomic diversity, ploidy, and evolution: novel insights from a network-based SNP discovery protocol. *PLoS Genet* 9(1):e1003215.
- Luckow, M., Miller, J. T., Murphy, D. J. y Livshultz, T. **2003**. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. Pp. 197-220 in: Klitgaard, B.B. y Bruneau, A. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 10, *Higher level systematics*. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Miller, J. T., Seigler, D. y Mishler, B. D. **2014**. A phylogenetic solution to the *Acacia* problem. *Taxon* 63: 653-658.
- Nakagawa T, Kaku, H., Shimoda, Y., Sugiyama, A., Shimamura, M., Takanashi, K., Yazaki, K., Aoki, T., Shibuya, N. y Kouch, H. **2011**. From defense to symbiosis:

- limited alterations in the kinase domain of LysM receptor-like kinases are crucial for evolution of legume-*Rhizobium* symbiosis. *The Plant Journal* 65: 169-180.
- Okazaki, S., Kaneko, T., Sato, S. y Saeki, K. **2013**. Hijacking of leguminous nodulation signaling by the rhizobial type III secretion system. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)* 110: 17131-17136.
- Okazaki, S., Tittabutr, P., Teulet, A., Thouin, J., Fardoux, J., Chaintreuil, C. et al. **2016**. *Rhizobium*-legume symbiosis in the absence of nod factors: two possible scenarios with or without the T3SS. *International Society for Microbial Ecology Journal* 10: 64-74.
- Oldroyd, G. E. D. **2013**. Speak, friend, and enter: signaling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews Microbiology* 11: 252-263.
- Oldroyd, G. E. D., Murray, J. D., Poole, P. S. y Downie, J. A. **2011**. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annual Review of Genetics* 45: 119-144.
- Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Ireland, H. y Lavin, M. **2000**. New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. Pp. 233-248 in: Herendeen, P.S. y Bruneau, A. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 9. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Polhill, R. M. **1994**. Pp. xxxv-lvii in: Bisby, F.A., Buckingham, J. y Harbourne, J.B. (eds.), *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*, vol. 1, *Plants and their constituents*. London: Chapman and Hall.
- Polhill, R.M. y Raven, P.H. (eds.) **1981**. *Advances in legume systematics*, part 1. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Polido, C. A., Mantello, C. C., Moraes, A. P., Souza, A. P. y Forni-Martins, E. R. **2014**. Microsatellite in *Aeschynomene falcata* (Leguminosae): diversity, cross-amplification, and chromosome localization. *Genetics and Molecular Research* 13: 10390-10397.
- Queiroz, L. P. y Cardoso, D. B. **2008**. A new species of *Aeschynomene* L. (Leguminosae: Papilionoideae) from a continental sand dune area in northern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 749-753.
- Renard, R., Lambinon, J., Reekmans, M., Veken, P. V. y Govaert, M. **1983**. Nombres chromosomiques de quelques Angiospermes du Rwanda, du Burundi et du Kenya. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 53: 342-371.
- Reid, D. E., Ferguson, B. J., Hayashi, S., Lin, Y. H. y Gresshoff, P. M. **2011**. Molecular mechanisms controlling legume autoregulation of nodulation. *Annals of Botany* 108: 789-795.
- Ribeiro, R. A., Lavin, M., Lemos-Filho, J. P., Mendonça Filho, C. V., Rodrigues dos Santos, F. y Lovato, M. B. **2007**. The genus *Machaerium* (Leguminosae) is more closely related to *Aeschynomene* sect. *Ochopodium* than to *Dalbergia*: inferences from combined sequence data. *Systematic Botany* 32: 762-771.
- Rodrigues, R.S., Hartmann, L.S. & Flores, A.S. **2019**. Seedling morphology of some Brazilian taxa of *Aeschynomene* (Leguminosae) and its systematic relevance. *Flora* 255: 69-79.
- Rudd, V. E. **1955**. The American species of *Aeschynomene*. *Contributions U. S. National Herbarium* 32: 1-172.

- Rudd, V. E. **1989**. A new species and reconsideration in *Aeschynomene* series Scopariae (Leguminosae, Papilionoideae) in Mexico. *Acta Botanica Mexicana* 8: 31-33.
- Sampaio, D. S., Moço, M. C. C. y Mariath, J. E. A. **2013**. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematic and Evolution* 299: 499-513.
- Schrire, B. D., Lavin, M. y Lewis, G. P. **2005a**. Global distribution patterns of the Leguminosae: Insights from recent phylogenies. *Biologiske Skrifter* 55: 375-422.
- Schrire, B. D., Lewis, G. P. y Lavin, M. **2005b**. Biogeography of the Leguminosae. pp. 21-54 *in*: Lewis, G.P., Schrire, B., MacKinder, B. y Lock, M. (eds.), *Legumes of the World*. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Seijo, G. y Vanni, R. **1999**. Números cromosómicos en leguminosas de Paraguay. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 34: 119-122.
- Silva, M. J. y Antunes, L. L. C. **2014**. An update of the Brazilian species of *Aeschynomene* sect. *Ochopodium* ser. *Viscidulae* including a new species and a new synonym. *Phytotaxa* 184: 31-38.
- Simon, M. F., Grether, R., Queiroz, L. P. de, Skema, C., Pennington, R. T. y Hughes, C. E. **2009**. Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 106: 20359-20364.
- Souza, M. C., Vianna, L. F., Kawakita, K. y Miotto, S. T. S. **2012**. O gênero *Aeschynomene* L. (Leguminosae, Faboideae, Dalbergieae) na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 10: 198-210.
- Sprent, J. I. **1989**. Which steps are essentials for the formation of functional legume nodules? *New Phytologist* 111: 129-153.
- Sprent, J. I. **2001**. Nodulation in legumes. Royal Botanic Gardens, London, UK: Kew Publishing.
- Sprent, J. I. **2007**. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. *New Phytologist* 174: 11-25.
- Sprent, J. I., Ardley, J. K. y Jones, E. K. **2013**. From North to South: A latitudinal look at legume nodulation processes. *South African Journal of Botany* 89: 31-41.
- Sprent, J. I. y James, E. K. **2008**. Legume-rhizobial symbiosis: an anorexic model? *New Phytologist* 179: 3-5.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14(1): 157-182.
- The plant list. www.theplantlist.org/tpl/search?q=Aeschynomene (última visita 20/04/2017)
- Vanni, R. **1983**. Recuentos cromosómicos en Hedysareae (Leguminosae-Papilionoideae). *Bonplandia* 5: 227-233.
- Wojciechowski, M. F. **2013**. Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. *South African Journal of Botany* 89: 85-93.
- Wojciechowski, M. F., Lavin, M. y Sanderson, M. J. **2004**. A phylogeny of the legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene sequences resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91: 1846-1862.

- Wojciechowski, M. F., Sanderson, M. J., Steele, K. P. y Liston, A. **2000**. Molecular phylogeny of the “temperate herbaceous tribes” of papilionoid legumes: A supertree approach. Pp. 277-298 in: Herendeen, P.S. y Bruneau, A. (eds.), *Advances in legume systematics*, part 9. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Wong, M. M., Gujaria-Verma, N., Ramsay, L., Yuan, H. Y., Caron, C., Diapari, M. et al. **2015**. Classification and characterization of species within the genus *lens* using genotyping-by-sequencing (GBS). *PLoS One* 10(3):e0122025.
- Yahara, T., Javadi, F., Onoda, Y., Queiroz, L. P. de, Faith, D., Prado, D. E., Akasaka, M., Kadoya, T., Ishihama, F., Davies, S., Slik, J. W. F., Yi, T., Ma, K., Bin, C., Darnaedi, D., Pennington, R. T., Tuda, M., Shimada, M., Ito, M., Egan, A. N., Buerki, S., Raes, N., Kajita, T., Vatanparast, M., Mimura, M., Tachida, H., Iwasa, Y., Smith, G. F., Victor, J. E. y Nkonki, T. **2013**. Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *Taxon* 62: 249-266.

Capítulo 5. Desarrollo de plántulas, descripción morfológica y cariotipo de dos posibles taxones nuevos pertenecientes al clado americano del subgénero *Aeschynomene* y su consideración como caracteres de valor taxonómico

Durante las salidas de campo realizadas a los Estados de Morelos, Oaxaca, Tabasco y Veracruz, a lo largo de los años 2015-2018 en búsqueda de poblaciones de *Aeschynomene* subgénero *Aeschynomene*, dos colectas realizadas en el Municipio de Santiago Pinotepa Nacional, en el Estado de Oaxaca llamaron definitivamente la atención debido a que los individuos que conformaban ambas poblaciones exhibían polimorfismo en caracteres tales como tamaño y color de la flor, nodos florales, indumento, tamaño de los frutos y tamaño y color de las semillas en relación a sus cogenéricas relacionadas *Aeschynomene americana* y *A. villosa* (Fernando Tapia Pastrana 96 y 101) especies también presentes en dicho municipio y fueron determinadas por el Dr. Alfonso Delgado del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM) como *Aeschynomene* sp. aff. *americana* y *A.* sp. aff. *villosa* y los ejemplares de herbario están depositados en el Herbario Nacional (MEXU). A las diferencias morfológicas ya mencionadas se añaden discrepancias en los cariotipos obtenidos mediante una técnica convencional de extendido en superficie, secado al aire y tinción Giemsa y publicados recientemente (Tapia-Pastrana et al., 2020). Además, dado que los estudios sobre morfología de plántulas han contribuido a la sistemática de Leguminosae en diferentes niveles taxonómicos y son poco conocidos en *Aeschynomene* se realizó un estudio exploratorio para evaluar el patrón de desarrollo de los primeros cuatro eófilos en plántulas provenientes de semillas de por lo menos trece individuos de las poblaciones bajo análisis. A continuación, se describen las características morfológicas de ambas poblaciones y se ilustran abundantemente.

***Aeschynomene* sp. aff. *americana*.**

Procedencia: Pinotepa Nacional, Oaxaca. Arbusto muy ramificado de hasta 1 m de altura; tallos verdes a rojizos con abundantes pelos glandulares; estípulas apendiculadas, estriadas, glabras, 15 mm largo, 4 mm ancho, usualmente ciliadas; hojas 1.5-7 cm con 25-50 folíolos oblongos con bordes notoriamente rojizos; inflorescencias con abundante flores color durazno (*peach*) o naranja suave, más cortas que las hojas subtendidas; los ejes

hispidos; brácteas truncadas-flabeliformes, glabras, ciliadas; bractéolas lanceoladas 2.5 mm largo, 1.5 mm ancho, rojizas, glabras, serradas-ciliadas; nodos florales axilares cercanos, algunas veces dando apariencia de racimos florales; pedúnculo hispido de 10 mm de largo; flores 8-9.5 mm largo, cáliz profundamente bilabiado, labio adaxial 3.5 mm de largo, glabro o escasos pelos glandulares, labio carinal 5 mm de largo, hispido; flores color durazno (*peach*) o naranja suave, mácula en el pétalo estandarte de color amarillo intenso, bordes rojizos y de forma casi rectangular que se prolonga por el centro hasta el borde superior. Vista desde atrás, la mácula se extiende muy por arriba del labio adaxial, guías nectaríferas rojizas; pétalo estandarte suborbiculado a obcordado, 6.5-7.5 mm, entero, uña 1 mm., los pétalos ala 7 mm largo, 3 mm ancho, enteros, uña de 1 mm. Los pétalos ala exhiben patrones de esculturas rojizas en la cara abaxial, los pétalos quilla 5.5 mm largo, 3 mm ancho, enteros, uña de 1 mm, flores reflejas conforme transcurre el día, estambres 6 mm largo, pistilo 6 mm largo, ligeramente hispido; frutos en lomentos ligeramente curvados a retorcidos, estilo persistente, 1-6- (comúnmente 3-5-) articulados, artículos 4 mm largo, 3 mm ancho, **fuertemente equinados o muricados** en la superficie, desde etapas de desarrollo temprano y hasta la madurez, margen superior engrosado, recto, aplanado; semillas 2.5-3 mm largo, 2 mm ancho, verde olivo a café oscuro (Fig. 1).



