

## Cambios en la longitud cromosómica total en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Implicaciones genecológicas y evolutivas

FERNANDO TAPIA PASTRANA\*  
PEDRO MERCADO-RUARO\*\*  
ARCADIO MONROY ATA\*

**Resumen.** Se efectuó un análisis citogenético en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Willd.) M.C. Johnst. (mezquite) situadas en dos latitudes intertropicales y en una latitud templada en la República Mexicana, con el fin de evaluar en cromosomas mitóticos y meióticos la relación entre un gradiente ecogeográfico (latitud) y los cambios en la longitud cromosómica total, y establecer si tales relaciones presentan un carácter funcional, examinar su relevancia en la diferenciación y evolución de la especie y así lograr una mejor comprensión de su distribución actual. Las poblaciones intertropicales muestreadas fueron el valle de Tehuacán, Puebla (18° 29'N) y el valle de Actopan, Hidalgo (20°16'N), y en latitud templada Bermejillo, Durango (25°49'N). Los estudios mitóticos se realizaron en ápices de raicillas provenientes de semillas y los meióticos en células madres de polen obtenidas de anteras inmaduras, siguiendo técnicas estándar. La evaluación se hizo a partir de fotografías con la misma escala. Los resultados mostraron un número cromosómico  $2n=28$  en las tres poblaciones, con diferencias significativas (ANDEVA  $\alpha = 0.01$  y DSH, Tuckey) en la longitud cromosómica total, en células  $2n$ , de la población de Bermejillo, respecto a las de Tehuacán y Actopan; en ambas magnitudes, la mayor longitud cromosómica correspondió a la de Bermejillo y la menor a la de Actopan, población que se caracteriza por un pronunciado deterioro ecológico. Esto sugiere: 1) una diferenciación genotípica en relación con la latitud y más precisamente con cambios cíclicos en el medio ambiente de la población y su ecogeografía e incluso una respuesta a condiciones de estrés ambiental, mostrando que variaciones climáticas como los intervalos humedad-temperatura, estrés hídrico y erosión del suelo influyen sobre la remodelación cromosómica de *P. laevigata*; en efecto, un menor contenido de ADN promovería ciclos celulares más cortos y un período de actividad fenológica más breve, 2) una evidencia a favor de la remodelación cromosómica vía hibridación interespecífica con *P. glandulosa*, evento registrado

\* Laboratorios de genecología y de biofísica, Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM. Apartado postal 9-020, 15000 México, D. F.

\*\* Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM. Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F.

en México. Finalmente, se postula como hipótesis explicativa para el primer caso que cuando una especie vegetal proviene de sitios intertropicales y emigra hacia hábitats más heterogéneos, por la estacionalidad y otros procesos cíclicos, característicos de latitudes templadas, aumenta el contenido de ADN para tener un mayor repertorio de respuestas de origen genético u ontogénico, a fin de hacer frente a una mayor variabilidad del nuevo medio. Si esto es correcto, indicaría que *P. laevigata* se desarrolló como especie en el centro-sur del altiplano mexicano y se ha distribuido paulatinamente hacia el norte de México siguiendo la tendencia evolutiva de acumulación de información genética.

Palabras clave: *Prosopis*, mezquite, longitud cromosómica, ecogeografía, evolución.

**Abstract.** A cytogenetic analysis was made on three *Prosopis laevigata* (Willd.) M.C. Johnst. (mesquite) population samples, two located at intertropical latitudes and one in a temperate latitude in Mexico. The aim was to compare their mitotic and meiotic chromosomes in order to know the possible relationships among an eco-geographic gradient (latitude) and variations in the total chromosomal length, in order to establish if the relationships represent a functional character and to analyze their importance in the differentiation and evolution of the species, and thus understand their present eco-geographical distribution. The sampled intertropical sites were Tehuacán valley (18° 29'N) in Puebla state and Actopan valley (20° 16'N) in Hidalgo state and, in the temperate zone, Bermejillo (25° 49'N) in Durango state. The mitotic studies were made in root apices from three-day germinated seeds; the meiotic ones in pollen mother cells from immature anthers following standard techniques. The comparative evaluation was made from photographs at the same scale. Results show a chromosome number of  $2n=28$  in all populations, with significative differences (ANOVA  $\alpha = 0.01$  and  $t_{1SD}$ , Tuckey) in the total chromosomal length, in  $2n$  cells, in the Bermejillo population with respect to the Tehuacan and Actopan ones; in both lengths the largest chromosome length was found in the Bermejillo population and the smallest in the Actopan sample. This suggests: 1) a genotypic differentiation correlated with latitude, and more precisely with cyclic changes in the environment of the population and its ecogeography; in effect, a smaller DNA content promotes short cellular cycles and brief phenologic activity periods, 2) an evidence favoring chromosome remodeling by interspecific hybridization with *P. glandulosa*, reported from Mexico. Finally, it is postulated as an explanatory hypothesis that, when a plant species migrates from intertropical sites to more complex habitats, by stationality and other cyclic processes, associated with temperate latitudes, its DNA content tends to increase in order to have a larger answer repertorie of genetic or ontogenic origin, to face a larger variability in the new environment. If this is correct, it would indicate that *P. laevigata* developed, as a species, in the center-south of the Mexican plateau, gradually colonizing the north following the evolutionary trend of genetic information accumulation.

Key words: *Prosopis*, chromosome length, ecogeography, evolution

### Introducción

*Prosopis* L. (Fabaceae) es un género primitivo dentro de las Mimosoideae que llama la atención en virtud de las disyunciones que presentan sus actuales áreas de distribución y las dificultades para esclarecer su filogenia; el género probablemente se originó en África tropical, donde actualmente sólo persiste *P. africana*, la especie menos especializada y más mesófila (Burkart, 1976). Como se aprecia actualmente, los miembros norteamericanos del género pertenecen a cuatro líneas evolutivas, todas representadas también en América del Sur; tres de las líneas muestran una pronunciada dispersión geográfica, careciendo de representantes entre el ecuador y los 22° de latitud norte (Rzedowski, 1984).

