







Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreoideae), con notas citogeográficas

Chromosomic numbers for three species of *Cosmos* section *Discopoda* (Asteraceae, Coreoideae), with cytogeographic notes

Arturo Castro-Castro¹ , Georgina Vargas-Amado², José Juvencio Castañeda-Nava³ , Mollie Harker²,
Guadalupe Munguía-Lino⁴ , Fernando Santacruz-Ruvalcaba³  y Aarón Rodríguez^{2,5}

RESUMEN:

1 Catedrático CONACYT-Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango (CIIDIR-Durango).

2 Universidad de Guadalajara, Instituto de Botánica, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Departamento de Botánica y Zoología, Herbario Luz María Villarreal de Puga, Apdo. postal I-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

3 Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Departamento de Producción Agrícola. Apdo. postal I-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

4 Catedrático CONACYT-Universidad de Guadalajara, Instituto de Botánica, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Departamento de Botánica y Zoología, Herbario Luz María Villarreal de Puga, Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal, Apdo. postal I-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México.

5 Autor para la correspondencia: rc08742@cucba.udg.mx

Citar como:

Castro-Castro, A., G. Vargas-Amado, J. J. Castañeda-Nava, M. Harker, G. Munguía-Lino, F. Santacruz-Ruvalcaba y A. Rodríguez. 2017. Números cromosómicos para tres especies de *Cosmos* sección *Discopoda* (Asteraceae, Coreoideae), con notas citogeográficas. *Acta Botanica Mexicana* 118: 41-52. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm118.2017.1199>

Recibido: 10 de marzo de 2016.

Revisado: 6 de julio de 2016.

Aceptado: 19 de septiembre de 2016.

DOI:

<http://dx.doi.org/10.21829/abm118.2017.1199>

Antecedentes y Objetivos: *Cosmos* secc. *Discopoda* (Asteraceae, Coreoideae) es un modelo de estudio sobre poliploidía y aneuploidía. La sección es monofilética, agrupa 24 especies herbáceas perennes y existen especies poliploides y aneuploides. Sin embargo, no se conocen los números cromosómicos para todas las especies y su citogeografía no ha sido estudiada. El propósito de la presente comunicación es dar a conocer conteos cromosómicos para tres especies y discutir sobre el nivel de ploidía ancestral y patrones de distribución geográfica de los niveles de ploidía en la sección.

Métodos: Se realizó una recopilación de los registros cromosómicos y se realizaron conteos cromosómicos para tres especies a partir de la preparación de estructuras vegetativas. Mediante un sistema de información geográfica y una base de datos geográficos con 810 registros, se analizó la distribución geográfica de niveles de ploidía asignando un nivel de ploidía a cada registro por especie. Además, se realizó una reconstrucción del nivel de ploidía ancestral mediante análisis empleando un modelo de máxima verosimilitud.

Resultados clave: *Cosmos nitidus* y *C. ramirezianus* son diploides ($2n=2x=24$) y *C. pseudoperfoliatus* es tetraploide ($2n=4x=48$). En *Cosmos* secc. *Discopoda* actualmente se conoce el número cromosómico de 20 especies, 12 son diploides ($2n=2x$), seis taxa son exclusivamente poliploides ($2n=4x$, $6x$, $8x$), cuatro son diploides y poliploides y existen dos eventos independientes de aneuploidía. La reconstrucción del nivel de ploidía ancestral permite reconocer que $x=12$ es el número cromosómico básico en la sección.

Conclusiones: Las especies de *Cosmos* secc. *Discopoda* no muestran una correlación entre los niveles de ploidía y sus rangos de distribución geográfica. En contraste, existe un aumento del nivel de ploidía de sur a norte, con una concentración de poliploides en el norte de la Sierra Madre Occidental.

Palabras clave: citogeografía, Heliantheae, poliploidía, Sierra Madre Occidental, Zona de Transición Mexicana.