Fig. 1. Características morfológicas de *Aeschynomene* sp. aff. *americana*. Barra = 5 mm

Cuando son plántulas, los folíolos se desarrollan de acuerdo al siguiente patrón: 10 y, excepcionalmente 11 folíolos, con escasos tricomas (T) en el primer eófilo; 11 a 13 folíolos con escasos (E) tricomas en el segundo eófilo; 13 a 23 folíolos con presencia

moderada (M) de tricomas en el tercer eófilo; 21 a 29 folíolos con presencia moderada de tricomas en cuarto eófilo (Cuadro 1, Fig. 2). Estas últimas podrían considerarse metáfílas de acuerdo con Duke y Polhill (1981), ya que están en el rango de 25 a 50 folíolos, sin embargo al estar lejanas al rango superior aquí son consideradas eófilos. En leguminosas, los eófilos son las primeras hojas distintas a las hojas de la planta adulta que se denominan metáfílos (Duke y Polhill, 1981).

	1	2	3	4	5	6	7	8	8	10	11	12	13	T
Primer eófilo	10	10	10	10	10	10	10	11	10	10	10	10	11	E
Segundo eófilo	13	13	12	12	10	11	11	12	12	11	12	12	11	E
Tercer eófilo	23	19	18	17	17	19	18	19	19	18	19	15	13	M
Cuarto eófilo	29	25	23	24	22	27	26	27	25	27	28	25	21	M

Cuadro 1. Número de folíolos hasta el cuarto eófilo en *Aeschynomene* sp. aff. *americana*.



Fig. 2. Primeros cuatro eófilos de *Aeschynomene* sp. aff. *americana*.

Los eófilos son estipulados, alternos, peciolados, pinnados y con folíolos subalternos lo que concuerda con el registro realizado por Rodrigues et al. (2019) en plántulas de especies nativas brasileñas del subgénero *Aeschynomene*.

Citogenéticamente este taxón se diferencia de *A. americana* y de sus variedades *flabellata* y *glandulosa* porque a pesar de compartir el mismo cariotipo (8m + 1 sm + 1 st) no muestra satélites en el par cromosómico más pequeño, sino en el par seis metacéntrico. Además, este citotipo discrepa porque exhibe una mayor longitud cromosómica total haploide (LCTH) y mayor tamaño cromosómico promedio (TCP) (Tapia-Pastrana et al., 2020). Esta información apoya la idea que se trata de una nueva variedad subespecífica $2x = 20$.

***Aeschynomene* sp. aff. *villosa*.**

Procedencia: Santiago, Pinotepa Nacional, Oaxaca. Arbusto poco ramificado de 40 a 50 (-60) cm de altura. Tallos verdes o ligeramente rojizos con abundantes pelos glandulares; estípulas apendiculadas glabras o ligeramente hispídas, 12 mm de largo, 1.5 mm ancho, con bordes rojizos, usualmente ciliadas; hojas 2.5-5 cm largo, 18-57 foliolos oblongos, bordes rojizos ciliados. Inflorescencias con flores axilares más cortas que las hojas subtendidas, los ejes 6.0 - 10 mm de largo, abundantes pelos glandulares; brácteas cordadas, ligeramente hispídas, ciliadas; bractéolas lanceoladas, 2.0 mm largo, 1.0 mm ancho, serradas-ciliadas, bordes rojizos; flores color durazno de 6.5 mm largo, 4.5 mm ancho, cáliz profundamente bilabiado, labio adaxial 3.5 mm largo, 1.5 mm ancho, casi glabro, ciliado, labio carinal 3.5-4.5 mm largo, 1.5 mm ancho, pelos glandulares en superficie, ciliado; pétalo estandarte suborbiculado a obcordado, 6 mm largo, 4.5 mm ancho, uña menor de 1 mm, mácula amarillo intenso con bordes rojizos, guías nectaríferas rojizas, los pétalos ala 6 mm de largo, 2.5-3.0 mm ancho, uñas 0.7 mm ancho, patrón de escultura rojiza, pétalos quilla 6.0 mm de largo, 2.5 mm ancho, borde inferior ligeramente ciliados, uña menor de 1 mm, estambres 5.0-5.5 mm largo, pistilo 6 mm largo, ovario hispído; frutos ligeramente curvados con estilo persistente, 3-7- (comúnmente 4-6) articulados, artículos 4 mm largo, 3 mm ancho, hispídos en etapas de desarrollo temprano, ligeramente verrugosos durante su desarrollo hasta la madurez; semillas de 2.5 mm largo, 2.0 mm ancho, color café u olivo claro (Fig. 3).



Fig.3. Características morfológicas de *Aeschynomene* sp. aff. *villosa*. Barra = 5 mm

Cuando son plántulas los folíolos se desarrollan de la siguiente manera: 15-19 folíolos con abundantes (A) tricomas (T) en el primer eófilo; 16-26 folíolos con abundantes tricomas en el segundo eófilo; 25-30 folíolos con abundantes tricomas en el tercer eófilo; 28-39 folíolos con abundantes tricomas en el cuarto eófilo (Cuadro 2, Fig. 4).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	T
Primer eófilo	18	19	18	18	15	15	19	18	18	17	16	18	16	A
Segundo eófilo	24	19	20	19	25	16	24	19	19	22	21	26	24	A
Tercer eófilo	28	28	28	30	29	25	28	30	29	26	30	28	32	A
Cuarto eófilo	28	28	28	35	39	29	28	35	38	28	35	32	38	A

Cuadro 2. Número de folíolos hasta el cuarto eófilo en *Aeschynomene* sp. aff. *villosa*.



Fig. 4. Primeros cuatro eófilos de *Aeschynomene* sp. aff. *villosa*.

Al igual que en el caso anterior, las plántulas exhiben eófilos estipulados, alternos, peciolados, pinnados y con folíolos subalternos.

Citogenéticamente este taxón se diferencia de *A. villosa* var. *villosa* ($4m + 4sm + 2st$) y de *A. villosa* var. *longifolia* ($4m + 6sm$) por su mayor longitud cromosómica total haploide, mayor tamaño cromosómico promedio, diferencias en el número de cromosomas SAT (2 más que en *A. villosa* var. *longifolia* y 2 menos que *A. villosa* var. *villosa*) y un cariotipo más simétrico ($7m + 2sm + 1st$) derivado de un mayor número de cromosomas metacéntricos (Tapia-Pastrana et al., 2020). Esta información permite proponer que este citotipo caracteriza a una nueva variedad subespecífica $2x = 20$.

Por otra parte, la anatomía de las hojas de las plántulas es poco conocida en comparación con la de los órganos vegetativos adultos; sin embargo, los estudios anatómicos de esta fase de la vida de la planta, además de los estudios de morfología externa más comunes, pueden revelar mucho sobre la historia evolutiva, ecológica (Duke & Polhill 1981) y filogenética de la especie, ya que las plántulas pueden conservar estados de carácter, derivados o no, que suelen ser efímeros (Ricardi, 1996; Oliveira et al., 2014). Además, el conocimiento de la estructura de las plántulas, por ejemplo, puede ayudar a la

identificación temprana y colaborar en la selección de especies útiles, favoreciendo el control de las especies invasoras (Duke & Polhill 1981).

Aunque los estudios de morfología de plántulas han contribuido a la sistemática de Leguminosae en diferentes niveles taxonómicos (Rodrigues y Tozzi, 2008), los patrones de desarrollo de plántulas son poco conocidas en *Aeschynomene* y los datos sobre su morfología son sorprendentemente escasos (Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020). Rodrigues et al. (2019) encontraron que hasta ese año, solo se registraron descripciones para las paleotropicales *Aeschynomene aspera* (Lubbock, 1892; Das, 1994) y *A. indica* (Matsuo et al., 2003).

En este trabajo, sin pretender ofrecer un resultado exhaustivo sobre la morfología de trece plántulas vivas, se presentan básicamente los números de foliolos por eófilo, hasta el desarrollo completo del cuarto eófilo y se describe cualitativamente la presencia de tricomas, de dos taxones potencialmente nuevos para la ciencia incluidos aquí dentro de la serie *Americanae* (Rudd, 1955) o clado Americano (Chaintreuil et al., 2016) del subgénero *Aeschynomene* y se explora la utilidad de este carácter considerado de potencial utilidad taxonómica. Esto se realizó considerando que la fase post-seminal es la más crítica en el ciclo de vida de las plantas, responsable de establecer un nuevo individuo y que los datos morfológicos de las plántulas permiten apoyar la identificación de especies en estudios taxonómicos y ecológicos (de Vogel, 1980; Garwood, 1996, 2009; Rodrigues et al., 2012, 2014; Hartmann y Rodrigues, 2014, 2015; Oliveira et al., 2014).

En cuanto al número de foliolos por eófilo éste parece haber resultado un carácter útil para distinguir un patrón de desarrollo claramente diferente en ambas poblaciones. No existe traslape entre el número de foliolos por eófilo y éstos son notoriamente menores en número en *Aeschynomene* sp. aff. *americana* que en *A.* sp. aff. *villosa*, aunque ambas comparten láminas foliares eófilas que exhiben múltiples venas primarias excéntricas o marginales (2-4). En cuanto a los márgenes de los foliolos éstos muestran tricomas simples, de escasos a moderados en la primera, pero abundantes en la segunda.

La presencia de estípulas peltadas, apendiculadas por abajo del punto de adhesión, cáliz bilabiado, labio vexilar dímero, el carinal trímero y foliolos con 2 a varias venas primarias permiten ubicar a estas dos poblaciones en la Serie *Americanae* del subgénero

Aeschynomene (Rudd, 1955). Asimismo las características de sus cariotipos refuerza esta opinión (Tapia-Pastrana et al., 2020). Morfológicamente las especies del grupo americana (*A. americana* y sus variedades) muestran el parentesco más cercano con *A. villosa* (Rudd, 1955; Tapia-Pastrana et al., 2020) y esta cercanía queda demostrada en los estudios filogenéticos que emplean marcadores moleculares (Chantreuil et al., 2013; Brottier et al., 2018). Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo exploratorio, revelan que el recuento de foliolos se presenta como un carácter adicional para distinguir taxa pertenecientes al grupo *americana* de aquellos incluidos en el grupo *villosa* (Tapia-Pastrana et al., 2020).

Referencias

- Brottier, L., Chantreuil, C., Simion, P., Scornavacca, C., Rivallan, R., Mournet, P., Moulin, L., Lewis, G. P., Fardoux, J., Brown, S. C., Gomez-Pacheco, M., Bourges, M., Hervouet, C., Gueye, M., Duponnois, R., Ramanankierana, H., Randriambanona, H., Vandrot, H., Zabaleta, M., DasGupta, M., D'Hont, A., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2018**. A phylogenetic framework of the legume genus *Aeschynomene* for comparative genetic analysis of the Nod-dependent and Nod-independent symbioses. *BMC Plant Biology* 18:333.
- Chantreuil, C., Arrighi, J-F., Giraud, E., Miché, L., Moulin, L., Dreyfus, B., Munive-Hernández, J-A., Villegas-Hernández, M. C. y Béna, G. **2013**. Evolution of symbiosis in the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 200: 1247-1259.
- Chantreuil, C., Rivallan, R., Bertoli, D. J., Klopp, C., Gouzy, J., Courtois, B., Leleux, P., Martin, G., Rami, J-F., Gully, D., Parrinello, H., Séverac, D., Patrel, D., Fardoux, J., Ribière, W., Boursot, M., Cartieaux, F., Czernic, P., Ratet, P., Mournet, P., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2016**. A gene-based map of the Nod factor-independent *Aeschynomene evenia* sheds new light on the evolution of nodulation and legume genomes. *DNA Research* 23(4): 365-376.
- Das, K.C., **1994**. Seed and Seeding Morphology of Some Aquatic Angiosperms of West Bengal With Reference to Taxonomy. PhD Thesis. University of Calcutta (accessed 20 October 2018). <http://hdl.handle.net/10603/154977>.
- Duke, J. A. y Polhill, R. M. **1981**. Seedlings of Leguminosae. In: Polhill, R. M. y Raven, P. H. (eds). *Advances in Legume Systematics Part. 2*. Royal Botanic Gardens. Kew, U.K.
- Garwood, N. C. **1996**. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, E, M. D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon Publishing. Paris 1996.
- Garwood, N. C. **2009**. *Seedlings of Barro Colorado Island and the Neotropics*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, 645.
- Hartmann, L. S. y Rodrigues, R. S. **2014**. Morfologia de plântulas de *Martiodendron excelsum* e sua relevância sistemática em Dialiinae (Leguminosae, “Caesalpinioideae”). *Rodriguésia* 65: 577-586.

