

POLIPLOIDIA EN *OPUNTIA* SPP

Por Rubén Sosa Ch. y Aristeo Acosta C.

El nopal (*Opuntia spp.*) es una de las plantas más valiosas de las zonas áridas, tanto por la producción de forraje para el ganado, como para la alimentación humana. No existiendo información sobre la citología de las especies *O. robusta*, *O. amyclaea* y *O. megacantha*, para el establecimiento de bases firmes para un programa de mejoramiento se efectuó el presente estudio. Los estudios citológicos y preliminares morfológicos sugieren la separación de varios "grupos" o "especies" que han sido considerados dentro de una sola especie, mostrando además diferentes grados de poliploidía dentro de dicho(s) grupo(s). Se dan también los números cromosómicos de las "especies" estudiadas.

La poliploidía, considerada como el fenómeno en el cual las poblaciones, individuos, tejidos o células presentan un complemento cromosómico diferente al dado por dos genomiomas básicos, es más común en los vegetales que en los animales y una de sus variantes es la euploidía, que consiste en una repetición en forma de un múltiplo del número básico de cromosomas.

Los estudios citológicos referentes al número, estructura y comportamiento de los cromosomas han proporcionado datos importantes en cuanto a las relaciones filogenéticas y distribución de los individuos estudiados. En el presente trabajo, además de establecer el número y comportamiento cromosómico durante la meiosis en tres especies comerciales del género *Opuntia*, se discuten los tipos de poliploides encontrados y sus relaciones filogenéticas. El objetivo de este trabajo es el de establecer bases firmes para los estudios de taxonomía y mejoramiento de este grupo de las cactáceas.

Antecedentes

Se han encontrado varios grados de poliploidía en dos de las tres tribus de la familia *Cactaceae*. En la tribu *Pereskieae* únicamente se ha encontrado un complemento cromosómico de $2n = 22$, mientras que las tribus *Opuntieae* y *Cereeae* presentan grados de poliploidía de 11×12 ($2n = 132$) y 11×24 ($2n = 264$) respectivamente; de esta manera, se ha establecido que el número básico en las cactáceas es de $X = 11$ ^{1, 2, 9, 10, 12, 13, 15} habiéndose establecido también cierta correlación entre poliploidía y distribución.^{7, 15}

El reconocimiento de los diversos tipos de poliploides está dado por el grado de homogeneidad entre los genomiomas. Se puede considerar a un individuo como autopoliploide, entre otras cosas, cuando existe una semejanza morfológica entre éste y el diploide. Un autoalopoliploide puede considerarse como un individuo con genomiomas distintos pero repetidos, pudiendo existir o no cierta homogeneidad entre ellos.

En organismos autopoliploides el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis está afectado por diversos factores; así, de acuerdo con la forma de aparearse y el número y posición de los quiasmas, cuatro homólogos pueden formar un anillo o una cadena cuadrivalente, una trivalente y una univalente, dos bivalen-

tes y posiblemente cuatro univalentes. El número de asociaciones multivalentes está afectado por el tamaño de los cromosomas y la distribución y frecuencia de los quiasmas. En el primer caso, a medida que los cromosomas son más grandes, existe un mayor número de multivalentes, debido a que se forman más quiasmas; en el segundo, se forman más multivalentes, cuando existe una frecuencia alta en la distribución de los quiasmas. La orientación paralela y convergente de una cadena de cuatro o más cromosomas en número par, dará una distribución 1:1 de los homólogos, no así los arreglos lineales o discordantes.^{6, 11}

En la actualidad se considera a una especie como un sistema genético que, bajo condiciones normales, no es capaz de intercambiar genes con otros sistemas.^{8, 11}

La identificación taxonómica de las especies estudiadas está dada en las principales claves para este grupo.^{3, 4, 5}

Materiales y métodos

Las especies estudiadas en este trabajo pertenecen al subgénero *Platyopuntia* que se caracteriza por tener cladodios aplanados, raras veces cilíndricos y con hábito de crecimiento desde rastrero hasta arbóreo; estas especies fueron:

Opuntia robusta Wendland, Pfeiff. Enum. Cac. 165, 1837.

Opuntia amyclaea Tenore, Fl Neap. Prodr. App. 5:15, 1826.

Opuntia megacantha Salm-Dyck, Hort. Dyck 363, 1834.