ABSTRACT:

Background and Aims: *Cosmos* section *Discopoda* (Asteraceae, Coreoideae) is a model for studying polyploidy and aneuploidy. This section is monophyletic, including 24 herbaceous perennials with some polyploid species and others aneuploids. However, the chromosome numbers of some species are still unknown and their cytogeography has not been studied. Here the chromosome counts for three species are revealed and the ancestral levels of ploidy as well as geographical distributions of the different ploidy levels are compared.

Methods: Previously known chromosome counts were retrieved and chromosome counts were made from vegetative parts of three species. After designating a ploidy level to each of 810 registers, including all species and through the use of a geographic information system, their distributions were analyzed based on those ploidy levels. In addition, using a maximum likelihood model, a reconstruction of ancestral ploidy was made.

Key results: *Cosmos nitidus* and *C. ramirezianus* are diploids ($2n=2x=24$) while *C. pseudoperfoliatus* is tetraploid ($2n=4x=48$). To date, chromosome counts for the 20 species of *Cosmos* section *Discopoda* are known, of which 12 are diploids ($2n=2x$), six are exclusively polyploids ($2n=4x$, $6x$, $8x$), four are diploids and polyploids and there are two independent events of aneuploidy. The reconstruction of ancestral ploidy levels revealed that $x=12$ is the basic number of chromosomes in this section of *Cosmos*.

Conclusions: A correlation between the ploidy levels and geographical ranges of the species of *Cosmos* section *Discopoda* does not seem apparent. In contrast, there does seem to be an increase in ploidy levels from south to north, with a concentration of polyploids in the northern area of the Sierra Madre Occidental.

Key words: cytogeography, Heliantheae, Mexican Transition Zone, polyploidy, Sierra Madre Occidental.

INTRODUCCIÓN

Aunque el número cromosómico es importante en sistemática vegetal (Stace, 2000), el conocimiento al respecto es limitado. De acuerdo con Bennett (1998), se conoce el número cromosómico de 25% de las angiospermas. En contraste, ha sido ampliamente evidenciado que la poliploidía juega un papel significativo en la evolución de las angiospermas (Soltis et al., 2009; Levin, 2013), y una estimación reciente sugiere que todos sus linajes han experimentado uno o más eventos de poliploidización (Wood et al., 2009). La evolución cromosómica en la familia Asteraceae Bercht. & J. Presl ha sido estudiada y se han señalado distintos eventos de poliploidía y reducciones cromosómicas. Estos fenómenos también han sido documentados en la tribu Coreopsideae (Less.) Turner & Powell (Robinson et al., 1981; Crawford et al., 2009; Semple y Watanabe, 2009). El número cromosómico gametofítico más frecuente en Coreopsideae es $n=12-14$ y algunos autores han sugerido a estos valores como el número básico, con aneuploidías marcadas en algunos linajes (Smith, 1975; Robinson et al., 1981). Sin embargo, a partir de una hipótesis filogenética, Crawford et al. (2009) consideraron como número básico para Coreopsideae $x=16$ y una serie de tres clados aneuploides en donde el género *Coreopsis* L. resulta parafilético: Clado A (*Chrysanthellum* Rich., *Coreopsis* sección *Anathysana* Blake, *Electranthera* Mesfin Tadesse, D.J. Crawford & Pruski, *Glossocardia* Cass., *Isostigma* Less., *Henricksonia* B.L. Turner, *Heterosperma* Cav.); Clado B (*Fitchia* Hook, *Narvalina* Cass., *Oparanthus* Sherff, *Petrobium* R. Br., *Selleophytum* Urb., y Clado C (*Bidens* L., *Coreocarpus* Benth., *Coreopsis* secciones *Calliopsis* (Rchb.) Nutt., *Coreopsis*, *Eublepharis* Nutt, *Gyrophyllum* Nutt. y *Pseudoagarista* A. Gray y *Silphidium* (Torr. & A. Gray) A. Gray, *Cosmos* Cav., *Leptosyne* DC., *Thelesperma* Less.).