- Hartmann, L. S. y Rodrigues, R. S. **2015**. Morfologia de plântulas de *Ormosia smithii* Rudd e sua relevância sistemática em *Ormosia* (Leguminosae, Papilionoideae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais 10: 279-288.
- Lubbock, J., **1892**. A Contribution to Our Knowledge of Seedlings, Vol. 1-2. Kegan Paul, Trench, and Truber, London.
- Matsuo, M., Kagehigashi, S., Uchida, Y. y Sumiyoshi, T. **2003**. Morphological observation on development of juvenile seedlings of *Aeschynomene indica* L. to different seed beds. J. Weed Sci. Tech. 48 (Suppl.) 106-107.
- Oliveira, J. H. G., Iwazaki, M. C. y Oliveira, D. M. T. **2014**. Morfologia das plântulas, anatomia e venação dos cotilédones e eofilos de três espécies de *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae). Rodriguésia 65: 777-789.
- Ricardi, M. **1996**. Morfología de los cotilédones de plântulas de algunas familias o géneros presentes en Venezuela como fuente de caracteres para su determinación. Plantula 1: 1-11.
- Rodrigues, R. S., Feitoza, G. V. y Flores, A. S. **2014**. Taxonomic relevance of seed and seedling morphology in two Amazonian species of *Entada* (Leguminosae). Acta Amazonica 44: 19-24.
- Rodrigues, R. S., Hartmann, L. S. y Silva F. A. **2019**. Seedling morphology of some Brazilian taxa of *Aeschynomene* (Leguminosae) and its systematic relevance. Flora 255: 69-79.
- Rodrigues, R. S., Hirt, A. P. M. y Flores, A. S. **2012**. Morfologia de plantulas das especies de *Rhynchosia* (Leguminosae, Papilionoideae) de Roraima, Brasil. Acta Botanica Brasilica 26: 585-592.
- Rodrigues, R. S. y Tozzi, A. M. G. A. **2008**. Systematic relevance of seedling morphology in *Acosmium*, *Guianodendron*, and *Leptolobium* (Leguminosae, Papilionoideae). Brittonia 60: 287-296.
- Rudd, V. E. **1955** The American species of *Aeschynomene*. Contributions from the United States National Herbarium 32: 1-172.
- Tapia-Pastrana, F. y Delgado-Salinas, A. **2020**. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico. Caryologia 73: 17-26.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. Comparative Cytogenetics 14: 157-182.
- de Vogel, E. F. **1980**. Seedlings of dicotyledons. Structure, development, types. Descriptions of 150 woody Malesian taxa. . Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands. 445p.

Capítulo 6. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications

Enlace (Link): doi: [10.3897/CompCytogen.v14i1.47264](https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v14i1.47264)

Capítulo 7. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico

Enlace (Link): doi: <https://doi.org/10.13128/caryologia-949>

Capítulo 8. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*

Enlace (Link): <https://doi.org/10.13102/neod.131.1>

Pocos meses después de la publicación de los resultados derivados de la presente investigación fue publicado otro trabajo encabezado por el Dr. Domingos Cardoso titulado: “A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*”, en el cual mi nombre aparece entre los coautores junto con el de mi director de tesis Dr. Alfonso Delgado Salinas.

Discusión

Aunque fundamentada en técnicas iniciadas hace casi un siglo, la citogenética vegetal aún está evolucionando y suministra herramientas cruciales e integrativas para el análisis genético y genómico de cromosomas y genomas vegetales. Su renacimiento debe mucho a la fusión con la biología molecular, a la incorporación de métodos de análisis estadísticos y a su empleo dentro de un marco teórico basado en filogenias derivadas de la secuenciación genómica. Esto le permite actualmente participar en modernas disciplinas de investigación, desde la genómica estructural y funcional hasta la filogenómica, estableciendo no solo las relaciones evolutivas entre organismos sino también entre los genes dentro de un organismo. Aunque las ventajas de la citogenética molecular parecen haber desplazado a las técnicas convencionales, éstas ofrecen aspectos informativos útiles que deben ser cubiertos totalmente como un paso previo o paralelo a la utilización de las primeras. El estudio citogenético implica más que la sola ubicación de bandas o el mero recuento de cromosomas, implica un conocimiento fino del cariotipo, las tallas cromosómicas, las asociaciones entre satélites, los mecanismos causantes de variaciones en tamaño y forma de los mismos y la relación que guardan las regiones NOR (ubicadas en las constricciones secundarias de los cromosomas SAT) con el o los nucléolos. También es necesaria una familiarización con la conducta cromosómica mitótica y meiótica, en particular con los patrones de apareamiento y la consideración de estos aspectos dentro de un marco inter poblacional. La evaluación de tales características solo es posible en cariotipos de alta calidad y por el momento las metodologías de extendido en superficie y secado al aire son una buena alternativa (Tapia-Pastrana, 2012). Además, algunas de las regiones detectadas mediante citogenética molecular, particularmente la región 45S ADN_r,

así como el origen de la poliploidía (auto o aloploidie) pueden resolverse con técnicas convencionales mediante la asociación de los cromosomas SAT con el nucleolo y la comparación de cariotipos detallados, respectivamente (Tapia-Pastrana, 2020). Todas estas características deben considerarse en grupos donde se sospecha la existencia de hibridación, complejos de especies, o bien donde taxa estrechamente relacionados se encuentran en simpatría como es el caso de *Aeschynomene* (Tapia-Pastrana et al., 2020; Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020). El marco teórico que ofrece la especiación por hibridación homoploide bien podría ofrecer una salida en estas situaciones. Finalmente, es clara la necesidad de entender el patrón de distribución actual de las especies y poblaciones de interés, pues los contenidos de ADN y las tallas cromosómicas sufren modificaciones en respuesta a clinas ecogeográficas. Así, son obvias las implicaciones genéticas y evolutivas de todos los eventos relacionados con la remodelación del genoma, pues representan fuentes importantes de variación genética.

En cuanto al estado actual de los estudios citogenéticos en el clado Dalbergioide s. l., a pesar de los esfuerzos realizados hasta el momento, aún resta una gran labor para completar al menos con mayor certeza el registro de los números cromosómicos básicos, los correspondientes al gametofito y al esporofito para poco menos de la mitad de los géneros que lo conforman. En cuanto al número de especies citológicamente conocidas hasta el momento, alrededor de 300 ($\approx 28\%$) la situación parece aún más apremiante. Es notorio que muchos de los estudios realizados se han concentrado únicamente en el establecimiento del número cromosómico, descuidando la labor necesaria de la descripción detallada de los cariotipos mitóticos y de comportamiento cromosómico en meiosis. Se desaprovecha así una fuente importante de información cualitativa y cuantitativa de los

sistemas genéticos vegetales que al emplearse juiciosamente y acompañada de análisis estadísticos pueden complementar y/o apoyar a las hipótesis filogenéticas.

Finalmente, en las citas localizadas en la revisión sobre el estado actual de la citogenética en Dalbergioides es evidente que quedan muchos huecos sobre el conocimiento de sus números cromosómicos, de sus valores-*C* y muchos más en relación al establecimiento de los cariotipos. En el contexto de las dalbergioides como un todo, llegar a conclusiones mejor fundamentadas se ve obstaculizado por la todavía escasa información sobre la diversificación de los genomas. En este sentido, queda abierta la posibilidad, a corto plazo, de resarcir esta carencia con una importante participación de investigadores mexicanos, pues la mayoría de las dalbergioides se concentran en los Neotrópicos, en áreas que en México claramente sufren una drástica reducción en sus superficies debido a actividades antropocéntricas. Por el momento, la situación actual realza la opinión de Doyle (2012) sobre la caída en desgracia de los conteos cromosómicos en una época como la actual, llamada de *alta productividad*.

Por otra parte, entre las dificultades taxonómicas por resolver en *Aeschynomene* se encuentran la incertidumbre en el número de taxa que naturalmente constituyen al grupo y especies variables o polimórficas de difícil identificación que conducen a tratamientos regionales limitados y ambiguos. Debido a lo anterior LPWG (2013a) recomendó una revisión taxonómica a fondo para el grupo.

Hoy día, el entremezclado de diferentes géneros obscurece una verdadera delimitación, sin embargo, la continuidad de las investigaciones con marcadores moleculares (Lavin et al., 2001; Ribeiro et al., 2007; Chaintreuil et al., 2013, 2016, 2018),

citogenéticos (Tapia-Pastrana et al., 2020) y muestreos cada vez más amplios, permiten vislumbrar que la redefinición de los límites del género *Aeschynomene* está cada vez más cerca. En este sentido y como ejemplo, las especies de *Aeschynomene* subgénero *Ochopodium* han sido restablecidas en el género *Ctenodon* Baill., anteriormente monotípico (Cardoso et al., 2020).

Sobre la propuesta de dos posibles taxones nuevos pertenecientes al clado americano del subgénero *Aeschynomene* a partir de la descripción del desarrollo de plántulas, la morfología de individuos adultos y comparación cariotípica resta decir que aunque se trató básicamente de un análisis preliminar donde se cuantifica el número de foliolos, las diferencias registradas muestran la importancia de incluir la morfología de plántulas como una fuente de caracteres de valor sistemático que apoyan la delimitación de especies (Rodrigues y Tozzi, 2008; Rodrigues, 2015; Rodrigues et al. 2019) y que en asociación con análisis citogenéticos pueden mejorar la capacidad de diagnóstico y reconocimiento de especies, variedades o subespecies crípticas en *Aeschynomene* subgénero *Aeschynomene* (Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020). No obstante, la extensión de esta conclusión debe esperar estudios derivados de muestreos más amplios.

Referencias

- Cardoso, D. B. O. S., Mattos, C. M. J., Filardi, F., Delgado-Salinas, A., Lavin, M., de Moraes, P. L. R., Tapia-Pastrana, F. y de Lima, H. C. **2020**. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*. *Neodiversity* 13: 1-38.
- Chaintreuil, C., Arrighi, J-F., Giraud, E., Miché, L., Moulin, L., Dreyfus, B., Munive-Hernández, J-A., Villegas-Hernández, M. C. y Béna, G. **2013**. Evolution of symbiosis in the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 200: 1247-1259.
- Chaintreuil, C., Perrier, X., Martin, G., Fardoux, J., Lewis, G. P., Brottier, L., Rivallan, R., Gomez-Pacheco, M., Bourges, M., Lamy, L., Thibaud, B., Ramanankierana, H., Randriambanona, H., Vandrot, H., Mournet, P., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2018**.

- Naturally occurring variations in the nod-independent model legume *Aeschynomene evenia* and relatives: a resource for nodulation genetics. *BMC Plant Biology* 18:54
- Chaintreuil, C., Rivallan, R., Bertoli, D. J., Klopp, C., Gouzy, J., Courtois, B., Leleux, P., Martin, G., Rami, J-F., Gully, D., Parrinello, H., Séverac, D., Patrel, D., Fardoux, J., Ribière, W., Boursot, M., Cartieaux, F., Czernic, P., Ratet, P., Mournet, P., Giraud, E. y Arrighi, J-F. **2016**. A gene-based map of the Nod factor-independent *Aeschynomene evenia* sheds new light on the evolution of nodulation and legume genomes. *DNA Research* 23(4): 365-376.
- Doyle, J. J. **2012**. Polyploidy in legumes. Chap. 9. *In*: Soltis, P. S. y D. E. Soltis. (eds.), *Polyploidy and genome evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lavin, M., Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Sprent, J. I., Lima, H. C. de y Gasson, P. E. **2001**. The Dalbergioid legumes (Fabaceae): Delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88: 503-533.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. **2013a**. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62: 217-248.
- Ribeiro, R. A., Lavin, M., Lemos-Filho, J. P., Mendonça Filho, C. V., Rodrigues dos Santos, F. y Lovato, M. B. **2007**. The genus *Machaerium* (Leguminosae) is more closely related to *Aeschynomene* sect. *Ochopodium* than to *Dalbergia*: inferences from combined sequence data. *Systematic Botany* 32: 762-771.
- Rodrigues, R. S. **2015**. Are seedlings diagnostic in Neotropical *Entada* (Leguminosae)? Seedling morphology supports the reinstatement of *Entada polyphylla*. *Phytotaxa* 220: 287-294.
- Rodrigues, R. S. y Tozzi, A. M. G. A. **2008**. Systematic relevance of seedling morphology in *Acosmium*, *Guianodendron*, and *Leptolobium* (Leguminosae, Papilionoideae). *Brittonia* 60: 287-296.
- Rodrigues, R. S., Hartmann, L. S. y Silva F. A. **2019**. Seedling morphology of some Brazilian taxa of *Aeschynomene* (Leguminosae) and its systematic relevance. *Flora* 255: 69-79.
- Tapia-Pastrana, F. **2012**. Karyological characterisation of four American species of *Crotalaria* (Leguminosae: Papilionoideae) by the splash method. *Kew Bulletin* 427-433.
- Tapia-Pastrana, F. **2020**. Differential amphiplasty and nucleolar dominance in somatic metaphase cells as evidence of hybridization in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae). *Cytologia* 85(4): 295-299.
- Tapia-Pastrana, F. y Delgado-Salinas, A. **2020**. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico. *Caryologia* 73(4): 17-26.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14: 157-182.