De acuerdo con Burkart (1976) y Rzedowski (1988), a finales del Mesozoico o comienzos del Terciario, los antecesores de *Prosopis* pudieron migrar mediante un puente terrestre desde el centro de África hacia el este y oeste. La evolución de diversos linajes del género se debió realizar al promoverse una mejor funcionalidad en distintos hábitats, preferentemente en aquellos con características de aridez, pues la distribución ecogeográfica actual de *Prosopis* corresponde principalmente a ambientes de matorrales xerófilos (Burkart, 1976; Rzedowski, 1988).

Por otra parte, la presencia de *Prosopis* en América es muy antigua, según se evidencia por la existencia de especies endémicas, tanto en el norte como en el sur del continente. En opinión de Burkart (1976), los patrones de distribución de *Prosopis* no excluyen la posibilidad de una flora desértica común ancestral para ambas Américas, que posteriormente se separó en dos centros: uno méxico-texano y otro que actualmente comparten Argentina, Paraguay y Chile. De este modo, gradualmente se originaron 40 especies americanas y las diversas variedades conocidas. En la actualidad han sido descritas 45 especies del género, de las cuales 41 son americanas, tres asiáticas y una africana (Burkart, 1976; Schinini, 1981).

Se ha sugerido que Argentina es el principal centro de dispersión de *Prosopis* en América y que el méxico-texano es secundario; sin embargo, también se ha considerado que ambos centros sean de la misma edad (Burkart, 1976).

Rzedowski (1988) señala que la distribución actual del género *Prosopis* en América refleja un período de larga evolución de un grupo esencialmente xerófilo, revelándose, al menos en Norteamérica, una situación relictual (MacGinitie, 1953) por lo que no se descarta la posibilidad de que estas plantas hayan llegado a fines del Cretácico o en el Eoceno al norte de América vía Laurasia meridional.

En México, las especies del género *Prosopis* (mezquites) constituyen comunidades de amplia distribución geográfica y ecológica (0-2500 m snm) y son, actualmente en menor grado, el estrato arbóreo dominante en muchas de las regiones áridas y semiáridas del país.

*Prosopis laevigata* (Willd.) M.C. Johnst. pertenece a la sección *Algarobia* y es el mezquite típico del centro y sur de México (altiplanicie, depresión del Balsas y planicie costera nororiental, principalmente). En relación con su morfología y

afinidades ecológicas, no se trata de una entidad uniforme (Rzedowski, 1988; Galindo *et al.*, 1992) debido a la plasticidad fenotípica manifestada de un sitio a otro o de un año al siguiente.

Por otra parte se reconoce que la variabilidad genética es un modo más efectivo que la plasticidad fenotípica para enfrentarse con ambientes que son cambiantes en tiempo y espacio y es un prerrequisito para la evolución a largo plazo. A este respecto se han investigado patrones de variación en algunas especies de *Prosopis*, asociados quizá con su éxito en diferentes ambientes. La variación de caracteres tales como hojas, frutos, metabolitos secundarios e isoenzimas ha dado una idea del nivel de variabilidad intra e interespecífica tanto en el fenotipo como en el genotipo. Así, se han establecido correlaciones positivas entre modificaciones en hojas y frutos y el incremento de aridez. Por otra parte, el análisis de flavonoides y aminoácidos libres no muestra correlación aparente con alguna variable geográfica. Sin embargo, el estudio de los productos químicos naturales ha mostrado que las poblaciones de *Prosopis* exhiben variación y que en algunos casos ésta refleja una respuesta plástica a condiciones ambientales cambiantes. Los resultados combinados han mostrado que, mientras las especies de *Prosopis* difieren una de otra en el número y clase de flavonoides y que varias poblaciones dentro de una especie muestran diferencias, no hubo una correlación en la variación de flavonoides correspondiente con la de hojas y frutos ni con alguna variable geográfica aparente (Solbrig *et al.*, 1977). Los patrones de variación genética detectados mediante el análisis de isoenzimas indica que las poblaciones de muchas especies de *Prosopis* son polimórficas, aunque algunas de ambientes extremos, de áreas aisladas o taxa que recientemente han experimentado explosiones poblacionales mostraron niveles comparativamente bajos de variación genética.

En cuanto a los aspectos relevantes en la fenología de las especies de *Prosopis*, es conocido que las semillas y las plántulas son las partes más vulnerables del ciclo de vida de *Prosopis*. Debido al limitado suplemento de agua de los ambientes desérticos, es particularmente importante que las semillas sean dispersadas a los micrositios en los que puedan germinar exitosamente y que las semillas posean adaptaciones para un rápido desarrollo de los tejidos radicales ya que la humedad en el desierto está disponible en la capa superficial del suelo únicamente durante un período limitado del año (Mooney *et al.*, 1977). En efecto, una plántula emergente es completamente dependiente del corto período en que la humedad rodea a la semilla y la selección ha favorecido un mecanismo preciso que aprovecha un intervalo de humedad-temperatura relativamente estrecho como señal para asegurar la germinación. La alta temperatura como requisito para la germinación es probablemente resultado de que *Prosopis* evolucionara en regiones con veranos lluviosos (Mooney *et al.*, 1977). Los estudios de campo con *P. velutina*, realizados con semillas y plántulas simulando condiciones naturales evidenciaron que en sitios con una cubierta arbustiva establecida, la germinación es obstaculizada y fue alta la mortalidad de las plántulas, pues se encontraron diferencias en la germinación,

establecimiento y sobrevivencia de las plántulas en sitios empujados y clareados, libres de mamíferos herbívoros. En todos los casos, la germinación y el establecimiento fue mayor en áreas libres de pastos que compitan (Mooney *et al.*, 1977). Estos estudios tienen importantes implicaciones al explicar la propagación del mezquite en suelos denudados por sobrepastoreo.