De acuerdo a Panero y Funk (2002) y Crawford et al. (2009), Coreopsideae incluye 24 géneros y cerca de 600 especies. Su mayor diversidad se encuentra en México, donde crecen 50% de los géneros y las especies (Castro-Castro et al., 2013). Las Coreopsideae mexicanas

concentran 85% de su diversidad en los géneros *Bidens*, *Cosmos*, *Coreopsis* y *Dahlia* Cav. *Cosmos* es un grupo monofilético y contiene 35 especies incluidas en las secciones *Cosmos*, *Discopoda* (DC.) Sherff y *Mesinenia* Sherff (Sherff, 1932; Castro-Castro et al., 2014). Con excepción de *C. peucedanifolius* Wedd., el resto de las especies crecen en México (Castro-Castro et al., 2013, 2014; Vargas-Amado et al., 2013).

Cosmos ha sido sujeto de escasos estudios citogenéticos y citogeográficos (Melchert 1990, 1990a, 2010). El análisis citogeográfico de Melchert (1968) destacó distintos eventos de poliploidía y reducciones cromosómicas. Como resultado, se ha hipotetizado que las alteraciones cromosómicas han sido significativas en la evolución y especiación de *Cosmos* (Vargas-Amado, 2013; Castro-Castro et al., 2014). *Cosmos* secc. *Discopoda* es el grupo más diverso del género, agrupa 24 especies herbáceas perennes; su número cromosómico básico es $x=12$ y es monofilético (Castro-Castro 2015; Cuadro 1). La citogeografía del grupo no ha sido estudiada. Melchert (1968) analizó 12 especies, pero no consideró algunos conteos previos a su obra. En tiempos recientes, han sido publicados conteos cromosómicos para 18 especies de la sección (Cuadro 1). Con este marco, el propósito de la presente comunicación es validar los conteos cromosómicos reportados por Castro-Castro et al. (2014) para *C. nitidus* Paray, *C. pseudoperfoliatus* Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. y *C. ramirezianus* Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr. Además, se discute sobre el nivel de ploidía ancestral y se aportan datos sobre la distribución geográfica de niveles de ploidía de la sección.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colección de material vegetal

Comprendió la recolección de semillas y plantas vivas, para realizar los conteos cromosómicos durante los años 2011-2013. Fueron preparados ejemplares de herbario de respaldo siguiendo los métodos propuestos por Sánchez-González y González (2007). El juego principal de la colección fue depositado en el herbario IBUG y fueron



Cuadro 1: Conteos cromosómicos y frecuencia de poliploides en especies de *Cosmos* Cav. sección *Discopoda* (DC.) Sherff. Número cromosómico básico $x=12$.