Con el fin de dar una mayor facilidad en la denominación del material, la especie *O. robusta* se dividió en tres variedades o formas, de acuerdo con su hábito de crecimiento: silvestre arbórea (I), silvestre rastrera (II), y cultivada arbórea (III) (ver Cuadro 1).

Descripción del material

- O. robusta* I: Plantas de dos o más metros de altura, flores estructuralmente hermafroditas, pero fisiológicamente unisexuales.
- O. robusta* II: Plantas de crecimiento rastrero, no mayores de 1.50 metros de altura. Al igual que *O. robusta* I, también presenta flores con androceo o gineceo degenerados.
- O. robusta* III: Variedad cultivada con cladodios sin espinas, de hábito arbóreo, flores hermafroditas estructural y fisiológicamente.
- O. amyclaea* y *O. megacantha*: son difíciles de separar morfológicamente; sin embargo, durante la fructificación, el fruto de la primera es de color blanco y mide aproximadamente de 8 a 10 cm de largo por 5 a 7 cm de ancho, mientras que los de la segunda, son de color amarillo anaranjado y miden aproximadamente de 10 a 12 cm de largo por 6 a 8 cm de ancho.

CUADRO 1
Procedencia del material estudiado

MATERIAL	PROCEDENCIA
<i>O. robusta</i> I	Chapingo, Méx., y Molino de las Flores, Texcoco, Méx.
<i>O. robusta</i> II	Ventura, S.L.P.
<i>O. robusta</i> III	San Dieguito, Texcoco, Méx., y San Agustín Tlaxiaca, Hgo.
<i>O. amyclaea</i>	El Toluca, Arenal, Hgo., y San Agustín Tlaxiaca, Hgo.
<i>O. megacantha</i>	Chapingo, Méx.

Para la observación de las figuras meióticas, se analizaron en fresco las anteras de yemas florales y, posteriormente, se fijaron en alcohol acético aquéllas que presentaron figuras deseables. Después de una fijación por 48 horas, el material se colocó en una solución acuosa de sulfato férrico amoniacal al 4 por ciento por media hora para lograr una mayor oxidación del material cromático, tratándose posteriormente con carmín acético hasta lograr una coloración apropiada.

El número de plantas examinadas por localidad varió en las distintas especies, pero nunca fue menor de 3 o mayor de 10. El número promedio de yemas seleccionadas por planta fue de tres.

De cada antera se hicieron preparaciones permanentes mediante el método de congelación con CO₂ líquido, las cuales fueron fotografiadas con óptica de contraste de fases.

Resultados

La microsporogénesis se presentó en forma muy semejante en las tres especies, sobresaliendo, como aspectos más importantes, la ausencia de citocinesis entre la División I y la División II, como también la presencia de multivalentes que se discute a continuación:

O. robusta: Mediante la observación microscópica directa en el campo, se pudo estimar que la microsporogénesis en plantas femeninas no llega a la Profase I. En plantas masculinas, la Metafase I nos revela claramente 11 bivalentes, todos ellos con quiasmas, un apareamiento normal y sin individuos, con pares heteromórficos (Fig. 1-A).

O. robusta II: Presentó durante la Metafase I asociaciones hasta de 8 cromosomas (Fig. 1-B), siendo los tetravalentes los más comunes (Fig. 1-C). La suma de los bivalentes y demás asociaciones cuando estuvieron presentes, dieron un complemento cromosómico total de $2n = 44$.

O. robusta III: Al igual que la anterior, presentó como asociaciones más comunes a los tetravalentes, que por lo general fueron en número de tres, siendo su complemento cromosómico total de $2n = 44$ (Fig. 1-D).

O. amyclaea: Se encontró que la Metafase I estuvo comúnmente formada por tetravalentes y hexavalentes (Figs. 1-E, F). Durante la Metafase II se pudo determinar con exactitud que el número de díadas en una placa ecuatorial fue de 44, comprobándose que esta especie es un octaploide con un total de 88 cromosomas (Fig. 1-G).

O. megacantha: Al igual que *O. amyclaea*, presentó asociaciones multivalentes, destacándose la presencia de un anillo octavalente (Figs. 1-H, I). La suma de bivalentes y asociaciones dio un complemento cromosómico de 88, que quedó ratificado al contar 44 díadas en una placa ecuatorial de la Metafase II (Fig. 1-J).

Por lo general, los tetravalentes se presentaron en forma de zig-zag en la mayoría de las especies, lo cual favorece la segregación normal de los cromosomas.