Con todo, ya que el mezquite es una planta característica de zonas áridas y semiáridas, con hojas pequeñas, ramificación abundante, formación de espinas, caducifolio, con baja proporción de transpiración y enormes raíces, su factor limitante no sería el agua, sino las condiciones del suelo como la escasez y la salinidad (Signoret, 1970).

En lo referente a la hibridación, para *P. laevigata* existen ejemplos de posibles combinaciones que resultan en híbridos interespecíficos en el centro-norte de México (Graham, 1960; Johnston, 1962; Galindo, 1983). En otras especies de la sec. *Algarobia* también se han mencionado supuestos híbridos con comportamiento meiótico normal y fertilidad relativamente alta (Hunziker *et al.*, 1975, 1986; Naranjo *et al.*, 1984; Palacios y Bravo, 1984). En un estudio reciente (Galindo *et al.*, 1992), no se encontraron barreras fenológicas, ecológicas y cromosómicas que impidieran la hibridación entre *P. laevigata* y *P. glandulosa* var. *torreyana* en el altiplano potosino. Lo anterior destaca la alta similitud genética y cromosómica entre las distintas especies del género que permite la obtención de híbridos viables, reforzando la idea de que algunas especies del género están evolutivamente activas, y pone de manifiesto las dificultades que esto ocasiona en el tratamiento taxonómico y la filogenia del grupo (Hunziker *et al.*, 1975; Burkart, 1976; Galindo, 1986; Rzedowski, 1988).

Es entonces necesario el examen de otros aspectos biológicos menos plásticos que contribuyan a un tratamiento taxonómico satisfactorio, que expliquen los patrones de distribución del género y sus relaciones evolutivas. En este sentido, los estudios citogenéticos son una buena alternativa, particularmente en plantas (Jones y Rees, 1968; Madhusoodanan y Nazeer, 1983; Kenton *et al.*, 1986; Poggio y Hunziker, 1986; Grant, 1987). Asimismo, el estudio de los sistemas genéticos posibilita una interpretación más precisa de la interacción genotipo-ambiente, su probable efecto sobre la remodelación del complemento cromosómico y su asociación a determinadas áreas o hábitats (Price *et al.*, 1973, 1986; Bennett y Smith, 1976; Kenton y Heywood, 1984; Palacios y Bravo, 1984).

En efecto, estudios previos donde se comparan especies diploides muestran una alta correlación positiva entre el tamaño del genoma y la latitud (Bennett y Smith, 1976; Levin y Funderburg, 1979; Kenton *et al.*, 1986). Bennett (1972), Price (1976) y Poggio y Naranjo (1990) han señalado la relación positiva entre contenido de ADN y la masa total de los cromosomas. Otros autores indican que la selección puede operar sobre el tamaño del genoma por medio de efectos diferenciales de la temperatura sobre la división celular. Se ha propuesto que las temperaturas bajas favorecen altos contenidos de ADN y, por el contrario, las cálidas se correlacionan

con bajos contenidos de ADN (Price, 1988). Sin embargo, en el género *Prosopis* no se han realizado estudios referentes al contenido de ADN o a variaciones en la longitud cromosómica total que indiquen correlaciones entre condiciones ecológicas/ambientales y algún tipo de variación genética o citogenética.

El objetivo del presente estudio fue llevar a cabo un análisis comparativo (mitótico y meiótico) de una muestra de individuos pertenecientes a tres poblaciones de *P. laevigata*, situadas en distintas latitudes, con el fin de comparar las características cromosómicas estructurales y nucleotípicas, y examinar su posible relevancia en la distribución geográfica, diferenciación y evolución de esta especie.

### Materiales y métodos

Se colectaron vainas e inflorescencias inmaduras de diez individuos pertenecientes a *P. laevigata* de cada una de las tres poblaciones bajo estudio, mismas que geográficamente siguen un gradiente latitudinal, dos en latitudes intertropicales y la otra en una latitud templada (Fig. 1). Cada población se localiza en diferente altitud y sus datos climáticos se presentan en el cuadro 1. Los individuos muestreados fueron característicamente árboles grandes con un tronco bien desarrollado y copas densas. De cada individuo, 10-15 semillas fueron germinadas en caja petri con algodón humedecido con agua destilada.

**Cuadro 1.** Datos climáticos y localización de las poblaciones muestreadas de *Prosopis laevigata*

Localidad	TMA(°C)	PMA (mm)	OATMA(°C)	P/T	Lat.N	m	snm	Clima
Tehuacán, Pue.	18.6	479	5.8	25.7	18 29'	1648		BSlhw" (w)(i')
Actopan, Hgo.	16.7	435	6.6	25.9	20 16'	2019		BSlkw" (i')g
Bermejillo, Dgo.	18.6	261	10.5	14.0	25 49'	1325		BWh(h')

TMA= Temperatura media anual. PMA= Precipitación media anual. OATMA = Oscilación anual de temperatura media anual. P/T= Índice de humedad (García, 1988).

*Estudios mitóticos.* Fueron realizados en ápices de raíces primarias (1-2 cm de longitud, provenientes de semillas germinadas en estufa a 30°C). Luego de un pretratamiento durante 5 horas en 8-hidroxiquinoleína 0.002 M, a temperatura ambiente, las raíces se fijaron en mezcla 3:1 de etanol:ácido acético, al menos durante 2 horas, seguido de una hidrólisis en HC11N durante 12 minutos, a 60°C, y teñidos en Feulgen por 1 hora. Para obtener un contraste mayor de los cromosomas, el aplastado se realizó en aceto-orceína 2%. Los cubreobjetos se removieron siguiendo el método del hielo seco (Conger y Fairchild, 1953) y las preparaciones se deshidrataron en etanol y se montaron en resina sintética. En este caso, únicamente se consideraron células en metafase típica.