Conclusiones generales

La información vertida en los capítulos que constituyen esta tesis es la base para la interpretación de un aspecto poco explorado en el género *Aeschynomene*: su evolución cromosómica. Si bien es cierto que previa a ésta existían algunos trabajos que registraban de manera constante un número cromosómico diploide $2n = 20$ ($x= 10$), también lo es que más allá de confirmar un carácter sinapomórfico en las leguminosas dalbergioides y presuponer erróneamente una cierta homogeneidad morfológica, limitaba la perspectiva de análisis de un aspecto fundamental en los procesos de aislamiento y especiación como lo es la participación de los rearrreglos cromosómicos aún en especies estrechamente emparentadas.

Este trabajo hace partícipe a México del renovado interés en los estudios morfológicos, citogenéticos y moleculares en *Aeschynomene* que sucede a partir de la propuesta de *Aeschynomene evenia* C. Wright como especie modelo en genética y de una serie de investigaciones enfocadas a la identificación de nuevos genes simbióticos para descifrar el mecanismo molecular del proceso Nod-independiente Rhizobium-leguminosa y su aplicación en la ingeniería de nódulos fijadores de nitrógeno para potenciar la producción de arroz.

Los resultados más relevantes de la investigación citogenética realizada con 16 taxa del género *Aeschynomene* muestran que las especies americanas son predominantemente diploides sin evidencia de aneuploidía, en comparación con las especies africanas tetraploides y octoploides. Esto confirma al Nuevo Mundo como centro de origen de *Aeschynomene*. También reveló que, aunque la poliploidía ha jugado un papel importante en la evolución del género, la especiación también ha estado acompañada por eventos de remodelación cromosómica, así como cambios sutiles en el número y posición de las constricciones secundarias y satélites asociados y que estos cambios precedieron a las duplicaciones y aneuploidías previamente registradas en especies distribuidas en el Nuevo y Viejo Mundo. Otro aporte importante, fue comprobar que en *Aeschynomene* la comparación de cariotipos es una forma confiable en la delimitación de especies y por tanto de utilidad taxonómica y relevancia sistemática, ya que en general concuerda con las series

morfológicas e incluso con las recientes hipótesis de relación que indican que *Ochopodium* debería separarse de *Aeschynomene* y constituir un nuevo género, propuesta que poco después fue corroborada en una investigación donde se realizó un muestreo más amplio además del uso de marcadores moleculares y la consideración del análisis de desarrollo floral (Sampaio et al., 2013) y de cariotipos (Tapia-Pastrana et al., 2020), cuyos resultados condujeron a la separación de las especies incluidas en el subgénero *Ochopodium* de *Aeschynomene* para incorporarlas en el género restituido *Ctenodon* Baill., anteriormente monotípico (Cardoso et al., 2020). Si otras especies de *Aeschynomene* deben transferirse a otros géneros existentes o restablecer algunos ya propuestos, o contrariamente, si otros géneros deben incluirse en un género *Aeschynomene* más grande es una cuestión abierta (Chaintreuil et al., 2013; Cardoso et al., 2020).

En este trabajo también se identificaron estructuras de forma esférica, pequeñas y aisladas que acompañan a una compleja serie de reordenamientos que podrían involucrar NORs supernumerarios. La evidencia señala que tales elementos modelan la evolución cromosómica de este subgrupo de manera insospechada.

Es claro que *Aeschynomene* exhibe en ambos subgéneros una alta diversidad de cariotipos que permiten observar patrones de evolución cromosómica asociados a eventos importantes en la divergencia de linajes que han sido detectados en estudios moleculares previos. Tal es el caso de las especies de la serie Indicae, agrupadas dentro del clado Nod-independiente y que han sido propuestas como taxones parentales de aloploidos, aunque los intentos de hibridación han fracasado en la formación de individuos fértiles.

Finalmente, la importancia del mero recuento cromosómico en *Aeschynomene* quedó de manifiesto ya que permitió registrar por primera vez en México un linaje poliploide ($2n = 4x = 40$) luego de observar la presencia de “efectos giga” en flores, frutos y semillas. La localización de satélites, como marcadores citogenéticos, permitió esclarecer el origen aloploide producto de hibridación (Tapia-Pastrana y Delgado-Salinas, 2020).

Referencias generales

- Arrighi, J. F., Cartieaux, F., Brown, S. C., Rodier-Goud, M., Boursot, M., Fardoux, J., Patrel, D., Gully, D., Fabre, S., Chaintreuil, C. y Giraud, E. **2012**. *Aeschynomene evenia*, a model plant for studying the molecular genetics of the Nod-independent rhizobium-legume symbiosis. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 25: 851-861.
- Chaintreuil, C., Arrighi, J-F., Giraud, E., Miché, L., Moulin, L., Dreyfus, B., Munive-Hernández, J-A., Villegas-Hernández, M. C. y Béna, G. **2013**. Evolution of symbiosis in the legume genus *Aeschynomene*. *New Phytologist* 200: 1247-1259.
- Cardoso, D. B. O. S., Mattos, C. M. J., Filardi, F., Delgado-Salinas, A., Lavin, M., de Moraes, P. L. R., Tapia-Pastrana, F. y de Lima, H. C. **2020**. A molecular phylogeny of the pantropical papilionoid legume *Aeschynomene* supports reinstating the ecologically and morphologically coherent genus *Ctenodon*. *Neodiversity* 13: 1-38.
- Sampaio, D.S., Moço, M.C.C. y Mariath, J.E.A. **2013**. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 299: 499-513.
- Tapia-Pastrana, F. y Delgado-Salinas, A. **2020**. First cytogenetic register of an allopolyploid lineage of the genus *Aeschynomene* (Leguminosae, Papilionoideae) native to Mexico. *Caryologia* 73(4): 17-26.
- Tapia-Pastrana, F., Delgado-Salinas, A. y Caballero, J. **2020**. Patterns of chromosomal variation in Mexican species of *Aeschynomene* (Fabaceae, Papilionoideae) and their evolutionary and taxonomic implications. *Comparative Cytogenetics* 14(1): 157-182.

Apéndices

Tabla 1. Estudios citogenéticos en Dalbergioides

Género	Gametofito	Esporofito	Referencia
Acosmium		$2n = 18$ (5); $2n = 24$ (1); $2n = 32$ (2)	5 registros
<i>Acosmium subelegans</i>		18	Forni-Martins, E. R. et al. 1989. IOPB Chromosome data 1. Int. Organ. Pl. Biosyst. Newslett. (Zurich) 13: 17
<i>Acosmium subelegans</i>		18	Forni-Martins, E. R. et al. 1995. Revista Brasil. Genet. 18 (2): 281-288.
<i>Acosmium cardenasii</i>		18	Rodrigues, R. S. et al. 2009. Acta bot. bras. 23: 902-906.
<i>Acosmium difusissimum</i>		18 (24, 32)	Rodrigues, R. S. et al. 2009. Acta bot. bras. 23: 902-906.
<i>Acosmium lentiscifolium</i>		18 (32)	Rodrigues, R. S. et al. 2009. Acta bot. bras. 23: 902-906.
Adesmia	$n = 10$ (17); $n = 20$ (1)	$2n = 20$ (16); $2n = 40$ (3)	37 registros
<i>Adesmia araujoi</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia arillata</i>	10		Tedesco, S. B. et al. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia bicolor</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia bicolor</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia bicolor</i>		20	Coelho, L. G. y Battistin, A. 1998. Ciência Rural, Santa Maria 28: 41-45.
<i>Adesmia boronioides</i>		20	Dollenz, O. 1976. Anales Inst. Patagonia, Ser. Ci. Nat. 7: 163-167.
<i>Adesmia ciliata</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia ciliata</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia incana</i>		40	Hunziker, J. H. et al. 1985. Darwiniana 26: 7-14.
<i>Adesmia incana</i> var. <i>incana</i>		c.40	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia incana</i> var. <i>incana</i>		20, 40	Coelho, L. G. y Battistin, A. 1998. Ciência Rural, Santa Maria 28: 41-45.
<i>Adesmia incana</i> var. <i>incana</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia incana</i>	10, 20		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia latifolia</i>		20	Coelho, L. G. y Battistin, A. 1998. Ciência Rural, Santa Maria 28: 41-45.
<i>Adesmia latifolia</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia muricata</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia muricata</i> var. <i>muricata</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia psoraleoides</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia psoraleoides</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia punctata</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia punctata</i> var. <i>hilariana</i>	10		Hunziker, J. H., et al. 1985. Darwiniana 26: 7-14.
<i>Adesmia punctata</i> var. <i>hilariana</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia punctata</i> var. <i>hilariana</i>		20	Coelho, L. G. y Battistin, A. 1998. Ciência Rural, Santa Maria 28: 41-45.
<i>Adesmia reitziana</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia riograndensis</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia riograndensis</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia rocinhensis</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia rocinhensis</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia securigerifolia</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia securigerifolia</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia sulina</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia tristis</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia tristis</i>		20	Coelho, L. G. y Battistin, A. 1998. Ciência Rural, Santa Maria 28: 41-45.
<i>Adesmia tristis</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
<i>Adesmia vallsii</i>		20	Miotto, S. T. y Forni-Martins, E. R.. 1994. Acta Bot. Brasil. 8(1): 3-9.
<i>Adesmia vallsii</i>	10		Tedesco, S. B. et al. 2002. Caryologia 55: 341-347.
Aeschynomene	$n = 10$ (5); $n = 19$ (2)	$2n = 20$ (45); $2n = 22$ (3); $2n = 28$ (2) $2n = 38$ (5); $2n = 40$ (14); $2n = 56$ (1); $2n = 60$ (1); $2n = 76$ (1); $2n = 80$ (1)	77 registros
<i>Aeschynomene afraspera</i>		80	Renard, R., J. et al. 1983. Jard. Bot. Nat. Belg. 53: 342-371.
<i>Aeschynomene afraspera</i>		76	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene americana</i>		20	Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
<i>Aeschynomene americana</i>	10	20	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Aeschynomene americana</i>	10	20	Kumar, M. G. V. y Kuriachan, P. I. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 145-147.
<i>Aeschynomene americana</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. Bol. Soc. Argent. Bot. 34(1-2): 119-122.

<i>Aeschynomene americana</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene</i> sp. prope <i>americana</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene americana</i> var. <i>flabellata</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene americana</i> var. <i>glandulosa</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene amorphoides</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene aspera</i>	20		Sarkar, A. K. et al. 1982. Taxon 31: 576-579.
<i>Aeschynomene aspera</i>	20	40	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Aeschynomene aspera</i>	20		Sanjappa, M. 1979a. Taxon 28: 393-395.
<i>Aeschynomene aspera</i>	19	38	Sharma, A. K. 1970. Res. Bull. Univ. Calcutta Cytogenetics Lab. 2: 1-50.
<i>Aeschynomene aspera</i>		38	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene brevipes</i>		20	Alves, M. y Custódio, A. V.. 1989. Revista Brasil. Genét. 12(1): 81-92.
<i>Aeschynomene ciliata</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist. 1457-1468.
<i>Aeschynomene ciliata</i>		22	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Aeschynomene ciliata</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene crassicaulis</i>		40	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene cristata</i>		38	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene deamii</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist. 1457-1468.
<i>Aeschynomene deamii</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene denticulata</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. Bol. Soc. Argent. Bot. 34(1-2): 119-122.
<i>Aeschynomene denticulata</i>		20	Fernandez, A. 1977. Hickenia 1: 83-86.
<i>Aeschynomene elaphroxylon</i>		40	Auquier, P. y Renard, R. 1975. Bull. Jard. Bot. Belg. 45: 421-445.
<i>Aeschynomene elaphroxylon</i>		40	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene evenia</i>		20	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene evenia</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene evenia</i> ssp. <i>evenia</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist. 1457-1468.
<i>Aeschynomene evenia</i> ssp. <i>serrulata</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851-861.
<i>Aeschynomene falcata</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. Rhodora 82: 475-481.
<i>Aeschynomene falcata</i>		20	Bielig, L.M. 1997. SABRAO Journal 29: 33-39.
<i>Aeschynomene falcata</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Aeschynomene filosa</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene fluitans</i>		38	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene histrix</i>	10		Coleman, J. R. 1982. Revista Brasil Genet. 5: 533-549.
<i>Aeschynomene histrix</i>		22	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348.
<i>Aeschynomene indica</i>		20, 40, 60	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene indica</i>	20	40	Bir, S. S. y Sidhu, M.. 1980. J. Palynol. 16: 85-105.
<i>Aeschynomene indica</i>		40	Sidhu, M. y Bir, S. 1983. Trop. Plant Sci. Res. 1: 1-13.
<i>Aeschynomene indica</i>	20	40	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Aeschynomene indica</i>		40	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Aeschynomene indica</i>	20	40	Kumar, M. G. y Kuriachan, P. I. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 145-147.
<i>Aeschynomene indica</i>	20	40	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Aeschynomene indica</i>	19		Sharma, A. K. 1970. Res. Bull. Univ. Calcutta Cytogenetics Lab. 2: 1-50.
<i>Aeschynomene leptophylla</i>		20	Renard, R. et al. 1983. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 53: 342-371.
<i>Aeschynomene lyonnetii</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene mollicula</i>		20	Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
<i>Aeschynomene nilotica</i>		38	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene paniculata</i>		20	Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
<i>Aeschynomene paniculata</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. Bol. Soc. Argent. Bot. 34(1-2): 119-122.
<i>Aeschynomene paniculata</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Aeschynomene paniculata</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene pfundii</i>		40	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene pratensis</i>		40	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene racemosa</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. Rhodora 82: 475-481.
<i>Aeschynomene rudis</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene rudis</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene scabra</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene scabra</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene schimperi</i>		20	Renard, R. et al. 1983. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 53: 342-371.
<i>Aeschynomene schimperi</i>		28, 56	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene schimperi</i> var. <i>grandiflora</i>		28	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene selloi</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene sensitiva</i>		20	Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.

