

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



CONTEO DE CROMOSOMAS EN VARIEDADES DE NOPAL TUNERO DEL ALTIPLANO POTOSINO ZACATECANO

TRABAJO DE TITULACIÓN
EN LA MODALIDAD

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

Presenta:

SONIA PÉREZ MAYORGA

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JAL. MARZO DE 2009

Autor:

Sonia Pérez Mayorga.

Director de Tesis:

Alejandro Muñoz Urias.

Sinodales.

Dr. Blanca C. Ramírez Hernández.

Dr. Eulogio Pimienta Barrios.

Dr. Hilda Julieta Arreola Nava.

Suplente. Martín Huerta Martínez.

Este trabajo se realizó en la Universidad de Guadalajara en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias en el departamento de Ecología.



Universidad de Guadalajara

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias**

***Coordinación de Titulación y Carrera de Licenciatura
en Biología***

872/ C. C. BIOLOGÍA

**C. SONIA PÉREZ MAYORGA
PRESENTE**

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título : “ **Conteo de Cromosomas en variedades de nopal tunero del Altiplano Potosino Zacatecano** ” para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director / a de dicho trabajo al **DR. ALEJANDRO MUÑOZ URIAS**.

Sin más por el momento, le envío un caluroso saludo.

**ATENTAMENTE
“PIENSA Y TRABAJA”**

Las Agujas, Zapopan., 31 de Octubre del 2006.

**2006. Año del Bicentenario del natalicio del Benemérito de las Américas.
Don Benito Juárez García”**

**DR. CARLOS ÁLVAREZ MOYA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**

**M en C. ISELA LETICIA ÁLVAREZ BARAJAS
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**



**COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

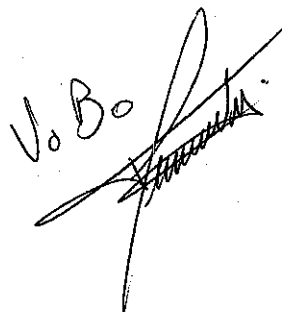
C.c.p. DR. ALEJANDRO MUÑOZ URIAS - Director del trabajo

Dr. Fco. Martín Huerta Martínez.
 Presidente del Comité de Titulación.
 Licenciatura en Biología.
 CUCBA.
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad tesis e informes, opción Tesis con el título: "Conteo de cromosomas en variedades del nopal tunero del Altiplano Potosino Zacatecano" que realizó el/la pasante Sonia Pérez Mayorga con número de código 193081137 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente
 Lugar y fecha.

Vo Bo 

Firma Alejandro Muñoz Urias
 Nombre: Alejandro Muñoz Urias.
 Director/a del trabajo,

firma
 nombre
 Asesor(es)

Nombre completo de los Síndicos asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dr. Blanca C Ramírez Hernández.	<u>Blanca C. Ramírez</u>	23 Feb 2009
Dr. Eulogio Pimienta Barrios	<u>[Signature]</u>	23 Feb 2009
Dr. Hilda Julieta Arreola Nava.	<u>Hilda Julieta Arreola Nava</u>	24 Feb. 2009
Dr. Martín Huerta Martínez	<u>[Signature]</u>	24/02/09

S
U
P

DEDICATORIA.

Con amor y cariño para mi esposo Daniel .

A Montse y Danielito que son mi motor.

AGRADECIMIENTOS.

A mi Director de Tesis por instruirme y guiarme durante la realización de este proyecto a pesar de todo el tiempo.

A mis padres por todo su apoyo.

CONTENIDO

Índice de cuadros.....	vi
Índice de Imágenes.....	vii
Resumen.....	viii
I. INTRODUCCION.....	1
II. ANTECEDENTES.....	3
II. I. Origen y distribución de la familia Cactaceae.....	3
II. II. Taxonomía de la familia Cactacea.....	4
II. III. Descripción del género <i>Opuntia</i>	4
II. IV. Adaptaciones del genero <i>Opuntia</i>	5
II. V. Características e importancia del nopal tunero.....	5
II. VI. Zonas nopaleras.....	7
II. VII. Estrategias reproductivas en el género <i>Opuntia</i>	8
II. VIII. Poliploidia: tipos y efectos.....	8
II. IX. Efectos de la poliploidia con respecto a tolerancias ecológicas.....	11
II. X. Bloqueo triploide.....	11
II. XI. Poliploidia en Cactáceas.....	13
II. XII. Hibridación.....	14
II. XIII. Mejoramiento genético en <i>Opuntia</i>	15
III. HIPOTESIS.....	16
IV. OBJETIVOS.....	17
V. MATERIALES Y METODOS.....	18
V. I. Área de estudio.....	18

V. III. Determinación del número cromosómico.....	19
V. III. I. Recolección de ápices radicales.....	19
V. III. II. Pretratamiento.....	20
V. III. III. Fijación.....	20
V. III. IV. Tinción.....	20
V. III. V. Elaboración de preparaciones temporales.....	20
V. III. VI. Elaboración de placas permanentes.....	21
V. III. VII. Comparación de frutos en variedades de nopal tunero estudiadas.....	21
VI. RESULTADOS.....	22
VI.I. Números cromosómicos de las variedades.....	22
VI.II. Comparación de frutos en las variedades del nopal tunero estudiadas.....	24
VII. DISCUSION.....	27
VIII. CONCLUSIONES.....	30
IX. REVISIÓN DE LITERATURA.....	31

INDICE DE CUADROS:

Cuadro 1. Variedades de nopal tunero, empleadas en el estudio citogenético del recuento de cromosomas.....	19
Cuadro 2. Número cromosómico de las variedades cultivadas.....	22
Cuadro 3. Peso de fruto de ocho variedades cultivadas de <i>Opuntia</i> de la porción sur del Altiplano Potosino Zacatecano	25
Cuadro 4. Número y peso de semillas en ocho variedades de nopal tunero cultivados en la porción sur del Altiplano Potosino Zacatecano.....	26

INDICE DE IMÁGENES.

Figura 1. Mapa de distribución geográfica del Altiplano Potosino Zacatecano en México.....	7
Figura 2. Fotografía de los cromosomas de la variedad cultivada Roja Pachona.....	23
Figura 3. Fotografía de los cromosomas de la variedad cultivada Cristalina.....	23

RESUMEN.

En el presente trabajo se determino el número cromosómico en ocho variedades de nopal tunero que se localizan en el municipio de los Pinos en Zacatecas, con el objetivo de determinar el nivel de ploidia de las variedades cultivadas y se comparo el tamaño de los frutos mediante las variables peso, largo, ancho para conocer si el tamaño de los frutos de las variedades estudiadas tienen relación con el nivel de ploidia . Para determinar el número cromosomico se cortaron de 3-5 raíces de cada variedad, se pretrataron, fijaron con Carnoy modificado, se tiñeron en HCl 1N y fueron observadas en el microscopio con el fin de encontrar las células en metafase. Los niveles de ploidia observados fueron $2n=2x=66$ en las variedades: Cristalina, Amarilla Plátano, Memela, Pico chulo, Amarilla Suavecita. Mientras que las variedades Roja Pachona, Burrona y Amarilla Huesona su nivel de ploidia resulto ser $2n=2x=88$. En cuanto a la comparacion de los frutos con los niveles de ploidia, encontramos que el tamaño y peso de los frutos no tienen ningún tipo de relación.