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	2x+2	4x	6x		
1. <i>C. atrosanguineus</i> (Hook.) A. Voss	24				Plantas cultivadas en el Instituto de Horticultura John Innes, Merton, Londres	Lawrence (1929)
2. <i>C. concolor</i> Sherff		72			México. Durango, Durango, 0.5 mi W of Hacienda Coyotes, route 40, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6038D, 6038F-G, 6038G, 6038K (IA)	Melchert (1968)
3. <i>C. deficiens</i> Melchert	24				México. Jalisco, Cuautla, road from Los Volcanes to Mascota, 9 mi NW of Los Volcanes, N. J. Carman y D. E. Giannasi 68-114 (IA, TEX)	Melchert (2010)
4. <i>C. diversifolius</i> Otto ex Knowles & Westc.	24				México. Oaxaca, Oaxaca, 13 mi N of Nochixtlán, route 190, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6195 (IA); 20 mi S of Nochixtlán, route 190, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6161 (IA); just N of La Carbonera, ca. 28 mi N of Ciudad Oaxaca, route 190, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6177 (IA); 1.5 mi N of La Carbonera, route 190, T. E. Melchert 6180 y P. D. Sorensen (IA); 17 mi NE of Ciudad Oaxaca, road to Ixtlán de Juárez, T. E. Melchert 6182 (IA); 15.5 mi NE of Ixtlán de Juárez near Llano de las Flores, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6195 (IA); 26 mi S of Nochixtlán, route 190, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6164 (IA); T. E. Melchert et al. 67-93 (TEX); N. J. Carman 68-44 (TEX)	Melchert (1968, 2010); Turner et al. (1961, 1962)
5. <i>C. jaliscensis</i> Sherff	48				México. Hidalgo, T. E. Melchert et al. 67-43 (TEX). Mexico. Distrito Federal, 6.5 mi N of Tres Marias, route 95, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6113 (IA). San Luis Potosí, T. E. Melchert et al. 67-19 A-D (TEX)	Melchert (1968, 2010)
6. <i>C. juxtalahuacensis</i> Panero & Villaseñor	26				México. Jalisco, Cuautla, N. J. Carman 68-16 (TEX)	Melchert (2010)
7. <i>C. longipetiolatus</i> Melchert	Sin datos				México. Jalisco, Cuautla, 5.5-6 mi W of Los Volcanes, road to Mascota, T. E. Melchert et al. 6381 (IA).	Melchert (1968, 2010)
8. <i>C. matfeldii</i> Sherff	Sin datos				México. Oaxaca, Juxtalahuaca, 27 km al E de Juxtalahuaca a lo largo de la carretera a San Martín Peras, J. L. Panero et al. 3506 (TEX)	Strother y Panero (2001)
9. <i>C. mcvaughii</i> Sherff	24				México. Jalisco, Cuautla, ca. 8 mi W of Los Volcanes, road to Mascota, T. E. Melchert et al. 6388, 6388C, 6388D (IA)	Melchert (1968)
10. <i>C. modestus</i> Sherff	24				México. Estado de México, T. E. Melchert et al. 67-139A, 67-139B, 67-140 (TEX)	Melchert (2010)
11. <i>C. montanus</i> Sherff	24				México. Jalisco, Cuautla, 3 mi W of Cuautla, road to Los Volcanes, T. E. Melchert et al. 6368 (IA)	Melchert (1968)
12. <i>C. nelsonii</i> B.L. Rob. & Fernald	24				México. Jalisco, N. J. Carman y D. E. Giannasi 68-119 (TEX)	Melchert (2010)
13. <i>C. nitidus</i> Paray	24				México. Estado de México, Sultepec, 1 km al SE de Sultepec, por la carretera estatal México 10 rumbo a Tototmaloya, A. Rodríguez y G. Vargas-Amado 6009 (IBUG, IEB, MEXU)	Este trabajo

Cuadro 1: Continuación.