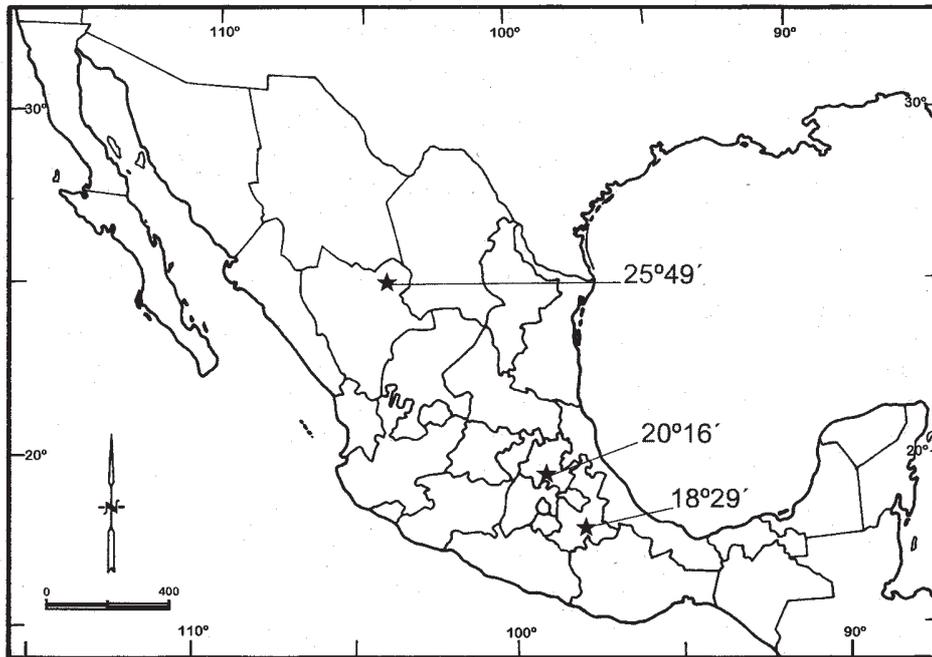


Fig. 1. Mapa de ubicación latitudinal de las poblaciones estudiadas.

Los cromosomas se midieron en 10 células por población, una por cada individuo muestreado y treinta totalizando las tres poblaciones, con un vernier digital (Mitutoyo Digimatic Caliber CD-G<sup>®</sup>BS) y sobre fotografías (con el mismo aumento) de las mejores preparaciones. Por razones obvias, únicamente se consideraron aquellos campos en los que los cromosomas pudieron medirse de manera precisa y sin ambigüedad (Fig. 2, a-c).

*Estudios meióticos.* Se realizaron en células madres de polen obtenidas de anteras inmaduras. Los cromosomas se tiñeron con aceto-carmín al 1%. Las preparaciones se hicieron temporales con el medio de montaje Hoyer. Sólo se estudiaron células en los subestadios de profase, MI y MII (Fig. 2, d).

### Resultados

Los números cromosómicos somáticos de las tres poblaciones fueron estables y constantes de  $2n = 28$ . Estos datos concuerdan con los obtenidos previamente para la especie y el género (Hunziker *et al.*, 1975, 1986); su morfología no se apreció claramente en todos los casos, debido a la pequeña talla cromosómica que, de

acuerdo con nuestras estimaciones, se encuentra en el intervalo de  $0.58 \mu\text{m}$  a  $1.25 \mu\text{m}$  (cuadro 2); sin embargo, se observó una predominancia de imágenes que corresponderían a cromosomas metacéntricos y submetacéntricos y la presencia de un par cromosómico con constricción secundaria y porción satélite. Los complementos cromosómicos no mostraron ninguna característica distintiva, excepto por la relativa facilidad con la que tanto la constricción secundaria como la porción terminal correspondiente se identificaron en los individuos de la población de Bermejillo, al igual que una talla relativamente mayor de sus complementos bajo el microscopio; esta última característica que fue corroborada al hacer las mediciones de longitud total cromosómica (Cuadro 2). Es significativo que el intervalo de longitud cromosómica obtenido en este trabajo sea razonablemente consistente en lo general con la estimación proporcionada por Hunziker *et al.* (1986) para otras especies del género ( $0.8 \mu\text{m}$  a  $1.3 \mu\text{m}$ ). Cabe señalar, que si bien es cierto que los cromosomas somáticos experimentan variaciones en su longitud relativa, debido a una contracción diferencial inherente a su propia dinámica e incluso por efectos

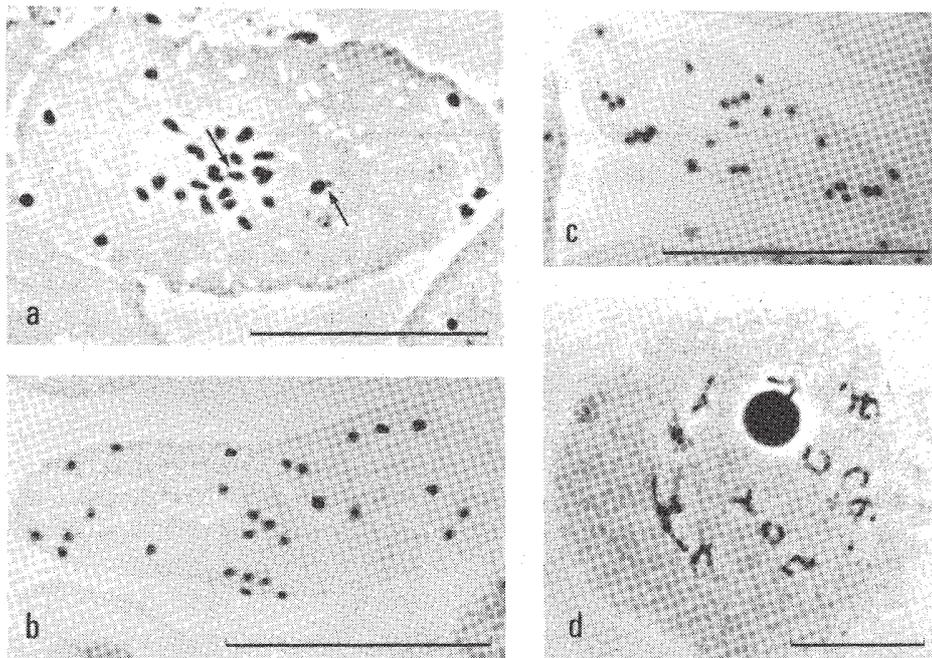


Fig. 2. a) Cromosomas mitóticos de la población de Bermejillo, Dgo.  $2n=28$  (Las flechas señalan los cromosomas con satélite); b) Cromosomas mitóticos de la población de Actopan, Hgo.  $2n=28$ ; c) Cromosomas mitóticos de la población de Tehuacán, Pue.  $2n=28$ ; d) Cromosomas meióticos en diacinesis. Se observan 14II y un par de cromosomas unidos al nucleólo. En las figuras 2a-c la barra equivale a  $10\mu\text{m}$ ; en 2d, a  $20\mu\text{m}$ .

del tratamiento, estas variaciones se diluyen cuando se consideran varias células metafásicas en las estimaciones de longitud cromosómica.