CONTEO DE CROMOSOMAS EN VARIETADES DE NOPAL TUNERO DEL ALTIPLANO POTOSINO-ZACATECANO

I. INTRODUCCION

El género *Opuntia* es nativo del continente Americano, esta distribuido desde Canadá hasta Argentina. Sin embargo, México cuenta con la mayor riqueza de especies, puesto que en México crecen 83 de un total de 159 especies de este género (Guzmán *et al.*, 2003). Desde el punto de vista agronómico el género *Opuntia* se divide en especies silvestres, de solar y cultivadas (Pimienta-Barrios, 1990). Todas son fuente de alimento para humanos y/o animales, tanto por sus frutos como por sus cladodios. Sin embargo, las especies cultivadas se caracterizan porque sus cladodios y frutos son de mayor tamaño que el de las especies silvestres, además de presentar frutos jugosos y dulces (Bravo y Sánchez, 1991).

Es probable que el vigor expresado en el tamaño de sus órganos reproductivos y vegetativos de las variedades cultivadas se deba al incremento en los niveles de ploidía (Zeven, 1979). Pues, se observa que existen diferentes niveles de ploidía los cuales varían desde $2n = 2x = 22$ hasta $2n = 8x = 88$ siendo su número básico $x=11$ (Johansen, 1933) observándose los niveles más altos en algunas variedades cultivadas (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias 1995).

Existen dos mecanismos para la formación de poliploides: la autoploidía y la alopoloidía. La alopoloidía es cuando ocurre una combinación de dotaciones de cromosomas de especies diferentes como consecuencia de cruzamientos interespecíficos (William *et al.*, 1999). Y la autoploidía se refiere a la adición de una a más dotaciones extras de

cromosomas idénticas a la dotación haploide normal de la misma especie (William *et al.*, 1999). En el caso del género *Opuntia* se han registrado ambos tipos de ploidía, Sosa en 1966 reportó autoploides en *Opuntia robusta* y Grant y Grant en 1979 reportó aloploides en *Opuntia lindheimeri*, *O. edwardsii* y *O. phaeacantha* var. *mayor*.

La presencia de aloploidía y la formación de híbridos naturales reportados en los trabajos de Bravo, 1978; Pinkava *et al.*, 1992 Anderson, 2001; Griffith, 2001; Rebman y Pinkava, 2001 hacen pensar que los mecanismos de aislamiento reproductivo son débiles (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002). Por lo que es factible que se pueda llevar a cabo el mejoramiento genético de las variedades cultivadas a través de métodos tradicionales, como son las cruzas entre especies (Chapman *et al.*, 2002).

Sin embargo, algunas cruzas pueden ser incompatibles en particular cuando se llevan a cabo cruzas entre diversos niveles de ploidía, ya que se ha comprobado que en cruzas de autotetraploides con sus progenitores diploides, puede haber una reducción significativa en el número de semillas viables, esta reducción se conoce como bloqueo triploide, ya que en este caso es donde mas ha sido estudiado; sin embargo, existen reportes similares entre cruzas con niveles altos de ploidía (Stalker, 1986; Ramsey y Schemeske, 1988).

Por lo cual, en el presente trabajo se relacionará el tamaño de los frutos con los diferentes niveles de ploidía en variedades cultivadas. Además, el conocer los números cromosómicos de las variedades estudiadas puede servir como base para futuros programas de mejoramiento genético a través de cruzas entre diferentes variedades de nopal tunero o establecer plantaciones con variedades con diferentes niveles de ploidía para incrementar el número de semillas abortivas por fruta ocasionadas por polinizaciones con materiales con diferente nivel de ploidía.

II. ANTECEDENTES

II. I. Origen y distribución de la familia Cactaceae

Las cactáceas constituyen un grupo de plantas nativas del Continente Americano ya que se extienden ampliamente por todo el nuevo mundo aunque también pueden encontrarse en las islas Galápagos y las Antillas (Arias, 1997). Actualmente se encuentran distribuidas desde Canadá, a una latitud de 56° N, hasta el estrecho de Magallanes en América del sur. La distribución natural de la familia incluye numerosos tipos de habitats desde los secos hasta los húmedos. (Mauseth, 1991). Sin embargo, es en los climas áridos donde están distribuidos el mayor número de especies (Gibson, 1973; Bravo, 1978; Rzedowski, 1981). México, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y climas es el país que más alberga la mayor cantidad de especies. (Bravo, 1978). El origen de la familia Cactaceae quizá ocurrió hace 90 a 100 millones de años (Gibson y Nobel, 1986; Rebman y Pinkava, 2001) posteriormente estos se diversificaron a partir de tres centros de diversidad, los cuales son: a) Norte América a la parte central de México; b) la región Andes y c) Brasil (Rebman y Pinkava, 2001). Esta familia se ha diversificado en un considerable número de especies y formas de vida, se han establecido en varios ecosistemas aunque se postula que tal hecho se vio favorecido por la aparición de zonas áridas y semiáridas (Pinkava *et al.*, 1985).

II. II Taxonomía de la familia Cactáceae.

La familia Cactaceae pertenecen al reino Vegetal, la clase de las dicotiledóneas, al orden Caryophyllales, a la familia Cactaceae; y comprende tres subfamilias:

1. **Pereskioideae**, en nuestro país esta representada por un sólo género, *Pereskia*, con hojas aplanadas poco carnosas, espinas y flores en panículos.
2. **Opuntioideae**, suculentas leñosas con tallos aplanados y articuladas, areolas con gloquidios. Los géneros son en su mayoría boreales y sólo *Opuntia* se encuentra representándolos en todo el continente.
3. **Cactoideae (Cereoideae)** son suculentas, con hojas reducidas a diminutas escamas, areolas sin gloquidios, los géneros están distribuidos en toda América; (Bravo, 1978; Sánchez, 1984 y Lawrence citado por Borrego y Burgos 1986).

II. III. Descripción del género *Opuntia*.

Este género es uno de los más diversos de la familia Cactaceae con más de 170 especies descritas (Arias y Arreola-Nava, 1995). Se caracteriza por ser plantas arborecentes, arbustivas, simples o cespitosas con el tronco bien definido desde la base. Las ramas pueden ser erectas, extendidas o postradas. Posee artículos globosos, claviformes, cilíndricos o aplanados y muy carnosos. Las areolas son axilares con espinas, pelos, gloquidios y en algunas ocasiones glándulas. Las espinas tienen la función de proteger a la planta de los animales herbívoros y de los rayos solares por medio de la sombra que proyectan hacia el tallo (Bravo, 1978).

Una de la característica más notable es la presencia de las gloquidios (aguates) que aparecen en casi todas las areolas de los tallos, flores y frutos y también se caracterizan por

presentar semillas de consistencia dura por estar rodeadas por un arilo; su flor es rotada y presentan frutos conocidos como bayas. (Arreola-Nava 1997).

II. IV. Adaptaciones del género *Opuntia*

Este género presenta dos grandes problemas particularmente en los climas áridos: temperaturas altas y falta de agua. Con respecto a las temperaturas altas, los cladodios de los nopales están orientados verticalmente, de tal forma que a las horas más calidas del día solo una pequeña porción de su superficie recibe los rayos solares perpendicularmente, evitando así el sobrecalentamiento en grandes áreas de los cladodios. Por otro lado, la falta de agua se compensa con adaptaciones como el producir una gran cantidad de finas raíces solo cuando ocurre el temporal de lluvia; después de este periodo las raíces finas usualmente mueren. Además, disminuyen su transpiración por las siguientes vías: 1) hojas reducidas a espinas en una superficie del área; 2) cutícula gruesa en la superficie que impide directamente la pérdida del agua por la atmósfera; 3) durante el día mantienen cerrados los estomas por su metabolismo CAM 4) el agua se adhiere al complejo de carbohidratos llamado mucílago. (Nobel, 1994; Rebman y Pinkava, 2001).