<i>Aeschynomene sensitiva</i>		22	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Aeschynomene sensitiva</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene sensitiva</i> var. <i>hispidula</i>		20	Shibata, K. 1962. J. Agric. Sci. (Tokyo). 8: 49–62.
<i>Aeschynomene tambacoundensis</i>		20	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene uniflora</i>		40	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. Doi 10.1111/nph.13956.
<i>Aeschynomene villosa</i>		20	Bielig, L.M. 1997. SABRAO Journal 29: 33-39.
<i>Aeschynomene villosa</i> var. <i>longifolia</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene villosa</i> var. <i>villosa</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene</i> sp. <i>prope villosa</i>		20	Tapia-Pastrana et al. 2020. Comparative Cytogenetics 14(1): 157-182
<i>Aeschynomene virginica</i>		40	Arrighi, J.F. et al. 2014. New Phytologist 201: 1457-1468.
<i>Aeschynomene viscidula</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. Bol. Soc. Argent. Bot. 34(1–2): 119–122.
Amicia		2n = 38 (1)	1 registro
<i>Amicia zygomeris</i>		38	Goldblatt, P. 1981. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
Amorpha	n = 20 (1)	2n = 20 (1); 2n=20 (2); 2n=40 (6)	9 registros
<i>Amorpha canescens</i>		20	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344-360.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344-360.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Liu, P. Y. et al. 1985. J. SouthW. Agric. Univ. (4): 39–43.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Yeh, M. S. et al. 1986. Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol. 3: 57–71.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Sokolovskaya, A. P. et al. 1989. Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 74: 268–271.
<i>Amorpha fruticosa</i>	20		Al-Mayah, A. y Al-Shehbaz, I. A.. 1977. Bot. Not. 130: 437-440.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Chen, R. Y. et al. 2003. Chromosome Atlas of Garden Flowering Plants in China. Science Press, Beijing.
<i>Amorpha fruticosa</i>		40	Liu, B. 2005. Acta Bot. Yunnan. 27(3): 261-268.
<i>Amorpha nana</i>		20	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344–360.
Arachis	n = 10 (13); n = 20 (8)	2n=20 (141); 2n= 18 (3); 2n=40 (29)	194 registros
<i>Arachis aff. kuhlmannii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187–220.
<i>Arachis aff. matiensis</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis aff. prostrata</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis appressipila</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis appressipila</i>		20	Lavia, G. I. 2001. Caryologia 54: 115–119.
<i>Arachis archeri</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Wang, J. b. et al. 1988. Acta Agron. Sin. 14: 284–289.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Weng, Y. j. 1987. Oil Crops China (1): 22-25.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Kirti, P. B. et al. 1983. Cytologia 48: 139–151.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4–9.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Stalker, H. T. 1991. Amer. J. Bot. 78: 630–637.
<i>Arachis batizocoi</i>	10	20, 21	Stalker, H. T. et al. 1991. Pl. Syst. Evol. 174: 159–169.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307–320.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Raina, S. N. y MUKAI, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251–262.
<i>Arachis batizocoi</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1981. J. Heredity 72: 403–408.
<i>Arachis batizocoi</i>	10	20	Krapovickas, A. et al. 1974. Bonplandia 3: 129-142.
<i>Arachis benensis</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187–220.
<i>Arachis benensis</i>	8II+1IV, 10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209–214.
<i>Arachis benthamii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis benthamii</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis burchellii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Wang, J. B. et al. 1988. Acta Agron. Sin. 14: 284–289.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4-9.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251–262.
<i>Arachis cardenasii</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1981. J. Heredity 72: 403–408.
<i>Arachis chacoense</i>		20	Kirti, P. B. et al. 1983. Cytologia 48: 139–151.
<i>Arachis chacoense</i>		20	Stalker, H. T. 1991. Amer. J. Bot. 78: 630–637.
<i>Arachis chacoense</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D.. 1981. J. Heredity 72: 403–408.
<i>Arachis chiquitana</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277–281.
<i>Arachis chiquitana</i>	10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209–214.
<i>Arachis correntina</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187–194.

<i>Arachis correntina</i>		20	Weng, Y. J. 1987. Oil Crops China (1): 22–25.
<i>Arachis correntina</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4–9.
<i>Arachis correntina</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis correntina</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis correntina</i>		20	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251–262.
<i>Arachis correntina</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1981. J. Heredity 72: 403-408.
<i>Arachis cruziana</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277-281.
<i>Arachis cryptopotamica</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277–281.
<i>Arachis dardanii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis decora</i>		20	Lavia, G. I. 1996. Bonplandia 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis diogoi</i>		20	Fernández, A. Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis diogoi</i>	10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209–214.
<i>Arachis douradiana</i>		20	Lavia, G. I. 2001. Caryologia 54: 115-119.
<i>Arachis douradiana</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277-281.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Pushpa, G. et al. 1983. Cytologia 48: 505-509.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Pushpa, G. y Reddy, B. G. 1983. Cytologia 48: 565-568.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Kochert, G. et al. 1996. Amer. J. Bot. 83(10): 1282-1291.
<i>Arachis duranensis</i>		20	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251–262.
<i>Arachis duranensis</i>	10 II		Ressler, P. M. y Gregory, W. C. 1979. J. Heredity 70: 13-16.
<i>Arachis giacomettii</i>		20	Lavia, G. I. 1996. Bonplandia 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis glabrata</i>		40	Stalker, H. T. 1985. Proceedings of an International Workshop on Cytogenetics of Arachis (1983) Pp. 65-79.
<i>Arachis glabrata</i>		40	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4-9.
<i>Arachis glabrata</i>	20	40	Raman, V. S. 1981. Cytologia 46: 307-321.
<i>Arachis glandulifera</i>		20	Stalker, H. T. 1991. Amer. J. Bot. 78: 630-637.
<i>Arachis glandulifera</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis gracilis</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis gregory</i>		20	Penaloza. 2005. Chromosome number and satellited chromosome morphology of eleven species of <i>Arachis</i> (Leguminosae). Bonplandia (Corrientes) 14(1–2): 65–72.
<i>Arachis guaranitica</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Cromosomas y evolución en <i>Arachis</i> (Leguminosae). Bonplandia (Corrientes) 8: 187–220.
<i>Arachis hassleri</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 4(1-2): 65-72.
<i>Arachis helodes</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis hermannii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis herzogii</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277-281.
<i>Arachis herzogii</i>	10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209-214.
<i>Arachis hoehnei</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Wang, J.B. et al. 1988. Acta Agron. Sin. 14: 284-289.
<i>Arachis hypogaea</i>	20		Murty, U. R. et al. 1982. Cytologia 47: 585-594.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Pushpa, G. et al. 1983. Cytologia 48: 505-509.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Pushpa, G. y Reddy, B. G. 1983. Cytologia 48: 565-568.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis hypogaea</i>		38, 40	Singh, D. y Joshi, B. C. 1981. Indian J. Genet. Pl. Breed. 41: 161–163.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1986. Cytologia 51: 617-629.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Yeh, M. S. et al. 1986. Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol. 3: 57-71.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Kirti, P. B. et al. 1983. Cytologia 48: 139-151.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Kodama, A. 1989. Bull. Hiroshima Agric. Coll. 8: 691-706.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Arachis hypogaea</i>		20, 40	Pompeu, A. S. 1976. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 28: 252.
<i>Arachis hypogaea</i>	20		Jahan, B. et al. 1994. Ann. Missouri Bot. Gard. 81: 792-799.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251-262.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Zhang, C. S. 1998. J. Wuhan Bot. Res. 16(3): 280-282.
<i>Arachis hypogaea</i>		20, 40	Stalker, H. T. et al. 1979. Euphytica 28: 675–684.
<i>Arachis hypogaea</i>	20	40	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Haque, A. et al. 1976. Curr. Sci. 45: 382-383.
<i>Arachis hypogaea</i>		40	Krapovickas, A. et al. 1974. Bonplandia 3: 129-142.
<i>Arachis interrupta</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis ipaensis</i>		20	Fernández, A. & A. Krapovikas. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis ipaensis</i>		20	Kochert, G. et al. 1996. Amer. J. Bot. 83(10): 1282-1291.
<i>Arachis ipaensis</i>		20	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251–262.

<i>Arachis kempff-mercadoi</i>	10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209-214.
<i>Arachis kempff-mercadoi</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, K. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis krapovickasii</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis kretschmeri</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis kuhlmannii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis lignosa</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis lignosa</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis linearifolia</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis lutescens</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis macedoi</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis magna</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis major</i>	10II	20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis major</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis matiensis</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis matiensis</i>	10II		Rodríguez, V. et al. 2004. Cytologia 69(2): 209-214.
<i>Arachis matiensis</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis microsperma</i>		20	Lavia, G. I. 1996. Bonplandia 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis monticola</i>		40	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis monticola</i>		40	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1986. Cytologia 51: 617-629.
<i>Arachis monticola</i>		40	Lin, Z. P. et al. 1989. J. Guangzhou Teachers Coll. 1: 59-64.
<i>Arachis monticola</i>		20	Stalker, H. T. 1991. Amer. J. Bot. 78: 630-637.
<i>Arachis monticola</i>		40	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis monticola</i>		40	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis monticola</i>		40	Raina, S. N. y Mukai, Y. 1999. Pl. Syst. Evol. 214: 251-262.
<i>Arachis monticola</i>	20		Raman, V. S. 1981. Cytologia 46: 307-321.
<i>Arachis nitida</i>		40	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis palustris</i>		18, 20	Lavia, G. I. 1996. Bonplandia 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis palustris</i>		18	Lavia, G. I. 1998. Cytologia 63: 177-181.
<i>Arachis paraguariensis</i>		20	Stalker, H. T. 1985. Proceedings of an International Workshop on Cytogenetics of <i>Arachis</i> . Pp. 65-79.
<i>Arachis paraguariensis</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis paraguariensis</i> subsp. <i>paraguariensis</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis paraguariensis</i> subsp. <i>capibariensis</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis pflugeae</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis pietrarellii</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. Taxon 64(6) 1347.
<i>Arachis pintoii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis pintoii</i>		20	Senff, M. I. et al. 1995. Revista Brasil. Genét. 18(4): 629-631.
<i>Arachis pintoii</i>		20	Pierozzi, N. I. et al. 2001. Caryologia 54: 377-384.
<i>Arachis porphyrocalyx</i>		18	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis praecox</i>		18	Lavia, G. I. 1998. Cytologia 63: 177-181.
<i>Arachis prostrata</i>	20		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. Rhodora 82: 475-481.
<i>Arachis pseudovillosa</i>		40	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis pusilla</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4-9.
<i>Arachis pusilla</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis pusilla</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis retusa</i>		20	Lavia, G. I. 1996. Bonplandia 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis rigonii</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis rigonii</i>		20	Stalker, H. T. 1985. Proceedings of an International Workshop on Cytogenetics of <i>Arachis</i> . Pp. 65-79.
<i>Arachis rigonii</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4-9.
<i>Arachis rigonii</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.
<i>Arachis rigonii</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis schininii</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis seridoensis</i>		20	Penaloza. 2005. Bonplandia 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis simpsonii</i>		20	Lavia, G. I. 2000. Caryologia 53: 277-281.
<i>Arachis spagazzinii</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1981. J. Heredity 72: 403-408.
<i>Arachis stenophylla</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. Bonplandia 8: 187-220.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Wang, Z. X. et al. 1988. Oil Crops China 1: 43-44.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Chou, Y. L. et al. 1984. Zhongguo Youliao (Chin. Edible Oil Crops). (1): 1-3. (In Chinese).
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. Genome 29: 187-194.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Weng, Y. j. 1987. Oil Crops China (1): 22-25.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Tan, R. h. et al. 1990. Oil Crops China (1): 4-9.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Wu, A. z. y Zhan, Y. X. 1991. J. Shanghai Agric. Coll. 9(4): 307-320.