Especie	Niveles de ploidía				Localidad	Fuentes
	2x	2x+2	4x	6x 8x 8x-4		
14. <i>C. palmeri</i> B.L. Rob.		48			México. Durango, Durango, 4 mi N of route 90, road from El Soldado to Otinapa, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6021 (IA); 4 mi W of El Soldado, route 40, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6023 (IA); 6 mi W of El Soldado, route 40, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6026 (IA); 9.5 mi W of El Soldado, intersection local road and route 40, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6028 (IA); N. J. Carman 68-19 (GH), N. J. Carman y D. E. Giannasi 68-67 (GH); T. E. Melchert et al. 6293 (GH)	Melchert (1968, 2010)
15. <i>C. peucedanifolius</i> Wedd.	24				Argentina. Jujuy, dpto. Capital, 0.5 km arriba de Yala, en Quebrada Río Yala, J. H. Hunzinker et al. 10262 (SI)	Robinson et al. (1981); Rozenblum et al. (1985); Wulff et al. (1996)
16. <i>C. pringlei</i> B.L. Rob. & Fernald		96	92		México. Chihuahua, T. E. Melchert et al. 6265 (GH). Durango, N. J. Carman y D. E. Giannasi 68-68 (TEX)	Melchert (2010)
17. <i>C. pseudoperfoliatus</i> Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr.		48			México. Jalisco, Guachinango, km 41.5 carr. Ameca-Mascota, 3.5 km al O de Guachinango, en el paraje Santa Cruz del Roble, A. Castro-Castro y A. Rodríguez 1979 (IBUG, IEB, MEXU)	Este trabajo
18. <i>C. purpureus</i> (DC.) Benth & Hook.f. ex Hemsl.	24				México. Estado de México, 34 mi SW of Toluca, ca. 10 km NE of Temascaltepec, route 130, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6223 A-B, 6223 D-F (IA).	Melchert (1968, 2010)
19. <i>C. ramirezianus</i> Art. Castro, M. Harker & Aaron Rodr.	24				México. Estado de México, 7 mi S of Tenancingo, route 55, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6126 (IA); T. E. Melchert et al. 67-149 A-B, T. E. Melchert et al. 67-150 A-B (TEX)	Este trabajo
20. <i>C. scabiosoides</i> Kunth	24				México. Jalisco, Zapopan, Calle Encino del Fraccionamiento La Herradura, 25 km al W de Guadalajara, A. Castro-Castro y L. M. Villarreal de Puga 2295 (IBUG, IEB, MEXU)	Este trabajo
21. <i>C. schaffneri</i> Sherff	24				México. Estado de México, ca. 18 mi E of Mexico City, route 190 (K 28), T. E. Melchert et al. 6147A, 6147B, 6147C, 6147D, 6147E, 6147F (IA); 27 mi SW of Toluca, route 130 to Temascaltepec, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6219 (IA). Michoacán, 6 mi W of Quiroga, route 15, T. E. Melchert et al. 6411 (IA). Morelos, T. E. Melchert et al. 67-129 (TEX). Veracruz, T. E. Melchert et al. 67-113 (TEX)	Melchert (1968, 2010)
22. <i>C. sessilis</i> Sherff			48		México. Estado de México, highway N of Valle de Bravo, junction with access road to reservoir power plant, T. E. Melchert et al. 6430 (IA). Michoacán, route 15, 2 mi E of junction with road to Uruapan, T. E. Melchert et al. 6405 (IA); 9 mi W of Ciudad Hidalgo, route 15, T. E. Melchert et al. 6425 (IA); 22 mi W of Ciudad Hidalgo, route 15, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6099 (IA)	Melchert (1968)
23. <i>C. sherffii</i> Melchert	24				México. Estado de México, 5 mi S of Texcaltitlán, road to Sultepec, T. E. Melchert et al. 6496, 6496A-B (IA); Cerro de Cuatlepec, ca. 4 km SE of Sultepec, T. E. Melchert et al. 6499 (IA)	Melchert (1968)
24. <i>C. stellatus</i> Sherff	24				México. Oaxaca, Oaxaca 30 mi S of Nochixtlán, route 190, T. E. Melchert y P. D. Sorensen 6166 (IA); 3-3.5 mi N of La Carbonera, route 190 (ca. 29 mi N of Ciudad Oaxaca), T. E. Melchert et al. 6476 (IA)	Melchert (1967)
					México. Michoacán, Aguililla, road from Apatzingan to Dos Aguas, ca. 2 mi E of Dos Aguas, N. J. Carman y D. E. Giannasi 68-123 (IA, TEX)	Melchert (1990, 2010)



distribuidos duplicados a los herbarios CIIDIR, IEB y MEXU (acrónimos Thiers 2016; Cuadro 1).