II. V. Características e Importancia del Nopal Tunero.

Las principales variedades comerciales de tuna se reconocen tanto por la firmeza de la cáscara como la pulpa, y en algunos casos por su rendimiento, así como por su adaptación a condiciones ambientales limitantes y a las prácticas agronómicas (Lakshminarayana *et al.*, 1979).

La morfología del fruto, tamaño, color, tiempo de madurez y calidad en general varía entre las variedades cultivadas en México, Italia y Sudáfrica (Pimienta-Barrios, 1990;

Barbera *et al.*, 1992) y las especies productoras de frutos comestibles más importantes tanto en poblaciones silvestres como cultivadas, son: *O. ficus-indica*, *O. albicarpa*, *O. streptacantha* y *O. robusta* (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias, 1995).

La mayoría de las variedades mexicanas maduran de junio a septiembre y el peso del fruto varía entre 100 y 240 g. Los principales grupos que se distinguen en las variedades mexicanas son: “Blanca Chapeada”, “Blanca Reyna”, “Amarilla Naranjona”, “Amarilla Huesona”, “Blanca Burróna”, “Blanca Cristalina”, “Blanca Fafayuco”, “Pelón-Liso”, “Charola” y “Cardona” (Pimienta-Barrios, 1993; Mondragón y Pérez, 1994; Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias 1995).

El aprovechamiento del nopal en México se inició con las antiguas civilizaciones mesoamericanas cuyos pobladores recolectaban las partes reproductivas y vegetativas y las utilizaban con fines alimenticios y medicinales (Gentry, 1982). En lo referente a la medicina los cladodios mitigaban dolores de muelas y curaban inflamaciones en forma similar a compresas calientes; con la pulpa de las tunas se trataba la diarrea en los infantes; la savia del nopal mezclada con el jugo de la pitahaya se usaba con las fiebres biliosas y malignas. Otro de los usos de esta planta es el colorante rojo (ácido carmínico) que se obtenía del cuerpo de un insecto parásito del nopal, conocido como grana fina o cochinilla (*Dactylopius coccus*) en especies *Opuntia tormentosa*, *O. ficus-indica*, *O. pilifera* (Pimienta-Barrios, 1997).

En la actualidad el uso y el aprovechamiento del nopal silvestre y cultivado es un recurso económico muy importante debido a que es una fuente importante de ingresos para los habitantes de las zonas áridas y semiáridas de México (Pimienta-Barrios, 1997).

II. VI. Zonas Nopaleras

En nuestro país las nopaleras silvestres se presentan tres zonas nopaleras en el territorio centro norte del país: según Marroquin *et al.*, (1964).

- A) Zona nopalera del noreste de México, que comprende Tamaulipas, oriente de Nuevo León y parte de Coahuila.
- B) Zona nopalera Potosino-Zacatecano que incluye partes de Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Jalisco y Durango. Aquí se encuentra la variedad más abundante de formas y especies de nopal tunero y estas se encuentran en tres tipos de nopaleras: cultivadas, silvestres y de solar (Pimienta-Barrios y Mauricio, 1989).
- C) Zona nopalera difusa, que es la región más amplia de las tres, con menos cantidad de individuos por hectárea, y se localiza en partes calizas de San Luis Potosí, Zacatecas y Nuevo León, hasta Coahuila y partes áridas de Durango y Chihuahua Fig. 1).



Figura 1. Mapa de distribución geográfica de nopal tunero del Altiplano Potosino Zacatecano en México.

II. VII. Estrategias reproductivas en el género *Opuntia*.

El género *Opuntia* se ha desarrollado rápidamente y con éxito teniendo una combinación de varias estrategias reproductivas: a) reproducción sexual que promueve el intercambio de genes y ayuda a mantener variabilidad genética y la diversidad genética de poblaciones y b) reproducción vegetativa por segmentos de tallos y frutos; (Rebman y Pinkava, 2001; Pimienta-Barrios y Del Castillo, 2002; Palleiro *et al.*, 2006).

La reproducción asexual ocurre comúnmente en muchas *Opuntias*. El tipo reproducción asexual es la propagación vegetativa al separarse el vástago del cladodio. Los segmentos terminales del tallo de muchas especies se separan con facilidad de la planta madre desarrollando rápidamente la raíz; por mencionar alguna especies *Cylindropuntia leptocaulis* D.C. F.M. In Backeb y F.M Knuth, *Opuntia fragilis* (Nuttal) Haworth, y *O. pubescens* H.L (Wendlex Pfeiffer) (Rebman y Pinkava, 2001)

II. VIII. Poliploidía: Tipos y Efectos.

La poliploidía es considerada como una fuerza evolutiva muy importante de las plantas, se cree que el 70% de las angiospermas tienen más de una experiencia de poliploidización. (Douglas, 1999) y esta se define como la presencia de dos o más juegos cromosómicos en un organismo. Existen tres tipos basados en criterios genéticos y citogenéticos que son: autopoliploides, alopoliploides o anfiploides, y alopoliploides segmentales (Levin, 2002). El origen de los autopoliploides se debe a la duplicación somática en la mitosis y la no reducción cromosómica durante la meiosis o hasta la polispermia, que consiste en la fertilización de una célula huevo por más de un núcleo

espermático, es conocido en varios grupos de plantas y se ha observado que se puede inducir ploidía en algunas orquídeas (De Wet, 1979).

En la duplicación somática los cromosomas se duplican antes de empezar la mitosis, pero no ocurre la citocinesis, como resultado una célula somática $2n$ da origen a una célula hija $4n$; esta duplicación puede tener lugar en el cigoto o durante los primeros estadios de desarrollo de los embriones. En la no reducción del número cromosómico durante la formación de los gametos implica que no se forme la pared celular durante la meiosis I o II, cuando esto ocurre en células diploides madres del polen y en células diploides madres del saco embrionario forman esporas y gametos diploides, por lo cual tienen juegos cromosómicos múltiples que son estructuralmente idénticos. Esta no reducción puede tener lugar en una línea germinal a la vez para dar origen a granos de polen diploides (Grant, 1989). Esto es que un individuo diploide puede formarse por fusión de gametos no reducidos o por la fusión de un gameto reducido y de otro no reducido; este proceso es más común y se manifiesta por la formación de plantas triploides y tetraploides (Einset y Pratt, 1962; De Wet, 1979).

Un alopoliploide o anfiploide es producto de la duplicación cromosómica de un híbrido; es decir, es un poliploide que contiene juegos separados de cromosomas no homólogos. La anfiploidía es un sistema genético para perpetuar un genotipo híbrido adaptativamente valioso, mediante la reproducción sexual; es decir recupera la fertilidad perdida, incluso puede llevar a cabo una cruce efectiva para un organismo altamente heterocigótico; generalmente resultan de híbridos diploides y pueden no depender de los efectos del doblamiento cromosómico (Grant, 1989); y el alopoliploide segmental; son individuos que incrementan su número cromosómico a través de la hibridación con una o

varias especies que comparten un mismo ancestro por lo cual sus cromosomas son parcialmente homólogos (Levin, 2002).