<i>Arachis stenosperma</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Stalker, H. T. y Dalmacio, R. D. 1981. <i>J. Heredity</i> 72: 403-408.
<i>Arachis stenosperma</i>		20	Custodio, A. R. et al. 2005. <i>Cytologia</i> 70: 331-335.
<i>Arachis subcoriacea</i>		20	Lavia, G. I. 2001. <i>Caryologia</i> 54: 115-119.
<i>Arachis subcoriacea</i>	10II	20	Lavia, G. I. 2000. <i>Caryologia</i> 53: 277-281.
<i>Arachis submarginata</i>		20	Rodríguez, V. et al. 2004. <i>Cytologia</i> 69(2): 209-214.
<i>Arachis submarginata</i>		20	Penaloza. 2005. <i>Bonplandia</i> 14(1-2): 65-72.
<i>Arachis sylvestris</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis sylvestris</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64(6) 1347.
<i>Arachis trinitensis</i>		20	Lavia, G. I. 1996. <i>Bonplandia</i> 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis triseminata</i>	10II	20	Rodríguez, V. et al. 2004. <i>Cytologia</i> 69(2): 209-214.
<i>Arachis triseminata</i>		20	Ortiz, A. M. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64(6) 1347.
<i>Arachis tuberosa</i>		20	Lavia, G. I. 2001. <i>Caryologia</i> 54: 115-119.
<i>Arachis valida</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis vallsii</i>		20	Lavia, G. I. 1996. <i>Bonplandia</i> 9(1-2): 111-120.
<i>Arachis vallsii</i>		20	Lavia, G. I. 2001. <i>Caryologia</i> 54: 115-119.
<i>Arachis villosa</i>		20	Cai, Q. et al. 1987. <i>Genome</i> 29: 187-194.
<i>Arachis villosa</i>		20	Weng, Y. j. 1987. <i>Oil Crops China</i> (1): 22-25.
<i>Arachis villosa</i>		20	Bajaj, Y. P. S. et al. 1982. <i>Euphytica</i> 31: 365-370.
<i>Arachis villosa</i>		20	Kirti, P. B. et al. 1983. <i>Cytologia</i> 48: 139-151.
<i>Arachis villosa</i>		20	Stalker, H. T. 1991. <i>Amer. J. Bot.</i> 78: 630-637.
<i>Arachis villosa</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. <i>J. Shanghai Agric. Coll.</i> 9(4): 307-320.
<i>Arachis villosa</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis villosa</i>		20	Raina, S. N. y MUKAI, Y. 1999. <i>Pl. Syst. Evol.</i> 214: 251-262.
<i>Arachis villosa</i>	10 II	20	Ressler, P. M. y Gregory, W. C. 1979. <i>J. Heredity</i> 70: 13-16.
<i>Arachis villosulicarpa</i>	10	20	Jahnavi, M. R. y Murty, U. R. 1985. <i>Cytologia</i> 50: 747-758.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. <i>Oil Crops China</i> (1): 4-9.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. <i>J. Shanghai Agric. Coll.</i> 9(4): 307-320.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Pierozzi, N. I. et al. 2001. <i>Caryologia</i> 54: 377-384.
<i>Arachis villosulicarpa</i>	10	20	Jahnavi, M. R. y Murty, U. R. 1985. <i>Cytologia</i> 50: 747-758.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Tan, R. H. et al. 1990. <i>Oil Crops China</i> (1): 4-9.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Wu, A. Z. y Zhan, Y. X. 1991. <i>J. Shanghai Agric. Coll.</i> 9(4): 307-320.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Fernández, A. y Krapovikas, A. 1994. <i>Bonplandia</i> 8: 187-220.
<i>Arachis villosulicarpa</i>		20	Pierozzi, N. I. et al. 2001. <i>Caryologia</i> 54: 377-384.
<i>Arachis williamsii</i>		20	Lavia, G. I. 1996. <i>Bonplandia</i> 9(1-2): 111-120.
Brya	n = 10 (1);	2n = 20 (1); 2n = 22 (1)	3 registros
<i>Brya buxifolia</i>		22	Goldblatt, P. 1989. <i>Ann. Missouri Bot. Gard.</i> 76: 1186-1188.
<i>Brya ebenus</i>	10	20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. <i>J. Cytol. Genet.</i> 25: 173-219.
<i>Brya ebenus</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. <i>J. Cytol. Genet.</i> 25: 173-219.
Chaetocalyx	n = 10 (1)	2n = 20 (2)	3 registros
<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>		20	Vanni, R. 1983. <i>Bonplandia</i> 5: 227-233.
<i>Chaetocalyx latifolia</i>		20	Vanni, R. 1983. <i>Bonplandia</i> 5: 227-233.
<i>Chaetocalyx longiflora</i>	10	20	Vanni, R. 1983. <i>Bonplandia</i> 5: 227-233.
Chapmannia	n = 11(1)	2n = 22(1)	2 registros
<i>Chapmannia floridana</i>	11	22	Goldblatt, P. 1981. <i>Ann. Missouri Bot. Gard.</i> 68: 551- 557.
Centrolobium		2n = 18(1); 20(1)	2 registros
<i>Centrolobium tomentosum</i>		18	Bandel, G. 1974. <i>Caryologia</i> 27: 17-32.
<i>Centrolobium paraense</i>		20	Dahmer, N. et al. 2009. <i>Crop Breeding and Applied Biotechnology</i> 9: 382-385.
Dalbergia	n = 10 (16)	2n = 20 (27)	42 registros
<i>Dalbergia cearensis</i>		20	Bandel, G. 1974. <i>Caryologia</i> 27: 17-32.
<i>Dalbergia cearensis</i>		20	Polido, C. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64 (6) 1347-1348
<i>Dalbergia cultrata</i>	10	20	Mehra, P. N. 1976. Sree Saraswaty Press, Calcutta.
<i>Dalbergia ecastaphyllum</i>		20	Polido, C. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64 (6) 1347-1348
<i>Dalbergia foliacea</i>	10	20	Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1981. <i>Taxon</i> 30: 508-509.
<i>Dalbergia frutescens</i>		20	Polido, C. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64 (6) 1347-1348
<i>Dalbergia hancei</i>		20	Yeh, M. S. et al. 1986. <i>Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol.</i> 3: 57-71.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. <i>J. Cytol. Genet.</i> 25: 173-219.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>	10	20	Sinha, S. S. y Kumar, P. 1978. <i>J. Cytol. Genet.</i> 13: 82-86.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>		20	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. <i>Cytologia</i> 54: 51-64.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>	10	20	Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1977. <i>Taxon</i> 26: 257-274.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>	10	20	Bir, S. S. y Kumari, S. 1975. <i>Taxon</i> 24: 501-516.
<i>Dalbergia lanceolaria</i>	10	20	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. <i>Nucleus</i> 20: 94-98.
<i>Dalbergia latifolia</i>		20	Atchison, E. 1951. <i>American Journal of Botany</i> 38: 538-546.

<i>Dalbergia latifolia</i>		20	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Dalbergia latifolia</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Dalbergia latifolia</i>	10		Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1981. Taxon 30: 508-509.
<i>Dalbergia latifolia</i>	10		Mehra, P. N. 1976. Sree Saraswati Press, Calcutta.
<i>Dalbergia melanoxydon</i>		20	Yeh, M. S. et al. 1986. Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol. 3: 57-71.
<i>Dalbergia miscolobium</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Dalbergia nigra</i>		20	Bandel, G. 1974. Caryologia 27: 17-32.
<i>Dalbergia nigra</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Dalbergia paniculata</i>	10		Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
<i>Dalbergia paniculata</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Dalbergia paniculata</i>	10	20	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Dalbergia sericea</i>	10		Mehra, P. N. 1976. Sree Saraswati Press, Calcutta.
<i>Dalbergia sissoo</i>		20	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S.N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
<i>Dalbergia sissoo</i>	10		Sandhu, P. S. y Mann, S. K. 1988. J. Cytol. Genet. 23: 219-228.
<i>Dalbergia sissoo</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Dalbergia sissoo</i>		20	Goldblatt, P. 1981d. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
<i>Dalbergia sissoo</i>	10	20	Mehra, P. N. 1976. Sree Saraswati Press, Calcutta.
<i>Dalbergia sissoo</i>	10	20	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Dalbergia spinosa</i>		20	Sampathkumar, R. y Navaneetham, N. 1983. Proc. Indian Sci. Congr. Assoc. 70(3-VI): 88.
<i>Dalbergia spinosa</i>		20	Jena, S. et al. 2004. Genetica 122: 217-226.
<i>Dalbergia stipulacea</i>	10		Mehra, P. N. 1976. Sree Saraswati Press, Calcutta.
<i>Dalbergia stipulata</i>	10		Sarkar, A. K. et al. 1975. Taxon 24: 671-678.
<i>Dalbergia violaceae</i>		20	Bandel, G. 1974. Caryologia 27: 17-32.
<i>Dalbergia volubilis</i>		20	Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1977. Taxon 26: 257-274.
<i>Dalbergia volubilis</i>		20	Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. Cytologia 54: 51-64.
Dalea	n= 7(37), 8(3), 10(1) 14(2)	2n= 14(38); 16(5); 28(2)	88 registros
<i>Dalea albiflora</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea aurea</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea bicolor</i>	7		Reveal, J. L. y Moran, R. 1977. Madroño 24: 227-235.
<i>Dalea brachystachys</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea brachystachys</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea caeciliae</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea candida</i>		14	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344-360.
<i>Dalea carthagenensis</i> var. <i>capitulata</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea cliffortiana</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea cyanea</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea cylindriceps</i>	7		Spellenberg, R. 1979. S. W. Naturalist 24: 1 87-206.
<i>Dalea elegans</i>	7		Stiefkens, L. B. 1984. Kurtziana 17: 170-171.
<i>Dalea emoryi</i>	10		Baker, M. A. & B. D. Parfitt. 1986. Taxon 35: 405-406.
<i>Dalea enneandra</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea erythrorhiza</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea exserta</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea filiciformis</i>	8		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea filiformis</i>	7		Ward, D. E. & R. Spellenberg. 1988. Phytologia 64: 390-398.
<i>Dalea filiformis</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea filiformis</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea foliolosa</i> var. <i>citrina</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea formosa</i>	7		Ward, D. E. y Spellenberg, R. W. 1982. Taxon 31: 364.
<i>Dalea formosa</i>	7, 21		Ward, D. E. y Spellenberg, R. W. 1986. Phytologia 61: 119-125.
<i>Dalea formosa</i>	7,14,21		Spellenberg, R. 1979. S. W. Naturalist 24: 1 87- 206.
<i>Dalea grayi</i>	7		Ward, D. E. y Spellenberg, R. W. 1986. Phytologia 61: 119-125.
<i>Dalea grayi</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.