Conteos cromosómicos

Fueron colocados 10 aquenios por especie sobre papeles húmedos en cajas petri a 37 °C, durante 3-5 días. En promedio, las semillas germinaron después de una semana. Por separado, dos plantas vivas por especie fueron mantenidas en cultivo en condiciones de invernadero, con temperatura y humedad controladas y con un riego de hormonas promotoras del enraizamiento. En ambos casos, 10 puntas de raíz por especie fueron recolectadas a las 5:00, 12:00 y 17:00 horas y fijadas en 5 ml de 8-hidroxiquinoleína a 2mM, durante siete horas y a temperatura ambiente. Después, las muestras fueron fijadas en 5 ml de alcohol acético, hidrolizadas con enzimas peptídicas a 37 °C durante 1.5 horas y suspendidas en 5 ml de ácido clorhídrico. En seguida, las puntas de raíz fueron teñidas con acetorceína y se prepararon placas mediante aplastamiento y calor. Por último fueron observadas, en promedio, 50 células en profase para cada especie y se obtuvieron fotomicrografías de los campos de mejor resolución (Castañeda-Nava, 2012).

Trabajo de gabinete

La información cromosómica de las especies de *Cosmos secc. Discopoda* obtenida en el presente trabajo fue complementada con los conteos compendiados por Castro-Castro et al. (2014) y citados en el Cuadro 1, así como a partir de la consulta de las bases de datos de Watanabe (2013) y Tropicos (Tropicos, 2015).

Análisis citogeográfico

Para el análisis de la distribución geográfica de niveles de ploidía en *Cosmos secc. Discopoda*, se utilizó la base de datos geográficos con 810 registros generada por Vargas-Amado et al. (2013) y se asignó un nivel de ploidía a cada especie. Para utilizar la información, la base de datos fue convertida a un formato compatible con un SIG mediante el programa de cómputo ArcView 3.3 (ESRI, 1992-2002). En ArcView 3.3 se verificó la proyección de los puntos mediante su superposición con los mapas de límites ad-

ministrativos de los países del continente americano y las provincias fisiográficas de México (INEGI, 2001). Por último, se realizó una reconstrucción del nivel de ploidía ancestral utilizando el resultado del análisis filogenético de *Cosmos* generado por Castro-Castro (2015). La reconstrucción del estado ancestral y los cálculos de los valores de máxima verosimilitud (VML) se llevaron a cabo en el programa Mesquite v.2.75 (Maddison y Maddison, 2011), empleando el modelo Mk1 (Markov k-state one-parameter) el cual asume tasas de cambio similares entre cualquiera de los estados del carácter analizados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los conteos cromosómicos, obtenidos para *Cosmos secc. Discopoda* y los registrados con anterioridad, aparecen en el Cuadro 1. *Cosmos nitidus* y *C. ramirezianus* son diploides ($2n=2x=24$) y *C. pseudoperfoliatus* es tetraploide ($2n=4x=48$) (Fig. 1).

Citogeografía

Cosmos secc. Discopoda es citológicamente complejo y es evidente que distintos eventos de poliploidía han facilitado su diversificación. Como muestra, 42% de los taxa son poliploides. De las 20 especies de las que se conoce su número cromosómico, 12 son diploides ($2n=2x$), seis taxa son exclusivamente poliploides ($2n=4x$, $6x$, $8x$) y cuatro son diploides y poliploides (Cuadro 1). Además, es posible hipotetizar sobre dos eventos independientes de aneuploidía en poblaciones de *C. pringlei* B.L. Rob & Fernald y *C. juxtlahuacensis* Panero & Villaseñor. En el primero, su condición normal es $2n=8x=96$, pero existen poblaciones que pueden corresponder a poblaciones poliploides aneuploides, donde $2n=8x=92$ ($2n=8x-4=92$). En cambio, en *C. juxtlahuacensis*, pueden considerarse poblaciones diploides aneuploides con $2n=2x=26$ ($2n=2x=24+2$).