Existen varias causas que promueven la poliploidía aunque no todos son de igual importancia: por ejemplo, se han encontrado Genes recesivos: (*tnel*) en *Medicago sativa*, (*dy*) en *Datura* que promueven la autopoliploidización, así mismo factores ambientales como: temperaturas muy altas o muy bajas, amplia variación de temperatura, estrés por deficiencia de nutrimentos y virus entre otras causas para incrementar la frecuencia de la poliploidía en las plantas superiores. El efecto en la variación de temperatura podría ser responsable de que exista una correlación con la latitud ya que el porcentaje de especies poliploides aumenta desde altitudes bajas a las altas (Hagerup, 1932; Tischler, 1935). En las costas del Pacífico de América del Norte desde California hasta Alaska la latitud de la frecuencia de los poliploides también aumenta. Esta frecuencia de las especies poliploides tiende a ser mayor en las montañas más altas que en las tierras bajas (Grant, 1989; Levin, 2002).

Entre los efectos de la poliploidía la característica principal es el incremento en el tamaño celular, por lo que se tiene una reducción en el número de divisiones celulares durante su crecimiento y desarrollo; por lo cual, el gigantismo entre los poliploides es muy común (Lewis, 1979).

El efecto más notable del aumento en los niveles de ploidía es el incremento en el tamaño celular, por lo cual el tamaño de la planta es más grande y es de mayor importancia para la producción de alimento y forraje, además, son de gran adaptabilidad ya que pueden crecer en varios ambientes, lo cual los hace atractivos para su cultivo (Lewis 1979).

Los principales efectos de la poliploidia en la familia de las Cactáceas se ha observado principalmente en *Mammillaria*: y son disminución en el tamaño de

cromosomas, crecimiento en el tamaño del núcleo, crecimiento en las células madre de polen, aumento en el tamaño de las estomas (Remski, 1954; Johnson, 1979; Johnson, 1980).

II. IX. Efectos de la Poliploidía con Respecto a Tolerancias Ecológicas:

La plasticidad fenotípica de los poliploides suele ser superior al de sus progenitores diploides por lo cual son considerados más adaptables a las variaciones ambientales. Aunado a esta plasticidad los poliploides experimentan cambios fisiológicos que pueden modificar sus tolerancias ecológicas. Dentro de los cambios fisiológicos mas estudiados se observan cambios en las relaciones hídricas, tasas de asimilación de CO₂, y producción de metabolitos secundarios donde únicamente se observa una relación directa en la cual al aumentar los niveles de ploidía se incrementan las concentraciones de metabolitos secundarios y dentro de las modificaciones a las tolerancias ecológicas entre plantas con diferentes niveles de ploidía se observan cambios en la tolerancia a temperaturas extremas, o cambia su capacidad para crecer en suelos secos y pobres de nutrientes, y solamente se observa una relación directa con el incremento en los niveles de ploidía al aumento en la resistencia a patógenos y herbivoría al incrementar los niveles de ploidía (Cacco *et al.*, 1976; Eagles y Othman, 1978; Thompson *et al.*, 1997; Levin, 2002).

II. X. Bloqueo triploide

Cuando se llevan a cabo cruza entre diversos niveles de ploidía, aun entre plantas autotetraploides y sus progenitores diploides, puede haber una reducción significativa en el número de semillas viables, esta reducción se conoce como bloqueo triploide, ya que en

este caso es donde mas ha sido estudiado; sin embargo, existen reportes similares con niveles altos de ploidía, (Ramsey y Schemeske, 1998).

En la mayoría de las plantas, la fecundación de la célula huevo por la célula espermática es acompañada por la fusión de otro núcleo espermático con dos núcleos polares haploides en el gametofito femenino para formar un endospermo triploide el cual nutre el embrión $2n$. En poliploides, el proceso es similar guardando proporciones de los niveles de ploidía de cada tejido.

El bloqueo triploide se debe a anomalías en el crecimiento y estructura del endospermo. Existen muchas hipótesis para el bloqueo triploide, entre las hipótesis más frecuentes se menciona que debe de existir una relación entre el número cromosómico del embrión, endospermo y/o tejido materno (2:3:2), otra hipótesis menciona que debe de existir una relación embrión endospermo (2:3) y por último se menciona que debe de existir el aporte de dotaciones cromosómicas de origen materno y paterno (2:1) que forman el endospermo sin importar los niveles de ploidía en el embrión y el resto del tejido materno a esta última hipótesis se conoce como *imprinting*, por lo cual cruza $2x \times 4x$ y $4x \times 2x$ pueden producir un número distinto de semillas viables debido a que se alteran las relaciones cromosómicas entre los tejidos (Lin, 1984).

Existen numerosos experimentos en los que cualquiera de las hipótesis no concuerdan con los resultados por ejemplo en 13 de 19 cruza $2x \times 4x$ no se producen semillas viables, mientras que en 7 de 17 cruza $4x \times 2x$ no produjeron semillas viables, mas aun en 10 experimentos entre cruza $2x \times 4x$ y $4x \times 2x$ se producen semillas viables en ambas direcciones. En 11 estudios reportan producción de triploides viables con cruza $2x \times 4x$ y $4x \times 2x$, en 10 reportes hay mas triploides viables generados con cruza de $4x \times 2x$,

solo en un estudio es alta la producción de triploides por cruza $2x \times 4x$. (Ramsey y Schemeske, 1998).

El mecanismo que hace que disminuya el número de semillas viables no es claro, pero existe consenso que el bloqueo triploide existe, cuando se llevan a cabo cruza con diferentes niveles de ploidía y todos los reportes coinciden en que se debe a anomalías en el crecimiento y estructura del endospermo, ya que en plantas con desarrollo atípicos del endospermo como el caso de *Oenothera* donde solo un núcleo polar está involucrado en el desarrollo del endospermo y en las familias Asteraceae, Crassulaceae, Onagraceae, Rosaceae y Salicaceae que carecen de endospermo tienen una alta incidencia en la formación de poliploides y suelen tener éxito en las cruza con plantas con diferentes niveles de poliploidía (Ramsey y Schemeske, 1998).

II. XI. Poliploidía en Cactáceas

La poliploidía en los Cactus investigados hasta la fecha ocurre solamente en cerca del 28% de todas las especies estudiadas y desempeña un papel importante en la evolución de la subfamilia Opuntioideae ya que el (64.3%), en Cactoideae (12.9%) en Pereskioideae (0.0%) son poliploides (Pinkava *et al.*, 1998). La poliploidia usualmente conduce a diferentes y/o nuevas líneas evolutivas y promueve combinaciones de genes en organismos (De Wet, 1980).

Los niveles más altos de ploidía en *Opuntia* ocurren en Sur América en los taxa *Astrocyliodropuntia* (11x), *Miqueliopuntia* (20x) y *Tephrocactus* (30x) (Rebman y Pinkava, 2001). Pinkava *et al.*, (1998) menciona que el posible origen de especies poliploides es probablemente la fertilización que implica gametos no reducidos.