La gran semejanza morfológica entre las Formas I y III de *O. robusta* indica que esta última es un autotetraploide de la primera. La Forma II, por su hábito rastrero y la gran cantidad de espinas, se aleja de la Forma I, pero se acerca a ésta por la semejanza en la estructura y funcionamiento de la flor, así como por sus asociaciones cromosómicas. Las diferencias en los complementos entre la Forma I, por una parte, y las II y III por la otra, hacen suponer que estas entidades biológicas constituyen de hecho sistemas genéticos cerrados, por lo que es factible considerarlas como especies distintas desde el punto de vista citogenético, a reserva de establecerlo taxonómicamente.

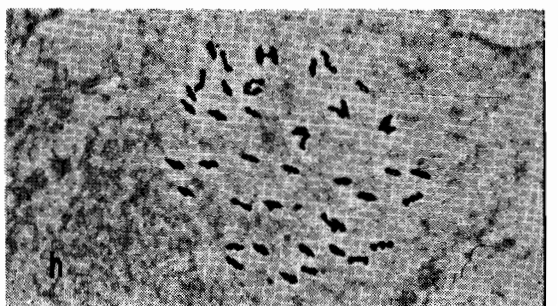
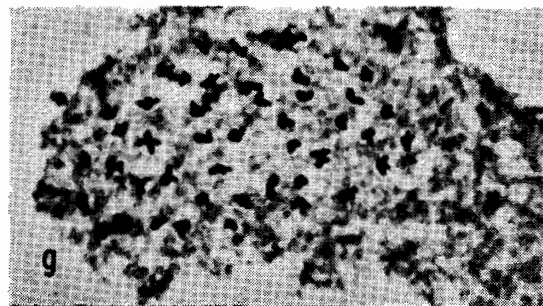
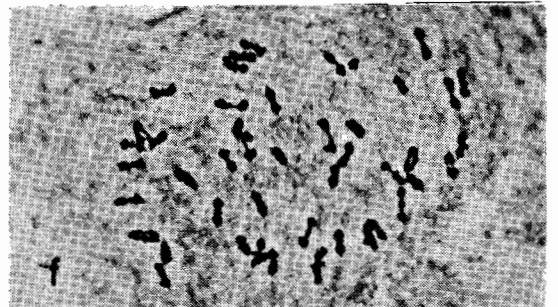
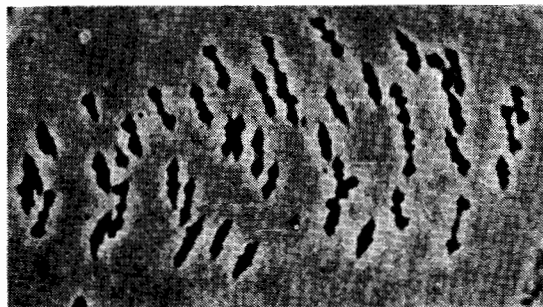
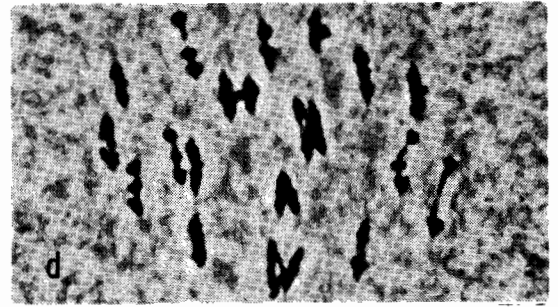
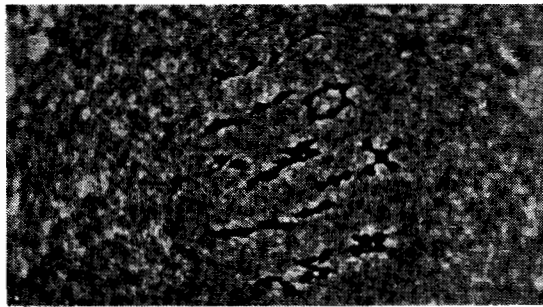
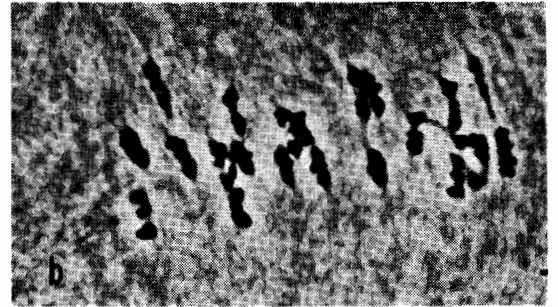
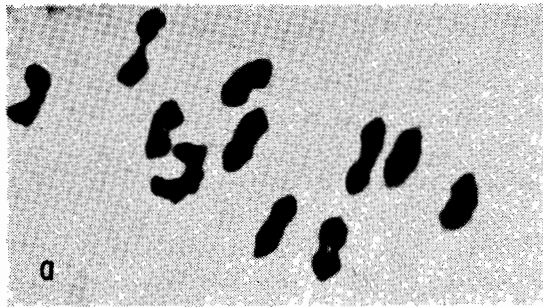
O. amyclaea y *O. megacantha*, consideradas como octaploides, no difieren mucho en cuanto a su constitución cromosómica general y se estima que las diferencias morfológicas, marcadas únicamente en el color y tamaño del fruto, quedan comprendidas dentro del margen de variación que se le pueda dar a una especie de acuerdo con los conceptos actuales, pudiéndosele considerar, por lo tanto, como una sola especie. Las asociaciones cromosómicas hasta de 8, indican que se trata probablemente de una euploidía en que los genomios presentan una homogeneidad considerable, por lo que podrían designarse como autoalopoliploides.