Numerosos autores han señalado que la aneuploidía juega un papel importante en la evolución y progresión cromosómica de las plantas. Tal proceso ha sido propuesto ser efectivo en la especiación del género *Mikania* Willd. (Ruas y Aguiar-Perecin, 1997). También, Federico et al. (1996) y Peirson et al. (2013) demostraron que



Figura 1: Cromosomas en metafase mitótica para tres especies de *Cosmos* Cav. sección *Discopoda* (DC.) Sherff. Escala=5 μ m. A. *Cosmos nitidus* Paray (2n=2x=24); B. *Cosmos pseudoperfoliatus* Art. Castro, Harker & Aarón Rodr. (2n=4x=48); C. *Cosmos ramirezianus* Art. Castro, Harker & Aarón Rodr. (2n=2x=24).

la aneuploidía, poliploidía y los rearrreglos estructurales a nivel cromosómico han sido determinantes para la evolución de las especies sudamericanas y norteamericanas de los géneros *Stevia* Cav. y *Solidago* L., respectivamente. Así mismo, Malallah et al. (2001) encontraron en diferentes poblaciones de *Picris babylonica* Hand.-Mazz. una amplia serie cromosómica aneuploide que fue relacionada con una variación en el desarrollo de capítulos homocárpicos o heterocárpicos. La aneuploidía en *Cosmos* es un área de oportunidad en la investigación y su examen a fondo podría revelar procesos evolutivos importantes en el género.

Las especies de la sección también son diversas en su morfología. Los límites específicos no son claros y en ocasiones existe una variación clinal. Esta observación también existe cuando se analiza la distribución geográfica y los niveles de ploidía. Un ejemplo es el complejo de especies integrado por *Cosmos palmeri* B.L. Rob. y *C. pringlei* (Castro-Castro et al., 2013). *Cosmos pringlei* se desarrolla con mayor frecuencia en el norte de la Sierra Madre Occidental; ahí las poblaciones analizadas por Melchert (2010) son octoploides (Cuadro 1; Fig. 1). Por su parte, *C. palmeri* mantiene una distribución más amplia, comparte espacios con *C. pringlei*, se extiende hacia el sur del mismo sistema de montañas y sus poblaciones son tetraploides (Cuadro 1; Fig. 1).

La poliploidía es un proceso evolutivo importante que produce variación genética y facilita la colonización de nuevos y diferentes hábitats (Soltis et al., 2009; Wood et al., 2009). Como consecuencia, se espera que los poliploides tengan una distribución geográfica más amplia en comparación con sus congéneres diploides (Grant, 1989). En *Cosmos* sección *Discopoda*, las observaciones en este sentido son contrastantes. En la sección, 10 especies diploides tienen una distribución geográfica restringida (*C. deficiens* (Sherff) Melchert, *C. juxtlahuacensis*, *C. mcvaughii* Sherff, *C. modestus* Sherff, *C. nitidus*, *C. ramirezianus*, *C. schaffneri* Sherff, *C. sessilis* Sherff, *C. sherffii* Melchert y *C. stellatus* Sherff). *Cosmos peucedanifolius*, aunque también es diploide, tiene una amplia distribución que se extiende a través de Los Andes en Argentina, Bolivia y Perú. *Cosmos diversifolius* Otto ex Knowles & Westc. y *C. scabiosoides* Kunth tienen poblaciones diploides y tetraploides con una distribución geográfica amplia en México y Guatemala (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1). Ambos taxones ocupan rangos elevacionales amplios sobre hábitats diversos.

Por el contrario, *Cosmos purpureus* (DC.) Benth. & Hook.f. ex Hemsl. tiene un rango geográfico reducido aunque sus poblaciones pueden ser diploides y tetraploides. *Cosmos atosanguineus* (Hook.f.) Voss, *C. montanus* Sherff, *C. nelsonii* B.L. Rob. & Fernald y *C. pseudoperfoliatus* son tetraploides y microendémicos con rangos



elevacionales estrechos y con requerimientos de hábitat particulares. *Cosmos jaliscensis* Sherff agrupa poblaciones tetraploides y hexaploides. Sin embargo, es una especie endémica del oeste de Jalisco. Otro caso interesante es *C. concolor* Sherff, un hexaploide endémico del sur de la Sierra Madre Occidental. Por último, se tiene *C. pringlei*, un octoploide restringido a la Sierra Madre Occidental (Vargas-Amado et al., 2013; Cuadro 1). En conclusión, en *Cosmos* secc. *Discopoda* no existe relación entre los niveles de ploidía y sus rangos de distribución geográfica. El estudio de la evolución cromosómica en esta sección requiere de más conteos y su asociación a una hipótesis filogenética. También es necesario analizar el proceso de hibridación.