El número base de la familia es $x=11$ (Pinkava *et al.*, 1982). La poliploidía es más frecuente en *Mammillaria* con un rango desde $4x$ hasta $24x$ en 12 especies (Beard, 1937; Remský, 1954) y en *Opuntia* un rango de $3x$ hasta $12x$ en 23 especies. Estas series poliplioides ocurren en 26 de 45 taxa (57.8 %) en Opuntioideae y en 8 de 50 taxa (16%) de Cactoideae ambos representados por especies diploides y poliplioides. (Pinkava *et al.*, 1982).

II. XII .Hibridación

El nopal presenta una amplia variación genética, producto del proceso de hibridación natural que conjuntamente con las diferencias en el grado de ploidía, originan formas intermedias, nuevas especies y posiblemente algunas de las variedades cultivadas a partir de las cuales se han formado selecciones clónales con características específicas (Friedrich, 1974; Pimienta-Barrios y Muñoz-Urías 1995). La hibridación se puede dar de manera natural; hay numerosos reportes científicos en los cuales demuestran este proceso por ejemplo: Grant y Grant 1980 reportó un trihíbrido que se originó a partir de las cruces *Opuntia edwardsii* X *O. lindheimeri* X *O. phaeacantha* variedad *mayor*, estas plantas suelen ser fértiles y la hibridación en estas plantas pueden ocurrir en todas direcciones. Además se han reportado por lo menos 11 híbridos naturales de los cuales algunos de ellos son fértiles (Hawkes, 1982). Esta hibridación no es solo entre especies, sino también entre géneros distintos, debido posiblemente a la homología cromosómica, produciéndose híbridos que en algunos casos resultan ser fértiles (Friedrich, 1974; Pinkava *et al.*, 1985).

II. XIII. Mejoramiento Genético en *Opuntia*

El posible origen de las variedades cultivadas de nopal tunero pudo deberse a que los pobladores de las zonas áridas, han seleccionado material sobresaliente para ser cultivados en los traspatios de sus viviendas, esta selección obedece a que estas plantas presentan fenotipos sobresalientes en cuanto tamaño y color de los frutos o por poseer diferente fenología u otro carácter agronómico de importancia, con el tiempo estos traspatios suelen tener gran cantidad de material, que bajo estas condiciones de simpatria pueden hibridar fácilmente, produciendo individuos con nuevas combinaciones que si son aun más favorables pueden ser cultivados en huertas comerciales (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias 1995).

Dentro de los trabajos formales sobre mejoramiento genético en nopal existen las variedades denominadas COPENAS que fueron producidas por el Dr. Barrientos, en este trabajo combinó la hibridación y selección para obtener selecciones clonales, para esto se utilizó la selección Mex 23 y lo cruzó con la selección Hidalgo 64 ambas selecciones se obtuvieron de las variedad cultivada Blanca de Alfajayucan, del material resultante entre las selecciones citadas se llevó a cabo una selección por vigor, resistencia a plagas y enfermedades (Pimienta-Barrios, 1990).

III. HIPOTESIS.

La selección material para el cultivo de tuna se basa en que estas plantas poseen órganos grandes, este incremento en el tamaño puede ser originado por la ploidía, por lo cual, cabe esperar que la mayoría de las variedades cultivadas que se encuentran en huertas comerciales de tuna tengan niveles elevados de ploidía.

IV. OBJETIVOS.

Objetivo general.

- Determinar el número cromosómico en variedades de nopal tunero que se desarrollan en el Altiplano Potosino-Zacatecano.

Objetivo Particular.

- Relacionar el tamaño de los frutos de nopal tunero con los niveles de ploidia.

V. MATERIALES Y METODOS

V. I Área de estudio.

El área de estudio donde se recolectó el material tiene una superficie aproximada de 5 ha y se localiza en el municipio de Pinos, Zacatecas. Esta área esta localizada en la provincia fisiográfica de la Mesa Central y se ubica entre las coordenadas 101°35'5" longitud oeste y 21°51'9" latitud norte y altitud 2220 m snm. Presentando un clima semicálido con temperatura mínima de -9°C, una máxima de 39.1°C y una media de 17.1°C.

V. II Descripción del material biológico

La selección de las variedades de nopal tunero se apoyó en los siguientes criterios, abundancia de plantas, antecedentes de haber sido sometidas a explotación por los pobladores, accesibilidad de la localidad y facilidad para registro de datos y toma de muestra (Cuadro 1).

Cuadro 1. Variedades de nopal tunero, empleadas en el estudio citogenético del recuento de cromosomas.

VARIEDAD	NOMBRE CIENTIFICO
Burrona	<i>Opuntia</i> spp
Amarilla Plátano	<i>Opuntia</i> spp
Amarilla Suavecita	<i>Opuntia</i> spp
Amarilla Pico-chulo	<i>Opuntia</i> spp
Memela	<i>Opuntia</i> spp
Cristalina	<i>Opuntia</i> spp
Amarilla Huesona	<i>Opuntia</i> spp
Roja Pachona	<i>Opuntia</i> spp

V. III Determinación del número cromosómico

V. III. I. Recolección de ápices radicales.

Para el estudio de los números cromosómicos en las 8 variedades de nopal, fueron sembrados de 1 a 3 cladodios por variedad en recipientes de plástico con agrolita con el fin de estimular el desarrollo de raíces. Una vez formadas las raíces fueron recolectados los ápices radicales de aproximadamente 1 cm de longitud, formadas en las areolas de los cladodios.

V. III. II. Pretratamiento

A fin de obtener un buen número de células en metafase mitótica y facilitar el estudio citológico, las raíces fueron pretratadas en una solución de 8-hidroxiquinoleína (0.002M) por un tiempo de 8 horas. (García, 1990).

V. III. III. Fijación

Las raíces previamente pretratadas fueron fijadas con Carnoy modificado 3:1:1.5 (alcohol etílico 96%: ácido acético glacial: cloroformo v/v) por 12 horas y para su almacenamiento se sustituyó el fijador por alcohol etílico al 70%. (Pinkava *et al.*, 1985; García, 1990).

V. III. IV. Tinción

Las raíces hidrolizadas en HCl 1N a 60° C por 10 minutos, fueron transferidas a solución Feulgen para su tinción por espacio de 7 minutos a 60° C (García, 1990)

V. III. V. Elaboración de preparaciones temporales

Para lograr una buena separación de células de las raíces, éstas fueron puestas en citasa (jugo gástrico de caracoles) durante 1 hora y después con pequeñas porciones del ápice radical fueron elaboradas preparaciones, utilizando la técnica de aplastado en carmín propiónico.

V. III. VI. Elaboración de placas permanentes

Se elaboraron placas permanentes por medio de un método Bowen (García, 1990).

Las observaciones citológicas se hicieron en un microscopio Carl Zeiss con un aumento de 100X y fueron tomadas las fotografías con el aditamento fotográfico y con película Kodalith o con un sistema fotográfico digital.

V. III. VII. Comparación de frutos en las variedades de nopal tunero estudiadas

Se seleccionaron 10 tunas de cada una de las variedades y se consideró que el fruto no presentara daño por factores bióticos y abióticos y se midió las siguientes variables: largo, ancho, y peso de fruto, número y peso de semillas por fruto. Cada una de estas variables de semillas fue analizada usando análisis de varianza para comprobar diferencias estadísticas significativas, y cuando estas se encontraron se llevo a cabo la prueba de Tukey para comparar diferencias en las variedades.