El análisis de las células madres del polen en las tres poblaciones mostró un número cromosómico haploide  $n=14$ . El comportamiento de los cromosomas durante los estadios de la profase I fue normal y correspondiente a una especie diploide, en términos del apareamiento de los homólogos, formación de 14 bivalentes y organización y mantenimiento de quiasmas. Asimismo, la segregación en AI y AII también fue normal.

Al evaluar la longitud total de los cromosomas (Cuadro 2 y Fig. 3), los valores más altos corresponden a los individuos de la población de Bermejillo, la cual se ubica a su vez en una latitud templada y a menor altitud respecto a la de las otras dos poblaciones muestreadas.

Un análisis estadístico (SAS para Windows, versión 6.08) de diferencias de medias (ANDEVA  $\alpha = 0.01$ ) complementado por una prueba DSH (Tuckey, diferencia significativa honesta) mostró la existencia de diferencias significativas entre la población de Bermejillo, en relación con aquellas correspondientes a las poblaciones de Actopan y Tehuacán, estas últimas ubicadas en latitudes intertropicales.

**Cuadro 2.** Longitud cromosómica en  $\mu\text{m}$  por célula  $2n$

	Actopan, Hgo.	Tehuacán, Pue.	Bermejillo, Dgo.
1	20.25	24.40	28.36
2	16.56	24.26	21.10
3	25.43	25.75	23.35
4	18.65	20.36	24.33
5	19.95	21.76	27.68
6	23.56	21.26	27.78
7	26.48	30.55	35.01
8	24.76	24.80	32.21
9	16.38	22.00	30.55
10	17.90	25.16	31.21
Promedio	20.99	24.03	28.15

### Discusión y conclusiones

Diversas investigaciones han mostrado la existencia de cambios en el contenido de ADN en especies vegetales en respuesta a factores ambientales (Grime y Mowforth, 1982; Price *et al.*, 1986; Cullis, 1990). En las angiospermas, por ejemplo, existe una amplia variación en la cantidad de ADN nuclear entre familias, géneros e incluso en el nivel intraespecífico, particularmente en gramíneas y leguminosas (Bennett, 1972), de tal forma que en el presente se acepta que el fenómeno no debe ser visto

como excepcional (Salimuddin y Ramesh, 1994). En este sentido, los estudios de sistemática y evolución requieren información sobre tales variaciones, dado que este proceso evolutivo puede afectar diversos caracteres fenotípicos dependientes del nucleotipo, es decir, aspectos relacionados con la cantidad total de ADN y no a la acción de genes específicos. Estos caracteres también son relevantes, pues están expuestos a la acción de la selección (Bennett, 1972; Ledig y Korbobo, 1983; Kenton *et al.*, 1986).

Por otra parte, las evaluaciones del contenido de ADN en las plantas (incluso en el nivel intraespecífico) han mostrado una alta y positiva correlación con la longitud total del complemento cromosómico (Smith y Bennet, 1975; Price, 1976; Levin y Funderburg, 1979; Nishikawa *et al.*, 1979; Bennett *et al.*, 1982; Kenton *et al.*, 1986; Poggio y Hunziker, 1986; Poggio *et al.*, 1989; Cavallini y Natali, 1991; Poggio *et al.*, 1992). Respecto al género *Prosopis*, no existen informes sobre variaciones en la longitud cromosómica total y, en consecuencia, sobre el contenido de ADN, a excepción de un breve comentario sobre la posible diferencia apreciada en la talla cromosómica entre algunas especies: «tales diferencias pueden ser reales o resultar de variaciones en las preparaciones y de tejido a tejido» (Hunziker *et al.*, 1975). Lo anterior no fue confirmado estadísticamente. Por otra parte, los resultados de este estudio indican la existencia de variación interpoblacional en la longitud cromosómica total de la diploide *P. laevigata* y la existencia de una estrecha relación entre los factores ambientales y la plasticidad nucleotípica.

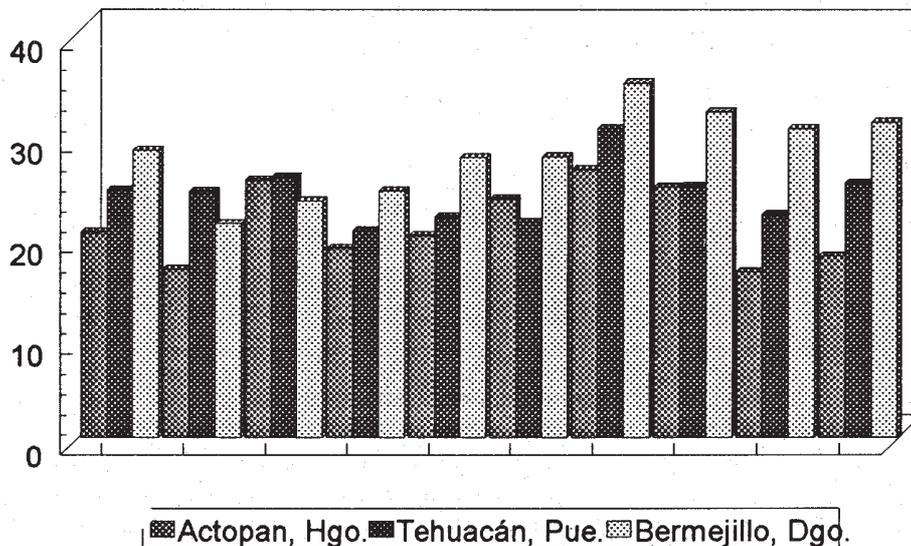


Fig. 3. Comparación de las longitudes cromosómicas totales de las tres poblaciones muestreadas.