<i>Dalea grayi</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea greggii</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea gypsophila</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea hegewischiana</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea insignis</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea jamesii</i>	7		Ward, D. E. 1984. Phytologia 56(1): 55-60.
<i>Dalea lachnostachys</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea lachnostachys</i>	7		Spellenberg, R. 1979. S. W. Naturalist 24: 1 87-206.
<i>Dalea lachnostachys</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea lanata</i> var. <i>lanata</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea lanata</i> var. <i>terminalis</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea laniceps</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea leporina</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea leporina</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea leucosericea</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea leucostachya</i> var. <i>eysenhardtoides</i>	7		Spellenberg, R. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea leucostachya</i> var. <i>leucostachya</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea luisana</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea melantha</i> var. <i>melantha</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea mixteca</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea mollis</i>		16	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea mollissima</i>		16	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea mucronata</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea nana</i> var. <i>carnescens</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea nana</i> var. <i>nana</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea nelsonii</i>	7		Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea neomexicana</i> subsp. <i>neomexicana</i>		16	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea neomexicana</i> subsp. <i>neomexicana</i>	8		Spellenberg, R. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea neomexicana</i> var. <i>megaladenia</i>		16	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea neomexicana</i> var. <i>neomexicana</i>	8		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea obovatifolia</i> var. <i>obovatifolia</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea obreniformis</i>		28	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea ordiae</i>	14		Ward, D. E. y Spellenberg, R. 1988. Phytologia 64: 390-398.
<i>Dalea pectinata</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea pogonathera</i> var. <i>pogonathera</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea pogonathera</i> var. <i>pogonathera</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea pogonathera</i> var. <i>walkerae</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.

<i>Dalea polygonoides</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea purpurea</i>		14	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344-360.
<i>Dalea reclinata</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea scandens</i> var. <i>paucifolia</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea scandens</i> var. <i>paucifolia</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea scariosa</i>	7		Spellenberg, R. 1979. S. W. Naturalist 24: 187-206.
<i>Dalea sericea</i> var. <i>sericea</i>	7	14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea simulatrix</i>		16	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea thouinii</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea versicolor</i> var. <i>glabrescens</i>		28	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea versicolor</i> var. <i>involuta</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea versicolor</i> var. <i>sessilis</i>	7		Ward, D. E. et al. 1993. Phytologia 75(2): 166-169.
<i>Dalea versicolor</i> var. <i>versicolor</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea villosa</i>		14	Love, A. y Love, D. 1982. Taxon 31(2): 344-360.
<i>Dalea wrightii</i>		14	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Dalea wrightii</i>	7		Spellenberg, R. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
Diphysa		2n = 16 (1)	1 registro
<i>Diphysa robinoides</i>		16	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
Discolobium	n = 10 (1)		1 registro
<i>Discolobium leptophyllum</i>	10		Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
Errazurizia	n=14 (1)		1 registro
<i>Errazurizia benthamii</i>	14		Reveal, J. L. y MORAN, R.. 1977. Madroño 24: 227-235.
Eysenhardtia	n=10(3)	2n = 20 (1)	4 registros
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	10		Lang, J. M. y Isley, D. 1981. Iowa State J. Res. 56: 393-417.
<i>Eysenhardtia spinosa</i>	ca 10ü10ü	20	Weedin, J. F. y Powell, A. M. 1980. Taxon 29: 716-718.
<i>Eysenhardtia texana</i>	10		Lang, J. M. y Isley, D. 1981. Iowa State J. Res. 56: 393-417.
Geoffroea		2n = 20 (2)	2 registro
<i>Geoffroea decorticans</i>		20	Goldblatt, P. 1981. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
<i>Geoffroea striata</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
Grazilodendron		2n= 20 (1)	1 registro
<i>Grazilodendron riococensis</i>		20	Goldblatt, P. 1989. Ann. Missouri Bot. Gard. 76: 1186-1188.
Inocarpus		2n = 20(1)	
<i>Inocarpus edulis</i>		20	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
Kotschya		2n = 28(1); 2n = 30(1); 2n = 32(1); 2n ca 36 (1); 2n = 40 (1)	4 registro
<i>Kotschya aeschynomoides</i>		40	Goldblatt, P y Davidse, G. 1977. Ann. Missouri Bot. Gard. 64:121-128.
<i>Kotschya africana</i>		30	Goldblatt, P y Davidse, G. 1977. Ann. Missouri Bot. Gard. 64:121-128
<i>Kotschya africana</i> var. <i>bequaertii</i>		32	Auquier, P. y Renard, R. 1975. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 45: 421-445.
<i>Kotschya strigose</i>		ca. 36	Goldblatt, P y Davidse, G. 1977. Ann. Missouri Bot. Gard. 64:121-128.
<i>Kotschya uguenensis</i>		28	Goldblatt, P. 1981. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
Machaerium	n = 10 (2)	2n = 20 (19); 2n = 40 (3)	24 registros
<i>Machaerium aculeatum</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. Rhodora 82: 475-481.
<i>Machaerium aculeatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium acutifolium</i>		20	Bandel, G. 1974. Caryologia 27: 17-32.
<i>Machaerium acutifolium</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium acutifolium</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Machaerium brasiliense</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium fulvovenosum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium hirtum</i>		40	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium hirtum</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Machaerium lanceolatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium mucronulatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium nyctitans</i>		40	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium nyctitans</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348

<i>Machaerium oblongifolium</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium opacum</i>	10		Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium pedicellatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium punctatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium scleroxylon</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium sericiflorum</i>		40	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium stipitatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium triste</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium uncinatum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium vestitum</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Machaerium villosum</i>		20	Filho, C. et al. 2002. Caryologia 55: 111-114.
<i>Machaerium villosum</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
Marina	n= 10(2)	2n =20(7)	9 registros
<i>Marina diffusa</i>	10		Spellenberg, R. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina gracilis</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina greenmaniana</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina neglecta</i> var. <i>neglecta</i>	10	20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina nutans</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina procumbens</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina pueblensis</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Marina spiciformis</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
Ormocarpum		2n = 24(2)	2 registros
<i>Ormocarpum cochinchinense</i>		24	Yeh, M. S. et al. 1986. Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol. 3: 57-71.
<i>Ormocarpum trichocarpum</i>		24	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
Parryella	n=10 (1)		1 registro
<i>Parryella filifolia</i>	10		Lang, J. M. y Isley, D. 1981. Iowa State J. Res. 56: 393-417.
Pictetia		2n = 20(1)	1 registro
<i>Pictetia aculeata</i>		20	Goldblatt, P. 1981. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
Platymiscium		2n = 20(1); 2n = 32(1)	2 registros
<i>Platymiscium polystachyum</i>		32	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
<i>Platymiscium polystachyum</i>		20	Goldblatt, P. 1981. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 551-557.
Poiretia	n = 10(1)	2n = 20(1)	2 registros
<i>Poiretia punctata</i>		20	Bandel, G. 1974. Caryologia 27: 17-32.
<i>Poiretia tetraphylla</i>	10		Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
Psorothamnus		2n =20(2)	2 registros
<i>Psorothamnus fremontii</i> var. <i>fremontii</i>		20	Spellenberg, R. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
<i>Psorothamnus kingii</i>		20	Mosquin, T. 1977. In R. Barneby, Daleae Imagines. Mem. New York Bot. Gard. 27: 1-892.
Pterocarpus	n = 10 (1); n = 11 (1); n = 22 (3)	2n = 22 (4); 2n = 44 (1)	11 registros
<i>Pterocarpus acerifolius</i>	22		Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1981. Taxon 30: 508-509.
<i>Pterocarpus echinatus</i>	11		Gill, L. S. y Husaini, S. W. 1982. Silvae Genet. 31: 117-122.
<i>Pterocarpus echinatus</i>	22		Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1981. Taxon 30: 508-509.
<i>Pterocarpus indicus</i>	22		Sanjappa, M. y Dasgupta, A. 1981. Taxon 30: 508-509.
<i>Pterocarpus indicus</i>	10		Sarkar, A. K. et al. 1975a. Taxon 24: 671-678.
<i>Pterocarpus macrocarpus</i>		22	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
<i>Pterocarpus marsupium</i>		22	Atchison, E. 1951. American Journal of Botany 38: 538-546.
<i>Pterocarpus marsupium</i>		22	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Pterocarpus marsupium</i>		22	Bir, S. S. et al. 1980. Taxon 29: 711.
<i>Pterocarpus vidalianus</i>		44	Yeh, M. S. et al. 1986. Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol. 3: 57-71.
Ramorinoa	n = 10 (1)	2n = 20 (2)	3 registros
<i>Ramorinoa girolae</i>	10		Subils, R. 1983. Kurtziana 16: 166-167.
<i>Ramorinoa girolae</i>		20	Cangiano, M. A. et al. 1998. Kurtziana 26: 173-177.
<i>Ramorinoa girolae</i>		20	Sanso, A. M. y Seo, M. N. 2005. Caryologia 58(2): 171-177.
Smithia	n=19 (6)	2n= 38 (7)	13 registros
<i>Smithia bigemina</i>		38	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Smithia bigemina</i>	19	38	Kumar, M. G. V. y Kuriachan, P. I. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 145-147.

<i>Smithia bigemina</i>	19	38	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Smithia ciliata</i>	19	38	Manandhar, L. y Sakya, S. R. 2009. Journal of Plant Science 6: 111-113.
<i>Smithia conferta</i>		38	Kumari, S. y Bir, S. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 173-219.
<i>Smithia conferta</i>		38	Kumar, M. G. V. y Kuriachan, P. I. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 145-147.
<i>Smithia conferta</i>	19	38	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. Nucleus 20: 94-98.
<i>Smithia racemosa</i>	19		Kumar, M. G. V. y Kuriachan, P. I. 1990. J. Cytol. Genet. 25: 145-147.
<i>Smithia sensitiva</i>	19		Sarkar, A. K. et al. 1972. Bull. Bot. Surv. India 14: 170.
Stylosanthes	n = 10 (1)	2n = 20 (66); 2n= 40 (13); 2n=60 (2)	82 registros
<i>Stylosanthes angustifolia</i>	-	20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes angustifolia</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes calcicola</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes campestris</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes campestris</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes capitata</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes capitata</i>		40	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes debilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes erecta</i>		60	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes erecta</i>		60	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes fruticosa</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes gracilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes gracilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes gracilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes gracilis</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes grandifolia</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes grandifolia</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes grandifolia</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes grandifolia</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes guianensis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes guianensis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes guianensis</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes guianensis</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. Rhodora 82: 475-481.
<i>Stylosanthes guianensis</i>		20	Huang, S. F. et al. 1988. Subtrop. Forest Sci. Technol. 16: 25-30.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>canescens</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>canescens</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>canescens</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>gracilis</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>guianensis</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>intermedia</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>microcephala</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>microcephala</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>microcephala</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.

<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>pauciflora</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>robusta</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>vulgaris</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>vulgaris</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes guianensis</i> var. <i>vulgaris</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes guyanensis</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes hamata</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes hamata</i>		20	Polido, C. et al. 2015. Taxon 64 (6) 1347-1348
<i>Stylosanthes hamata</i>		20, 40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1987. Trop. Grasslands 21: 182-188.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1986. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 38: 929.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes humilis</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes leiocarpa</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes macrocephala</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes macrocephala</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1986. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 38: 929.
<i>Stylosanthes macrocephala</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes macrocephala</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes macrocarpa</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes macrosoma</i>		20	Vanni, P. 1987. Bonplandia 6: 39-43.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Vanni, R. 1983. Bonplandia 5: 227-233.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes montevidensis</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes mucronata</i>		40	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes mucronata</i>		20	Sanjappa, M. 1978. Taxon 27: 375-392.
<i>Stylosanthes pilosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes pilosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1986. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 38: 929.
<i>Stylosanthes pilosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.
<i>Stylosanthes scabra</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1987. Trop. Grasslands 21: 182-188.
<i>Stylosanthes scabra</i>		40	Vieira, M. L. et al. 1985. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 37: 720.
<i>Stylosanthes scabra</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes scabra</i>		20	Liu, C. J. y Musial, J. M. 1997. Pl. Syst. Evol. 208: 99-105.
<i>Stylosanthes scabra</i>		40	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. Chromosome number of seven species and three varieties of the genus <i>Stylosanthes</i> SW. (Leguminosae---Papilionoideae). Revista Brasil. Genét. 10(3): 599-602.
<i>Stylosanthes subsericea</i>		40	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes subsericea</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes sundaica</i>		40	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), Biology and Agronomy of <i>Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes tuberculata</i>		40	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Cameron, D. F. 1967. Aust. J. Agric. Res. 18: 375-379.
<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1987. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 39: 780.
<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1986. Ci. & Cult. (Sao Paulo) 38: 929.
<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Vieira, M. L. et al. 1993. Cytologia 58: 305-311.