Discusión

Los complementos cromosómicos de las platiopuntias dados por diversos investigadores concuerdan con los obtenidos en el presente trabajo. Stockwell¹⁵ estableció cierto grado de poliploidía en *O. polycantha* y en el presente trabajo se encontró que lo mismo ocurre para *O. robusta*. Esto explica, en parte, la amplia distribución que presenta esta especie en México.^{7, 15} Los poliploides no son raros en las cactáceas, habiéndose establecido grados de poliploidía hasta de 11×24 mediante el conteo de los cromosomas.^{1, 2, 9, 10, 12, 13, 15}

La semejanza morfológica (cladodios azules, costillas en el fruto y estructuras florales) de las Formas II y III con la forma I en *O. robusta*, hacen suponer que las primeras son autotetraploides de la última. La formación de tetravalentes y bivalentes en *O. robusta* puede considerarse dentro del comportamiento normal de un autotetraploide.^{6, 11}

No se contó con una guía adecuada para clasificar a los octaploides de *O. amyclaea* y *O. megacantha*. La formación de multivalentes en forma consistente en las



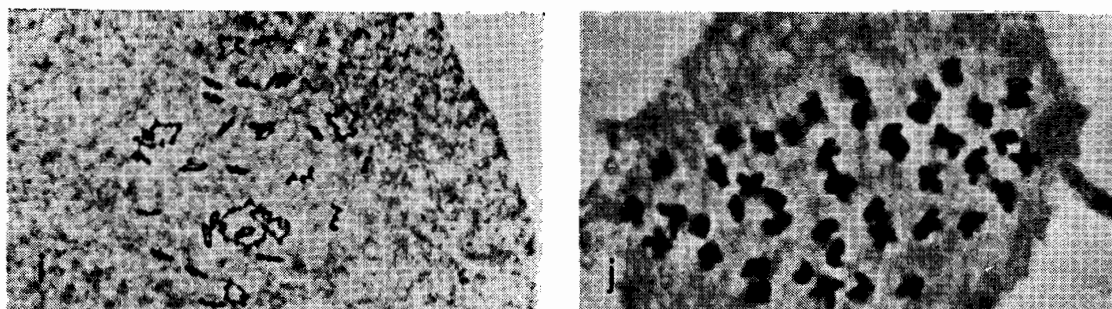


Figura 1. A: Metafase I en *Opuntia robusta* I mostrando los II pares de cromosomas claramente normales (2520 X). B: Metafase I en *O. robusta* II en la cual puede observarse un octovalente, un tetraivalente y 16 bivalentes (1280 X). C: Metafase I en *O. robusta* II mostrando $10_{II} + 6_{IV}$. Tres tetravalentes pueden observarse en zig-zag, uno en cruz y dos iniciando la Anafase I (800 X). D: Metafase I en *O. robusta* III en la cual pueden observarse $16_{II} + 3_{IV}$, estos últimos en zig-zag (1280 X). E: Metafase I en *O. amyclaea* donde pueden observarse claramente 44_{II} (1024 X). F: Metafase I en *O. amyclaea* mostrando $39_{II} + 1_{IV} + 1_{VI}$ (880 X). G: Metafase II en *O. amyclaea* en la cual pueden observarse claramente 44 diadas (1280 X). H: Metafase I en *O. megacantha* en la cual pueden observarse $40_{II} + 2_{IV}$ (630 X). I: Metafase I en *O. megacantha* mostrando $27_{II} + 2_{IV} + 3_{VI} + 1_{VIII}$ (630 X). J: Metafase II en *O. megacantha* donde pueden observarse claramente las 44 diadas (1008 X)
(Todos los aumentos son aproximados)