Otros resultados que apuntan en la misma dirección a los aquí obtenidos han mostrado variaciones del genoma en estrecha correlación con la latitud geográfica (Levin y Funderburg, 1979; Kenton, 1984; Kenton *et al.*, 1986). Al respecto se ha visto que a mayor latitud corresponden genomas de mayor longitud (clinas ADN/latitud), independientemente del número de cromosomas presentes, o bien cambios en el ADN como respuesta al estrés ambiental (Cullis, 1990; Price *et al.*, 1986). Relaciones similares se han tratado de establecer con respecto a la altitud; sin embargo, los resultados son contradictorios y se han realizado principalmente en herbáceas (Price, 1988).

En el presente trabajo encontramos la mayor longitud cromosómica total en la población de Bermejillo, en tanto que en la población de Actopan, los cromosomas fueron los de menor longitud, poblaciones, ambas, a las cuales también corresponden los extremos altitudinales y de temperaturas medias anuales (cuadro 1). Cabe señalar que a Bermejillo también le corresponde la máxima oscilación anual de las temperaturas medias anuales (10.5 °C) y el índice de humedad más bajo (14.0) y aunque comparte la misma temperatura media anual con Tehuacán, los factores ambientales varían grandemente debido a la amplia oscilación térmica (García, 1988). En efecto, Bermejillo presenta un clima BW (muy árido) en tanto que el correspondiente a Tehuacán es BS<sub>1</sub> (semiárido). De este modo las características ambientales explicarían el patrón de distribución de las plantas con mayor talla cromosómica, sugiriendo que este rasgo pueda tener un carácter adaptativo. Aunque las causas precisas que expliquen las diferencias en el contenido de ADN entre y dentro de las especies vegetales permanecen como asunto de especulación, las diferencias observadas dentro de las tres poblaciones de *Plaevigata* estudiadas podrían reflejar un incremento en la variabilidad intraespecífica asociada con una especialización del genoma y adaptación a ciertos nichos ecológicos (Cullis, 1990), ya que cambios de esta naturaleza involucran, por ejemplo, modificaciones en los ciclos de vida anuales de las plantas. En consecuencia, sería de esperar que una menor longitud cromosómica total promoviera ciclos celulares más cortos y períodos de actividad fenológica más breves, dependientes del nucleotipo (Bennett, 1972; Ledig y Korbobo, 1983). De acuerdo con la hipótesis nucleotípica, biotipos de bajo contenido de ADN deben seleccionarse en ambientes que favorecen el desarrollo rápido y/o el escape al estrés (Cavallini y Natali, 1991). La explicación anterior se ajusta bien para la población de Actopan, pues salta a primera vista la aridez del valle de Actopan, siendo la erosión (en más del 70% de la región este proceso es activo) y la irregular distribución anual de la precipitación las dos causas principales que provocaron las características actuales del suelo. Esta zona se reconoce como una región intensamente afectada por la actividad humana (empobrecimiento del suelo por sobrepastoreo y sobreexplotación de especies vegetales clave como el mezquite, aspectos que también repercuten en la disponibilidad de nutrientes) cuyas consecuencias se aprecian en el poco vigor exhibido en la mayoría de los individuos muestreados. Otro aspecto a considerar es que en esta región el máximo de temperatura se presenta en mayo y el mínimo en enero; en cuanto a la precipitación,

hay un máximo en septiembre y un mínimo en diciembre, coincidiendo la mínima temperatura con la mínima precipitación, lo que no sucede con tanta precisión en cuanto a la máxima temperatura y la máxima precipitación, por lo que las plantas quedan sometidas en ese lapso a períodos de sequía que hacen sentir más su efecto sobre la vegetación por la elevada temperatura. Ya que la precipitación ocurre principalmente luego de los meses de mayor temperatura, la región puede volverse seca en la temporada de crecimiento. A estas características se agrega la presencia de canícula o sequía de medio verano ( $w''$ ), que contribuye a reducir aún más los períodos en los cuales las plantas disponen de humedad. Así, la humedad en el suelo sería un factor crítico en el crecimiento y desarrollo del mezquite. De esta manera, si el contenido de ADN tiene una importancia selectiva en estas plantas, se esperaría una correlación entre las longitudes cromosómicas y los factores ambientales que influyen en la disponibilidad de humedad, como fue el caso. Esto estaría de acuerdo con la hipótesis actual de que el estrés ambiental, incluyendo las condiciones de crecimiento y los nutrientes, puede disparar la reorganización genómica y que la variación en la longitud total de los cromosomas observada entre las poblaciones sería el resultado de efectos ambientales (Walbot y Cullis, 1983; Price *et al.*, 1986). Una disminución en la talla total de los cromosomas sería quizá una respuesta genética en ambientes estresantes, ampliando así las oportunidades de establecimiento, debido a una mayor tasa de crecimiento y a la posibilidad de almacenar fotosintatos rápidamente para evadir períodos de sequía largos. En cuanto a la población de Tehuacán, aunque situada en uno de los extremos latitudinales del área de estudio, no comparte las características de deterioro ecológico apreciables en Actopan.

Los resultados también sugieren una diferenciación de genotipos y posibles implicaciones ecológicas en los patrones de distribución geográfica de la especie y por otra parte una estrecha asociación entre la longitud total de los cromosomas y sitios geográficos con diversas condiciones climáticas. Cabría la posibilidad de que fenómenos de hibridación interespecífica e introgresión (ambos previamente señalados en la región centro-norte del país) jueguen un papel importante en las diferencias en la longitud total cromosómica vislumbradas en este estudio, puesto que la hibridación es otro de los factores que conducen a variaciones en el contenido de ADN nuclear (Jones y Rees, 1968; Price *et al.*, 1986). Sin embargo, el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis con formación de 14 bivalentes parece descartar esta posibilidad.