<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Stace, H. M. y Cameron, D. F. 1984. in H. M. Stace & L. A. Edye (eds.), <i>Biology and Agronomy of Stylosanthes</i> . Pp. 49-72. Academic Press, Sydney.
<i>Stylosanthes viscosa</i>		20	Battistin, A. y Martins, P. S. 1987. <i>Revista Brasil. Genét.</i> 10(3): 599-602.
Tipuana	n = 10 (1)	2n = 20 (2)	5 registros
<i>Tipuana speciosa</i>		20	Badr, A. 1980. <i>United Arab Rep. J. Bot.</i> 23: 127-129.
<i>Tipuana tipu</i>		20	Atchison, E. 1951. <i>American Journal of Botany</i> 38: 538-546.
<i>Tipuana tipu</i>		20	Yeh, M. S. et al. 1986. <i>Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol.</i> 3: 57-71.
<i>Tipuana tipu</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. <i>Rhodora</i> 82: 475-481.
Zornia	n = 10 (6); n = 11(1)	2n = 20 (15); 2n = 22 (1)	23 registros
<i>Zornia crinita</i>		20	Vanni, R. 1995. <i>Darwiniana</i> 33(1-4): 1-20.
<i>Zornia cryptantha</i>		20	Vanni, R. 1983. <i>Bonplandia</i> 5: 227-233.
<i>Zornia diphylla</i>		20	Shibata, K. 1962. <i>J. Agric. Sci. (Tokyo)</i> . 8: 49-62.
<i>Zornia diphylla</i>		20	Yeh, M. S. et al. 1986. <i>Sci. Rep. Res. Inst. Evol. Biol.</i> 3: 57-71.
<i>Zornia diphylla</i>	10		Bairiganjan, G. C. y Patnaik, S. N. 1989. <i>Cytologia</i> 54: 51-64.
<i>Zornia diphylla</i>		20	Kumari, S. y Bir, S. 1990. <i>J. Cytol. Genet.</i> 25: 173-219.
<i>Zornia diphylla</i>	10	20	Kumar, M. G. V. y Kuriachan, P. I. 1990. <i>J. Cytol. Genet.</i> 25: 145-147.
<i>Zornia diphylla</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. <i>Rhodora</i> 82: 475-481.
<i>Zornia diphylla</i>		22	Sareen, T. S. y Trehan, R. 1977. <i>Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.</i> 64. 156.
<i>Zornia diphylla</i>	10	20	Bir, S. S. y Kumari, S. 1977. <i>Nucleus</i> 20: 94-98.
<i>Zornia gemella</i>		20	Vanni, P. 1987. <i>Bonplandia</i> 6: 39-43.
<i>Zornia gemella</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. <i>Bol. Soc. Argent. Bot.</i> 34(1-2): 119-122.
<i>Zornia latifolia</i>	11		Gill, L. S. y Husaini, S. W. 1986. <i>Willdenowia</i> 15: 521-527.
<i>Zornia latifolia</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. <i>Bol. Soc. Argent. Bot.</i> 34(1-2): 119-122.
<i>Zornia multinervosa</i>		20	Vanni, P. 1987. <i>Bonplandia</i> 6: 39-43.
<i>Zornia ovata</i>		20	Seijo, G. y Vanni, R. 1999. <i>Bol. Soc. Argent. Bot.</i> 34(1-2): 119-122.
<i>Zornia pardina</i>		20	Vanni, R. 1995. <i>Darwiniana</i> 33(1-4): 1-20.
<i>Zornia pardina</i>	10		Coleman, J. R. y Demenezes, E. M. 1980. <i>Rhodora</i> 82: 475-481.
<i>Zornia reticulata</i>		20	Vanni, P. 1987. <i>Bonplandia</i> 6: 39-43.
<i>Zornia reticulata</i>		20	Polido, C. et al. 2015. <i>Taxon</i> 64 (6) 1347-1348
<i>Zornia trachycarpa</i>	10		Vanni, R. 1983. <i>Bonplandia</i> 5: 227-233.

Tabla 2. Comparación de números cromosómicos básicos de los géneros incluidos en el Clado Dalbergioide s. l.

Género	Subclado	Actualización (2020)*		
		Goldblatt (1981)	Gametofito	Esporofito
			Gametofito	Esporofito
<i>Acosmium</i>	D		(5/18)	18, 24, 32
<i>Adesmia</i>	A	(18/230) 10	(23/226) 10, 20	20, 40
<i>Aeschynomene</i>	D	(9/150) 10	(35/161) 10, 19	20, 22, 28, 38, 40, 56, 60, 76, 80
<i>Amicia</i>	A	(1/7) 19		(1/8) 38
<i>Amorpha</i>	s. l.	(6/15) 10	(3/15) 20	20, 40
<i>Arachis</i>	P	(10/22) 10	(75/81) 10, 20	18, 20, 40
<i>Brya</i>	P	(1/4) 10	(2/4) 10	20, 22
<i>Centrolobium</i>	P	(1/6) 9	---	18, 20
<i>Chaetocalyx</i>	A	(1/4) 10	(3/13) 10	20
<i>Chapmannia</i>	P	(1/1) 11	(1/4) 11	22
<i>Dalbergia</i>	D	(18/100) 10	(19/287) 10	20
<i>Dalea</i>	s. l.	(50/160) 8, 7	(64/183) 7, 8, 10, 14	14, 16, 28
<i>Diphysa</i>	D	(1/15) 8	(1/21)	16
<i>Discolobium</i>	P		(1/8) 10	
<i>Errazuriza</i>	s. l.		(1/4) 14	
<i>Eysenhardtia</i>	s. l.	(4/10) 10	(3/13) 10	20
<i>Geoffroea</i>	P	(2/13) 10	(2/4)	20
<i>Grazilodendron</i>	P		(1/1)	20
<i>Inocarpus</i>	P	(1/3) 10	(1/2) 10	20
<i>Kotschya</i>	D	(4/31) 20, 18, 15, 14	(4/30)	28, 30, 32, 36, 40
<i>Machaerium</i>	D	(1/120) 10	(18/155) 10	20, 40
<i>Marina</i>	s. l.	(8/38) 10	(8/40) 10	20
<i>Ormocarpum</i>	D	(3/20) 12	(2/23)	24
<i>Parryella</i>	s. l.	(1/1) 10	(1/1) 10	
<i>Pictetia</i>	D	(1/6) 10	(1/10)	20
<i>Platymiscium</i>	P	(2/20) 10, 9	(1/37)	20, 32
<i>Poiretia</i>	A	(1/6) 10	(1/11) 10	20
<i>Psorothamnus</i>	s. l.	(7/9) 10	(2/10)	20
<i>Pterocarpus</i>	P	(11/20) 12, 11, 10	(6/66) 10, 11, 22	22, 44
<i>Ramorinoa</i>	P		(1/1) 10	20
<i>Smithia</i>	D	(3/30) 19	(4/22) 19	38
<i>Stylosanthes</i>	P	(13/25) 10	(30/46) 10	20, 40 60
<i>Tipuana</i>	P	(1/1) 10	(1/1) 10	20
<i>Zornia</i>	A	(6/80) 10	(10/86) 10, 11	20, 22

*Datos generados a partir de registros en Royal Botanic Gardens, Kew y Missouri Botanical Garden, www.theplantlist.org y literatura especializada. Actualización 06/09/2018. **A**, subclado Adesmia; **D**, subclado Dalbergia; **P**, subclado Pterocarpus; **s.l.**, Dalbergioides sensu lato.

Tabla 3. Valores-C de ADN en géneros dalbergioides s. l.

Género	Especie	1C (pg)	Referencias
<i>Aeschynomene</i>			
<i>Aeschynomene</i>	<i>afraspera</i>	2.54	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>aspera</i>	2.03	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>ciliata</i>	0.54	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>crassicaulis</i>	1.55	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>cristata</i>	0.96	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>deamii</i>	0.96	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>denticulata</i>	0.64	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>denticulata</i>	0.61	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology.18:54. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>elaphroxylon</i>	1.6	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i>	0.42	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201 : 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i>	0.42	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i> ssp. <i>evenia</i>	0.41	Arrighi, J. F. et al. 2013. PLoS ONE 8: e63836. https://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0063836
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i> ssp. <i>evenia</i>	0.42	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i> ssp. <i>serrulata</i>	0.47	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i> ssp. <i>serrulata</i>	0.47	Arrighi, J. F. et al. 2013. PLoS ONE 8: e63836. https://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0063836
<i>Aeschynomene</i>	<i>evenia</i> ssp. <i>serrulata</i>	0.48	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>filosa</i>	0.41	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>fluitans</i>	2.08	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	0.43	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. . https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	0.79	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	0.80	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	0.84	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	0.83	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594

<i>Aeschynoemen</i>	<i>indica</i>	0.85	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>indica</i>	1.31	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>nilotica</i>	2.05	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956 .
<i>Aeschynomene</i>	<i>pfundii</i>	1.82	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956 .
<i>Aeschynomene</i>	<i>pluriarticulata</i>	0.45	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>pratensis</i>	0.79	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>pratensis</i>	0.77	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>rudis</i>	0.51	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>rudis</i>	0.48	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>scabra</i>	0.51	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>scabra</i>	0.48	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>selloi</i>	0.60	Arrighi, J. F. et al. 2014. New Phytol. 201: 1457-1468. https://doi.org/10.1111/nph.12594
<i>Aeschynomene</i>	<i>selloi</i>	0.58	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.68	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.65	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.76	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.73	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.74	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>sensitiva</i>	0.70	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>schimperii</i>	2.41	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>schimperii</i>	4.34	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>schimperii</i> “grandiflora”	3.91	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	sp. (328)	0.75	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	sp. (353)	0.95	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Aeschynomene</i>	<i>tambacoundensis</i>	0.38	Arrighi, J. F. et al. 2012. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA

<i>Aeschynomene</i>	<i>uniflora</i>	1.33	Chaintreuil, C. et al. 2016. New Phytologist. https://doi.org/10.1111/nph.13956
<i>Aeschynomene</i>	<i>virginica</i>	1.04	Arrighi, J. F. et al. 2012.. Molecular Plant-Microbe Interactions 25: 851–861. https://doi.org/10.1094/MPMI-02-12-0045-TA
<i>Aeschynomene</i>	<i>virginica</i>	1.02	Chaintreuil, C. et al. 2018. BMC Plant Biology 18:54 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1260-2
<i>Arachis</i>			
<i>Arachis</i>	<i>appessipila</i>	3.0	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>batizocoi</i>	2.68	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>cardenasii</i>	3.05	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>chacoense</i>	3.18	Singh, K.P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>correntina</i>	3.20	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>duranensis</i>	1.27	Temsch, E. M. y Greilhuber, J. 2001. Genome 44: 826-830. https://doi.org/10.1139/g01-081
<i>Arachis</i>	<i>glabrata</i>	5.83	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>helodes</i>	3.05	Singh, K.P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>hypogaea</i>	2.87	Temsch, E. M. y Greilhuber, J. 2000. Genome 43: 449-451. https://doi.org/10.1139/g01-081
<i>Arachis</i>	<i>ipaensis</i>	2.83	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>matiensis</i>	3.08	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>monticula</i>	2.95	Temsch, E. M. y Greilhuber, J. 2000. Genome 43: 449-451. https://doi.org/10.1139/g01-081
<i>Arachis</i>	<i>paraguariensis</i>	3.45	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>pintoi</i>	2.98	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>pusilla</i>	2.10	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>rigonii</i>	2.88	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>sylvestris</i>	1.50	Singh, K.P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>spgazinii</i>	2.50	Ressler, P. M. et al. 1981. American Journal of Botany 68: 149-153. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1981.tb12373.x
<i>Arachis</i>	<i>stenophylla</i>	3.03	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39, 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>stenosperma</i>	3.05	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>sylvestris</i>	1.50	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>triseminalis</i>	1.53	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Arachis</i>	<i>villosa</i>	3.28	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39: 890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112

<i>Arachis</i>	<i>villosulicarpa</i>	1.88	Singh, K. P. et al. 1996. Genome 39:890-897. https://doi.org/10.1139/g96-112
<i>Dalbergia</i>			
<i>Dalbergia</i>	<i>horrida</i>	1.97	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>lanceolaria</i>	1.46	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>latifolia</i>	1.72	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>malabarica</i>	1.89	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>melanoxylon</i>	1.84	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>paniculata</i>	1.58	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>rubiginosa</i>	1.84	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>sissooides</i>	1.80	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>sissoo</i>	1.62	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418
<i>Dalbergia</i>	<i>volubilis</i>	1.94	Hiremath, S. C. y Nagasampige, M. H. 2004. Caryologia 57: 367-372. https://doi.org/10.1080/00087114.2004.10589418