dos especies hacen la interpretación de resultados más difícil. Sin embargo, las placas ecuatoriales en Metafase II muestran 44 diadas, lo cual es el resultado de una segregación normal por lo que toca a configuraciones cromosómicas totales. Esta segregación puede ser el resultado del apareamiento entre genomioms cuyos miembros presentan una homología, tanto parcial como total, que favorece la formación de multivalentes. De acuerdo con este razonamiento, los octaploides estudiados pueden considerarse como autoalooctaploides.^{6, 11, 14}

La separación de las formas de *O. robusta* en dos especies y la unión de *O. amyclaea* y *O. megacantha* en una, tendrán que esperar estudios sobre reproducción y morfología.^{4, 14}

Conclusiones

1. En las Formas I y II de *O. robusta*, los sexos están separados, aunque la flor es estructuralmente hermafrodita.
2. Los complementos cromosómicos estimados para el material estudiado fueron los siguientes:

<i>O. robusta</i> I	$2n = 22$ (diploide silvestre)
<i>O. robusta</i> II	$2n = 44$ (tetraploide silvestre)
<i>O. robusta</i> III	$2n = 44$ (tetraploide cultivado)
<i>O. amyclaea</i>	$2n = 88$ (octaploide cultivado)
<i>O. megacantha</i>	$2n = 88$ (octaploide cultivado)

3. En *O. robusta* toda la evidencia citológica expuesta indica que las Formas II y III son autotetraploides de la Forma I.
4. Los octaploides de *O. amyclaea* y *O. megacantha*, debido a las asociaciones que presentan, pueden considerarse como autoalooctaploides.

Referencias citadas

1. ANGULO CARPIO, MARÍA DOLORES. (1952.) *Notas sobre la cariólogía de dos especies del género Opuntia*. Genética Ibérica, 4:47-62.
2. BEARD, ELEANOR C. S. (1937.) *Some chromosome complements in the Cactaceae and a study of meiosis in Echinocereus papillosus*. Bot. Gaz. 99:1-21.
3. BRAVO, H. H. (1937.) *Las cactáceas de México*. Univ. Nac. Autónoma de México.
4. BRAVO, H. H. (1964.) *Comunicación personal*.
5. BRITTON, N. L., y J. N. ROSE. *The Cactaceae*. Washington, 1919-1922.
6. BURNHAM, C. R. (1962.) *Discussions in cytogenetics*. Burgess Publishing Company. Minneapolis, Minn., U.S.A.
7. CAIN, S. A. (1944.) *Foundation of plant geography*. Harper & Brothers, New York.
8. DOBZHANSKY, TH. (1941.) *Genetics and the origin of species*. Rev. ed. New York. Columbia University Press.
9. JOHANSEN, D. A. (1933.) *Recent work on the cytology of cacts*. Cact. Succ. Jour. Amer. 4:356.
10. KATAGIRI, SIGERU. (1953.) *Chromosome number and polyploidy in certain Cactaceae*. Cact. Succ. Jour. Amer. 25:141-142. (Tomado de Cactáceas y Suculentas mexicanas, III (4):92.)
11. LEWIS, K. R., y B. JOHN. (1963.) *Chromosome marker*. J. & A. Churchill Ltd.
12. REMSKI, M. F. (1955.) *Cytological investigation in Mammillaria and some associated genera*. Bot. Gaz., 116:163-171.
13. SPENCER, J. L. (1955.) *A cytological study of the Cactaceae of Puerto Rico*. Bot. Gaz., 117 (1):33-37.
14. STEBBINS, L. G. (1960.) *Variation and evolution in plants*. Number XVI of the Columbia Biological Series.
15. STOCKWELL, P. (1935.) *Chromosome number of some of the Cactaceae*. Bot. Gaz., 96:565-570.