VI. RESULTADOS

VI. I. Números cromosómicos de las variedades cultivadas.

En el presente trabajo se encontraron los niveles de ploidía octaploide y hexaploide. Las variedades octaploides fueron ($2n=8x=88$) Roja Pachona (fig 2), Amarilla Huesona y Burrona, mientras que en las variedades de Memela, Pico Chulo, Amarilla Plátano, Cristalina (fig 3) y Amarilla Suavecita encontramos que son hexaploides ($2n=6x=66$). De las cuales no existen registros previos de su nivel de ploidía de estas variedades excepto de Burrona. (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número cromosómico de las variedades cultivadas

Variedad	Nivel de ploidía
"Roja Pachona"	$2n=8x=88$
"Amarilla Huesona"	$2n=8x=88$
"Burrona"	$2n=8x=88$
"Memela"	$2n=6x=66$
"Pico chulo"	$2n=6x=66$
"Amarilla Platanó"	$2n=6x=66$
"Cristalina"	$2n=6x=66$
"Amarilla Suavecita"	$2n=6x=66$

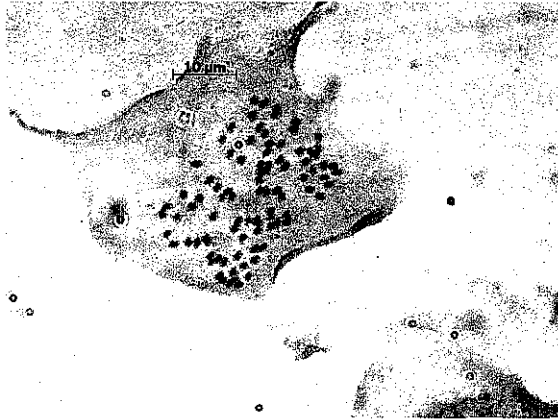


Figura 2) Fotografía de los cromosomas de la variedad cultivada Roja Pachona ($2n=8x=88$).



Figura 3) Fotografía de los cromosomas de la variedad cultivada Cristalina ($2n=2x=66$).

VI. II Comparación de frutos en las variedades de nopal tunero estudiadas

En las variables de peso, largo y ancho de fruto se observaron diferencias estadísticamente significativas, el peso de fruto osciló entre 97 y 227g siendo la variedad octaploide Burrón la que registró el mayor peso del fruto 227g y es estadísticamente mayor con respecto al resto de las variedades. Amarilla Huesona (8x) y presenta un peso de 147 g no encontrando diferencias estadísticamente significativas con Pico Chulo (6x) con 145g y Amarilla Plátano (6x) con 143g. Por último, la variedad Roja Pachona (8x) junto con la variedad Memela (6x) son estadísticamente inferiores al resto de las variedades. El largo del fruto osciló de 6.9 a 9.8 cm, sin embargo, las variedades con el mayor largo de fruto fueron Amarilla Huesona (8x), Cristalina (6x), Amarilla Plátano (6x), Burrón (8x) y Amarillo Suavecita (6x), mientras que otra variedad Roja Pachona (8x) registró una de las longitudes menores de fruto 8.1 cm. El ancho de fruto mostró una tendencia similar ya que las variedades Burrón (8x) y Cristalina (6x) son las variedades con mayor ancho y el resto de las variedades son inferiores a estas dos y son estadísticamente similares entre ellas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Peso de fruto de ocho variedades cultivadas de *Opuntia* de la porción sur del Altiplano Potosino Zacatecano

Variedad	Nivel de ploidía	Peso de fruto (g)		Largo de fruto (cm)		Ancho del fruto (cm)	
Burrona	88	227±17	A*	9.2±0.3	AB	6.5±0.16	A
Cristalina	66	180±6.1	B	9.8±0.2	A	6.8±0.05	A
Amarilla	66	178±4.7	B	8.9±0.2	AB	5.7±0.04	B
Suavecita							
Amarilla	88	147±7.2	BC	9.3±0.3	AB	5.6±0.1	B
Huesona							
Pico	66	145±4.8	BCD	8.4±0.1	B	5.6±0.07	B
Chulo							
Amarilla	66	143±6.2	CD	9.7±0.2	A	5.3±0.08	B
Plátano							
Roja	88	118±7.6	DE	8.1±0.3	C	5.5±0.13	B
Pachona							
Memela	66	97±4.4	E	6.9±0.2	D	5.3±0.07	B

*Medidas con la misma letra no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey

($\alpha=0.05$) ($n=10 \pm$ E.S.)

El número y peso de las semillas mostró diferencias estadísticamente significativas entre las variedades según el análisis de varianza. El número de semillas por fruto osciló entre 239 y 412, se observó que la variedad Cristalina (6x) es estadísticamente superior al

resto de las variedades y Burrona, Amarilla Huesona y Roja Pachona (8x) son estadísticamente similares a algunas de las variedades hexaploides según la prueba de Tukey. El peso total de las semillas por fruto osciló de 22.4 a 30.4 gr siendo estadísticamente mayor la variedad Burrona (8x) y el resto las variedades no mostraron diferencias estadísticas sin importar el nivel de ploidía (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número y peso de semillas en ocho variedades de nopal tunero cultivados en la porción sur del Altiplano Potosino Zacatecano.

Variedad	Nivel de ploidía	Número de semillas por fruto		Peso total de semillas por fruto (g)	
Cristalina	66	412± 18	A*	28.9 ± 5.83	B
Amarilla Suavecita	66	291± 16	B	29.4 ± 1.59	B
Burrona	88	261± 23	B	30.4 ± 1.79	A
Pico Chulo	66	243± 14	B	29.1 ± 8.13	B
Amarilla Huesona	88	249± 20	B	28.3 ± 1.50	B
Roja Pachona	88	297± 18	B	22.4 ± 9.33	B
Amarilla Platano	66	232± 11	B	25.7 ± 4.63	B
Memela	66	239± 9	B	28.9 ± 5.83	B

*Medidas con la misma letra no difieren estadísticamente según la prueba de Tukey

($\alpha=0.05$) (n=10± E.S.)

VII. DISCUSIÓN

En el presente trabajo encontramos que dentro de las variedades estudiadas de nopal cultivado existen variedades hexaploides y octaploides estos resultados concuerdan con registros de las especies cultivadas como *O. crassa* $2n=8x=88$, *O. megacantha* $2n=7x=77$, *O. ficus indica* $2n=6x=66$ *Opuntia* spp. y las variedades cultivadas Naranjona $2n=8x=88$, Chapeada $2n=8x=88$ y Burrona $2n=8x=88$. (Flores Hernández *et al.*, 1988 Muñoz-Urias *et al.*, 1995), en contraste con las especies silvestres (*O. cantabrigiensis* $2n=2x=22$, *O. robusta* $2n=4x=44$, *O. lindheimeri* $2n=6x=66$) (Sosa y Acosta, 1955; Yuasa *et al.*, 1973; Pinkava y Parfitt, 1982).

Dentro de los principales efectos del incremento de nivel de ploidía encontramos el gigantismo ya que los órganos de la planta aumentan su tamaño y el color de las hojas se hace más oscuro; también el tamaño de las estomas se incrementa pero el número de ellos es menor. (Lacadena, 1970). En el caso de las cactáceas se ha demostrado que existen efectos de ploidía, en las cactáceas particularmente en *Mammillaria* y estos efectos se observan en el aumento en el tamaño del núcleo celular, incremento en el tamaño de las células madres del polen, disminución en el tamaño de los cromosomas. Por esta razón, es común que las especies domesticadas posean niveles de ploidía más altos que el de sus parientes silvestres ya que son seleccionados por poseer órganos más grandes, tales como las hojas, tallos y frutos que pueden ser aprovechados por el hombre (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias, 1995). Además de sus grandes dimensiones son muy adaptables a diferentes condiciones ambientales por lo cual son mas atractivos para su cultivo (Zeven, 1979).