Aunque el significado de la variación en la longitud cromosómica no es claro, se sabe que el aumento o disminución en el tamaño del genoma ha ocurrido durante la larga historia de la evolución vegetal, involucrando caracteres funcionales e influyendo probablemente en las propiedades ecológicas y en sus patrones geográficos (Bennett y Smith, 1976; Price, 1988; Poggio *et al.*, 1989). Por ello, los vegetales con una amplia distribución geográfica permiten, dado que abarcan extensos intervalos de condiciones ecológicas, ubicar rasgos funcionales a cada zona y probablemente explicar su distribución.

Los resultados obtenidos en esta investigación nos permiten proponer como hipótesis que explique las diferencias en la longitud total de los cromosomas observados en la población de Bermejillo que, cuando un vegetal coloniza hábitats más complejos por la estacionalidad, la variación del fotoperíodo, las marchas diurnas y mensuales de temperatura y humedad, la alta frecuencia de heladas u otras variaciones cíclicas, como el hábitat típico de las zonas al norte de la altiplanicie, hay una tendencia a aumentar el contenido de ADN; probablemente, para tener un mayor repertorio de respuestas de origen genético u ontogénico que hagan frente a un medio de mayor variabilidad (Levin y Funderburg, 1979). Esto está de acuerdo con la tendencia evolutiva de acumulación de información genética y, de ser correcto, indicaría que *P. laevigata* se desarrolló como una especie en la parte centro-sur del altiplano mexicano y que ha colonizado paulatinamente zonas del norte de México donde se ha mostrado su potencial de hibridación con *P. glandulosa* var. *torreyana* (Galindo *et al.*, 1992).

Finalmente, el objetivo de esta investigación fue estudiar una posible relación entre un gradiente ecogeográfico y modificaciones en la longitud total de la cromatina en poblaciones de *P. laevigata*, pues anteriormente Solbrig *et al.* (1975) habían registrado que aún en escalas latitudinales y longitudinales más cortas a la considerada en este trabajo, al menos cuatro especies de *Prosopis* mostraban cambios notables en los caracteres morfológicos siguiendo un gradiente de aridez. Los resultados obtenidos aquí parecen confirmar una clase de adaptación correlacionada con las demandas impuestas por el ambiente físico, sugiriendo la existencia de mecanismos celulares capaces de afectar el contenido de ADN vía selección natural en diferentes ambientes dentro del intervalo de distribución de *P. laevigata*. Sin embargo, las conclusiones se consideran como preliminares y deberán confirmarse en futuros estudios de mayor extensión a fin de esbozar posibles patrones de remodelación cromosómica como resultado de la estrecha relación genoma-ambiente. Los estudios sobre biotipos con diferentes contenidos de ADN, en relación a sus adaptaciones y restricciones ecológicas deberán conducir a un mejor entendimiento del papel evolutivo del tamaño del genoma, ya que para los biólogos evolucionistas y genetistas es necesario definir las variaciones en el nivel poblacional y enfatizar en las causas las mismas. Por otro lado, también se requieren estudios para elucidar el papel de los procesos de hibridación sobre la arquitectura cariotípica de *P. laevigata*.

**Agradecimientos.** Los autores agradecen las revisiones de los doctores Daniel Piñero Dalmau y Fernando Chiang Cabrera, así como al M. en C. Sergio Galindo Almanza por sus valiosos comentarios y sugerencias que mejoraron el trabajo final y al Biól. Alfredo Wong León por el apoyo en algunos aspectos de computación. Asimismo, agradecen el apoyo financiero para la realización de este trabajo otorgado por DGAPA (proyecto IN-211494).