No obstante, en el presente trabajo, no se observó esta relación directa entre las variables del fruto y la semilla con respecto a los niveles de ploidía, ya que la variedad octaploide Burrona fue la variedad con fruto de mayor tamaño y peso, sin embargo,

Amarilla Huesona y Roja Pachona que son las variedades octaploides tuvieron frutos con menor tamaño y peso con respecto a la mayoría de las variedades hexaploides. No obstante, parece que puede haber una relación entre el tamaño del fruto y número de semillas puesto que las variedades Cristalina, Amarilla Suavecita y Burrona son las variedades con mayor peso de fruto y mayor número de semillas, mientras que las variedades Roja Pachona, Memela y Amarillo Plátano son las variedades con frutos de menor tamaño y con menor número de semillas, por lo cual concluimos que no existe relación directa entre el número cromosómico y tamaño del fruto, pero si puede haber relación entre el tamaño y el número de semillas.

La presencia de dos o más niveles de ploidía en variedades cultivadas es un fenómeno común en diversas especies en vías de domesticación y tiene como ventajas que las variedades cultivadas con diferentes niveles de ploidía producen frutos aun cuando existan condiciones ambientales adversas; sin embargo, el tener en la misma área plantas con diferentes niveles de ploidía se incrementa la posibilidad de que existan cruza entre estas variedades produciendo una disminución en la producción de frutos debido al bloqueo triploide (Ramsey y Schemeske, 1998). Esta característica puede ser ventajosa en las variedades del género *Opuntia*, ya que esta mezcla de niveles de ploidía puede producir frutos con pocas semillas.

Actualmente se busca producir frutos con pocas semillas y este objetivo podía lograrse debido a la estrategia reproductiva de este género, debido a que se puede producir semilla viable por autopolinización, agamosperma y fecundación cruzada originada del polen de plantas de la misma variedad y semillas abortivas a través de cruza con polen de variedades con diferente nivel de ploidía, las semillas abortivas son de color café y de menor tamaño en las cuales no existiría disminución de la producción de pulpa, pues se

sabe que este tipo de semillas son capaces de desarrollar pulpa como lo hacen las semillas viables (Pimienta-Barrios, 1990; García y Pimienta-Barrios, 1996).

VIII. CONCLUSIONES

Las especies cultivadas de nopal tunero tienen niveles de ploidía hexaploides y octaploides siendo superiores al de muchas especies silvestres.

En las variedades estudiadas, no se observa relación entre el número cromosómico y el tamaño del fruto.

La presencia de variedades hexaploides y octaploides en las huertas cultivadas dificultaría los programas de mejoramiento genético debido a que cruza entre ambos niveles de ploidía pueden ocasionar esterilidad, pero contribuyen a formar frutos con mayor número de semillas abortivas incrementando así el volumen de porción comestible en las tunas.

IX. REVISIÓN DE LITERATURA

- Anderson, E.F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Inc. U. S. A. (Cactaceae).
- Arias, M.S. y H, Arreola N. 1995. Consideraciones sobre *Opuntia decumbens* SalmDick. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 40: 86-92.
- Arias-Montes 1997. Distribución general. En: Valles-Septién C. y Rodríguez-Pérez L. (Eds.) *Suculentas Mexicanas Cactáceas*. Ed. CONABIO México D.F. 17-25 pp.
- Arreola-Nava, H. 1997. Formas de vida y características morfológicas. En: Valles-Septién C. y Rodríguez-Pérez L. (Eds.) *Suculentas Mexicanas Cactáceas*. Ed. CONABIO México D.F. 27-35 pp.
- Barbera, G., F. Carimi y P. Inglese. 1992. Past and present role of the Indian-Fig prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, Cactaceae) in the agriculture of Sicily. *Econ. Botany*. 46:10-22.
- Beard, E. C. 1937. Some chromosome complements in the Cactaceae and study of meiosis in *Echinocereus papillosus*. *Botanical Gazette* 99:1-20.
- Borrego-E. F. y V. N. Burgos. 1986. *El nopal*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista Saltillo, Coahuila. México.
- Bravo-Hollis, H y H. Sánchez. 1991. *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México Vol. III. México.
- Bravo Hollis, H. y H Sánchez. 1978. *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Vol I. México. 735 p.
- Cacco, G., G. Ferrari, and G.C. Lucci. 1976. Uptake efficiency of roots of in plants at different ploidy levels. *J. Agric. Sci.*87: 585-589.

- Chapman, B., C. Mondragon-Jacobo, R. A. Brunch y A. H. Paterson. 2002. Breeding and Biotechnology. En: Nobel P.S. (Ed.). Cacti. Biology and Uses. (Ed.) University of California Press.
- De Wet, J. M. J. 1979. Origins of polyploids In Lewis, W. H (Ed.) Polyploidy: Biological relevance. Plenum Press. New York and London.
- Douglas E. Soltis and Pamela S. Soltis. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. Trends in Ecology and Evolution 11(a) 348-352.
- Eagles, C. F., and O. B. Othman. 1978 Physiological studies of a hybrid between populations of *Dactylis glomerata* from contrasting climatic regions. I. Interpopulation differences. Annals of Applied Biology. 89: 71-79.
- Einset, J. y Ch. Pratt. 1962. Polyploidy in apple breeding. American Society of Horticultural Science. 83: 107-112.
- Flores-Hernández, A., F. Borrego-Escalante, H, Gómez Contreras y A. López Benítez. 1988. Variabilidad y estudio cromosómico del nopal (*Opuntia* spp.). Cactáceas y succulentas Mexicanas XXXIII: 91-97.
- Friedrich H. 1974. Hibridization as a factor in the evolution of the Cactaceae. Cactus & Succulent Journal (US).
- García, A.M. y Pimienta-Barrios, E. 1996. Cytological Evidences of Agamospermy in *Opuntia*. I Haseltonia. 4: 39-42.
- García, V.A. 1990. Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal. Tercera edición. Colegio de Postgraduados. México., D.F
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of Continental North America. The University of Arizona Press. Tucson Arisona.