## Literatura citada

- BENNETT, M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 181: 109-135.
- BENNETT, M.D. y J.B. SMITH. 1976. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 274: 227-274.
- BENNETT, M.D., J.B. SMITH, J.P. WARD y R.A. FINCH. 1982. 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.
- BURKART, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 57: 217-249; 450-485.
- CAVALLINI, A. y L. NATALI. 1991. Intraspecific variation of nuclear DNA content in plant species. *Caryologia* 44: 93-107.
- CONGER, A.D. y L.M. FAIRCHILD. 1953. A quick-freeze method for making smear slides permanent. *Stain Technology* 28: 283.
- CULLIS, C.A. 1990. DNA rearrangements in response to environmental stress. *Advances in Genetics* 28: 73-97.
- GALINDO, A.S. 1983. *Caracterización de la variación en el mezquite (Prosopis L.) y sus usos en el altiplano potosino*. Tesis, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, 87 p.
- GALINDO, A.S. 1986. *Hibridación natural en el mezquite (Prosopis laevigata y P. glandulosa var. torreyana) de la altiplanicie de San Luis Potosí*. Tesis, maestría en ciencias, Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México. 112 p.
- GALINDO, A.S., M.E. GARCÍA y T.L. WENDT. 1992. Potencial de hibridación natural en el mezquite (*Prosopis laevigata* y *P. glandulosa* var. *Torreyana*, Leguminosae) de la altiplanicie de San Luis Potosí. *Acta Botánica Mexicana* 20: 101-117.
- GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM, México. 220 p.
- GRAHAM, J.D. 1960. Morphological variation in mesquite (*Prosopis*, Leguminosae) in the lowlands of northeastern Mexico. *Southwestern Naturalist* 5: 187-193.
- GRANT, F. 1987. Genome differentiation in higher plants, In: K.M. Urbanska (ed.) *Differentiation patterns in higher plants*. Academic Press, London, pp. 9-32.
- GRIME, J.P. y M. A. MOWFORTH. 1982. Variation in genome size - an ecological interpretation. *Nature* 299: 151-153.
- HUNZIKER, J.H., L. POGGIO, C.A. NARANJO, R.A. PALACIOS y A.B. ANDRADA. 1975. Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (Leguminosae). *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 17: 253-262.
- HUNZIKER, J.H., B.O. SAIDMAN, C.A. NARANJO, R.A. PALACIOS, L. POGGIO y A.D. BURGHARDT. 1986. Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis*. *Forest Ecology and Management* 16: 301-315.
- JOHNSTON, M.C. 1962. The North American mesquites, *Prosopis* section *Algarobia* (Leguminosae). *Brittonia* 14: 72-90.
- JONES, R.N. y H. REES. 1968. Nuclear DNA variation in *Allium*. *Heredity* 23: 591-605.
- KENTON, A.Y. 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.Y. Y C.A. HEYWOOD. 1984. Cytological studies in South American Iridaceae. *Plant Systematics and Evolution* 144: 221-240.
- KENTON, A.Y., P.J. RUDALL Y A.R. JOHNSON. 1986. Genome size variation in *Sisyrinchium* L. (Iridaceae) and its relationship to phenotype and habitat. *Botanical Gazette (Crawfordsville)* 147: 342-354.
- LEDIG, F.T. Y D.R. KORBOBO. 1983. Adaptation of sugar maple populations along altitudinal gradients: photosynthesis, respiration and specific leaf weight. *American Journal of Botany* 70: 256-265.
- LEVIN, D.A. Y S.W. FUNDERBURG. 1979. Genome size in angiosperms temperate versus tropical species. *American Naturalist* 114: 784-795.
- MACGINITTE, H.D. 1953. Fossil plants of Florissant beds, Colorado. *Carnegie Institution of Washington Publication* 599. 188 p.
- MADIHUSOODANAN, K.J. Y M.A. NAZEER. 1983. Comparative morphology of the somatic karyotypes of vegetable *Amaranthus* and its phylogenetic significance. *Cytologia* 48: 237-244.
- MOONEY, H.A., B.B. SIMPSON, Y O.T. SOLBRIG. 1977. Phenology, Morphology, Physiology. In: B.B. Simpson (ed.) *Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems*. Dowden, Hutchinson & Ross, Pennsylvania, pp. 26-43.
- NARANJO, C.A., L. POGGIO Y S. ENUS ZEIGER. 1984. Phenol chromatography, morphology and cytogenetics in three species and natural hybrids of *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae). *Plant Systematics and Evolution* 144: 257-276.
- NISHIKAWA, K., Y. FURUTA Y H. ENDO. 1979. Consideration of the chromosome evolution on the basis of nuclear DNA content and total chromosome length in *Lycoris*. *Japanese Journal of Genetics* 54: 387-396.
- PALACIOS, R.A. Y L.D. BRAVO. 1984. On some Argentine species of *Prosopis* L. *Bulletin IGSM* 12: 103-112.
- POGGIO, L. Y J.H. HUNZIKER. 1986. Nuclear DNA content variation in *Bulnesia*. *Journal of Heredity* 77: 43-48.
- POGGIO, L., A.D. BURGHARDT Y J.H. HUNZIKER. 1989. Nuclear DNA variation in diploid and polyploid taxa of *Larrea* (Zygophyllaceae). *Heredity* 63: 321-328.
- POGGIO, L. Y C. A. NARANJO. 1990. *Contenido de ADN y evolución en plantas superiores*. Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Buenos Aires, pp. 27-37 (Monografía 5).
- POGGIO, L., J.H. HUNZIKER Y A.F. WULFF. 1992. Cariotipo y contenido de ADN nuclear de *Pintoa chilensis* y *Sisyndite spartea* (Zygophyllaceae). *Darwiniana* 31: 11-15.
- PRICE, H.J., A.H. SPARROW Y A.F. NAUMAN. 1973. Correlations between nuclear volume, cell volume, and DNA content in meristematic cells of herbaceous angiosperms. *Experientia* 29: 1028-1029.
- PRICE, H.J. 1976. Evolution of DNA content in higher plants. *Botanical Review* 42: 27-52.
- PRICE, H.J., J.L. CHAMBERS, K. BACHMANN Y J. RIGGS. 1986. Patterns of mean nuclear DNA content in *Microseris douglasii* (Asteraceae) populations. *Botanical Gazette (Crawfordsville)* 147: 496-507.
- PRICE, H.J. 1988. DNA content variation among higher plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1248-1257.
- RZEDOWSKI, J. 1984. An analysis of the geographical distribution of *Prosopis* complex in North America. *Bulletin IGSM* 12:49 (Abstract).

- RZEDOWSKI, J. 1988. Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana* 3: 7-19.
- SALIMUDDIN Y B. RAMESH. 1994. Karyotype, nuclear and chromosomal DNA variation in *Lens culinaris* Med. *Cytologia* 59: 7-15.
- SCHININI, A. 1981. Contribución a la flora de Paraguay. *Bonplandia* 5: 101-108.
- SIGNORET, P.J. 1970. Datos sobre algunas características ecológicas del mezquite (*Prosopis laevigata*) y su aprovechamiento en el Valle del Mezquital. In : F. Gómez, J. Signoret, y C. Abuín (ed.) *Mezquites y huizaches, algunos aspectos de la ecología y taxonomía de los géneros Prosopis y Acacia en México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F., pp. 73-145.
- SMITH, J.B. Y M.D. BENNETT. 1975. DNA variation in *Ranunculus*. *Heredity* 35: 231-239.
- SOLBRIG, O.T., K. BAWA, N.J. CARMAN, J.H. HUNZIKER, C.A. NARANJO, R.A. PALACIOS, L. POGGIO Y B.B. SIMPSON. 1977. Patterns of variation. In : B.B. Simpson (ed.) *Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems*. Dowden, Hutchinson & Ross, Pennsylvania, pp. 44-60.
- WALBOT, V. Y C. A. CULLIS. 1983. The plasticity of the plant genome-Is it a requirement for success?. *Plant Molecular Biology Reporter* 1:3-11.