- Gibson, A. C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoidae (*Cactaceae*).
Biotropica 5(1): 29-65.
- Gibson, C. A. y Nobel, P.S. 1986. *The Cactus Primer*, Cambridge, Harvard University
 Pres. Cambridge Massachusetts 286 p.
- Grant, V. K. 1989. Especiación vegetal. Primera edición. Editorial Limusa, México 587p.
- Grant, V. y K. A. Grant 1979. Hybridization and variation in *Opuntia phaeacantha* group
 in central Texas. *Botanical gazete*. 40(2):208-215.
- Grant, V. y K. A. Grant. 1980. Clonal microspecies of hybrid origin in the *Opuntia*
lindeimeri group. Bot in Texas. *Botanical gazete*. 143(1): 117-120.
- Griffith, M. P. 2001. A new Chihuahuan desert hybrid pear, *Opuntia xrooneryi*. *Cactaceae*.
Cactus and Succulen Journal (U.S.A). 73.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad
 Nacional Autónoma de México.
- Hagerup, O. 1932. Uber Polyploidie in Beziehung zu Klima, Okologie, und Phylogenie,
Hereditas 16: 19-40.
- Hawkes W. M. 1982. Hybridization in the Cactaceae Part II. *Cactus and Succulent Journal*
 (U.S.A). Vol 54.
- Johansen, D. A. 1933. Recent Work on the cytology of Cacti. *Cactus and Succulent*.
Journal. (U.S.A). 4:456.
- Johnson, G. B. 1979. Enzyme polymorphism: genetic variation in the physiological
 phenotype. En: *Topics in Plant Population Biology*, directores de la edición H.E.
 Wright y D.G. Frey. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Johnson, M. A. T. 1980. Diplod cytotypes in *Mammillaria prolifera* and other
Mammillaria species. *The Cactus and Succulent J. of Great Britain*. 40(1):9-12.

- Lacadena, J. R. 1970. Genética vegetal aplicada a la Mejora. Editorial AGESA
<http://www.unavarra.es/genmic/genetica%20y%20mejora/cambios%20cromosomicos/Cambios%20cromosomicos%20numericos%20II.htm>.
- Lakshminarayana, S., L. Alvarado y Sosa y F. Barrientos Pérez, 1979. The development and postharvest physiology of the fruit of cactus pear (*Opuntia amyclaea* Tenore). in: G.E. Inglett and G. Charakambous (Eds). Tropical Foods: Chemistry and Nutrition . Vol. 1. 69-93 Academic Press, New York.
- Levin, D. 2002. The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution. Oxford Series in Ecology and Evolution. New York.
- Lewis, W. H. 1979. Polyploidy in species populations. In Lewis, W. H. (ed.). Polyploidy: Biological relevance. Plenum Press. New York and London. 103-144 pp.
- Lin, B Y. 1984. Polyploidy barrier to endosperm development in Maize. *Genetics* 107:103-115.
- Marroquin, S. J., L. Borja., C. R. Velázquez y J. A. De la Cruz. 1964. Estudio ecológico dasonómico de las zonas áridas del norte de México. Publ. Esp. Núm. 2, INIF, AG, México, 146 p.
- Mauseth, J. D. 1991. Continental drift, climate and evolution of cacti. *Cactus and Succulent Journal (U. S. A.)*. 62: 302-308
- Mondragón-Jacobo, C. y G. S. Pérez. 1994. "Reyna" (syn. "Alfajayucan") is the leading Cactus Pear Cultivar in Central México. *Fruit Var. J.* 48 (3): 134-136.
- Moreno, Q. A., P. G. Aquino, y G. J. Méndez. 1990. Utilización de cuatro formas de nopal (*Opuntia* spp.) como hospederos de grana y cochinilla (Homoptera: Dactylophidaeae: *Dactylopius cocuss* c) en el Estado San Luís Potosí: En resúmenes

del IV Congreso Nacional y II Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. SOMECH, SARH, INCA-RURAL.

Muñoz-Urias, A.; A. García-Velázquez y Pimienta-Barrios E. 1995. Relación entre el nivel de ploidía y variables anatómicas y morfológicas en especies silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia* spp.). En: Pimienta-Barrios, E. C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias y F. M. Huerta-Martínez (comp.). Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal 6to congreso Nacional y 4to Congreso Internacional. Universidad de Guadalajara. 7-11 pp.

Nobel, P. S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Cambridge University Press. New York. 166 p.

Palleiro, N; M. C. Mandujano y J. Golubov. 2006. Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): insurance against reproductive failure. American Journal of Botany. 93(4): 505-511.

Pimienta-Barrios, E. y L., Mauricio, 1989. Variación en componentes del fruto maduro entre formas de nopal (*Opuntia* spp) tunero. Revista Fitotecnia Mexicana. 12:183-196.

Pimienta-Barrios, E. 1990. El nopal tunero. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 246 p.

Pimienta-Barrios, E. 1993. El nopal (*Opuntia* spp.): Una alternativa ecológica productiva para las zonas áridas y semiáridas. Ciencia 44:339-350.

Pimienta-Barrios E. 1997. El nopal en México y el mundo 87-95. En: Valles-Septién C. y Rodríguez-Pérez L. (Eds.) Suculentas Mexicanas Cactáceas. Ed. CONABIO México D.F.

- Pimienta Barrios E. y Muñoz-Urias A, 1995. Domestication of *Opuntias* and cultivated varieties. In: G. Barbera, P. Inglese y E. Pimienta-Barrios. (Ed). Agroecology cultivation and uses of cactus pears. FAO Roma.
- Pimienta-Barrios E. y R. F. Del Castillo. 2002. Reproductive biology. In: P. S. Nobel [ed.], Cacti: biology and uses. University of California Press. California, USA. 77-90 pp.
- Pinkava, D.J., and B. D., Parfitt, 1982. Chromosome numbers in some Cacti of western North America. IV. Bulletin of Torrey Botanical. Club 109 (2): 121-128.
- Pinkava, D. J., B. D. Parfitt, M. A. Baker y R. D. Worthington. 1992. Chromosome numbers in some cacti of western North America. VI with nomenclatural changes. *Madroño* 39 (2): 98-113.
- Pinkava, D.J., Rebman, and M. Baker. 1998. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VII. *Haseltonia* 6:32-41.
- Pinkava, D.J., M.A., Baker, B. D., Parfitt, and M. W., Mohlenbrock. 1985. Chromosome numbers in some cacti of western North America. V. *Syst.Bot.*10(4):471-483.
- Ramsey J. and Schemske D .1998. Pathways, Mechanisms, and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annual review of ecology and systematics*. Vol 29:467-501.
- Rebman J. P and D. J. Pinkava. 2001. *Opuntia* Cacti of America- An overview. *Florida Entomologist* 84(4): 472-483
- Remski. M. F. 1954. Cytological investigations in *Mammillaria* and some associated genera. *Botanical Gazette*. 163-171.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México 432 p.

- Sánchez, M.R.H. 1984. Origen, taxonomía y distribución de las pitayas en México. En: Memorias del Simposium sobre Aprovechamiento del Pitayo. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. 6-22 pp.
- Sosa, R. y A. Acosta. 1966. Poliploidia en *Opuntia* spp. *Agrociencia* 1: 100-106.
- Stalker, H. T. 1986. Germen, Boletín de intercambio Técnico y Científico de la Sociedad Mexicana de fitogenetica, A.C. México. No. 4. 13-14.
- Thompson, J. N., B. M. Cunningham, K. A. Seagraves, D. M. Althoff, and D. Wagner. 1997. Plant polyploidy and insect/plant interactions. *American Naturalist*. 150: 730-743.
- Tischler, G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. *Bot. Jahrb.* 67: 1-36.
- Yuasa, H., H. Shimizu, S. Kashiwai y N. Kondo. 1973. Chromosome numbers and their bearing on the geographic distribution in the subfamily opuntioideae (Cactaceae). *Report of the Institute for Breeding Research, Tokyo University of Agriculture* 4:1-10 (English summary).
- Zeven, A. C. 1979. Polyploidy and plant domestication: the origin and survival of polyploids in cytotype mixtures. In: Lewis, W.H (Ed). *Polyploidy: Biological relevance*. Plenum Press. New York and London 385-407 pp.