La variación cromosómica en *Cosmos* secc. *Discopoda* implica distintos procesos. En ésta sección se distinguen dos grupos de especies morfológicamente similares y poliploides. El primer grupo está representado por los tetraploides *Cosmos atrosanguineus*, *C. montanus* y *C. palmeri* ($2n=4x=48$). En este mismo complejo, en *C. jaliscensis* hay poblaciones tetraploides y hexaploides ($2n=4x=48$; $2n=6x=72$). De forma análoga, *C. purpureus* y *C. scabiosoides* tienen poblaciones diploides y tetraploides ($2n=2x=24$; $2n=4x=48$). Así mismo, en *C. pringlei* la poliploidía y la aneuploidía explican su variación cromosómica. En esta especie se han registrado dos tipos de poblaciones octoploides. En la primera $2n=8x=96$ pero la segunda requiere una modificación a la serie poliploide pues $2n=8x-4=92$, fenómeno denominado como reducción de la poliploidía (Grant, 1989; Cuadro 1). En morfología, este primer grupo es diferente a un segundo complejo de especies, en su mayoría diploides y formado por *C. deficiens*, *C. mcvaughii*, *C. modestus*, *C. nitidus*, *C. peucedanifolius*, *C. ramirezianus*, *C. schaffnerii*, *C. sessilis*, *C. sherffii* y *C. stellatus* ($2n=2x=24$; Cuadro 1). En este grupo, una excepción es *C. diversifolius* que tiene poblaciones diploides y tetraploides.

Lo antes discutido se puede evaluar en un contexto filogenético. El origen común de las especies con igual nivel de ploidía constituye una hipótesis. Por el contrario, la poliploidía puede ser el resultado de eventos independien-

tes. Los resultados de la reconstrucción del nivel de ploidía ancestral en *Cosmos* secc. *Discopoda* muestran que $n=12$ ($VML=0.87$) y los taxa poliploides no se agrupan en un solo clado (Fig. 3). En consecuencia, el análisis sugiere un origen independiente de los taxa poliploides. Esta hipótesis se apoya con los hallazgos de Reberning et al. (2010), Artyukova et al. (2011) y Peirson et al. (2013) para las series poliploides no monofiléticas de los géneros *Melampodium* L., *Oxytropis* DC. y *Solidago* L., respectivamente. Las series de duplicación cromosómica han ocurrido en cinco eventos distintos, que representan clados diferentes en la filogenia de *Cosmos* secc. *Discopoda*. Por otro lado, en esta sección existe una variación clinal en los niveles de ploidía a lo largo de su amplitud geográfica. Los valores aumentan de sur a norte y es notable la concentración de poliploides a lo largo de la Sierra Madre Occidental (Fig. 2).

Por último, en *Cosmos* existe una correlación entre hábitos de crecimiento y números cromosómicos. Las especies perennes tienen niveles de ploidía más elevados que las anuales (Cuadro 1; Fig. 3). Por ejemplo, 78% de las especies sufrútices de *Cosmos* sección *Mesinenia* son poliploides. Aún más, cuando se comparan las herbáceas perennes y las anuales, la tendencia a la poliploidía es mayor en las perennes (Cuadro 1; Fig. 3). Este hecho concuerda con lo observado en los géneros *Helianthus* L., *Zea* L. y *Sorghum* Moench (Müntzing, 1936) y en 220 géneros de eudicotiledóneas (Stebbins, 1938).

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

ACC y AR concibieron y diseñaron el estudio. ACC, GVA, GML, JCN y MH realizaron los análisis y aportaron en la adquisición de datos. ACC, AR y MH escribieron el documento. Todos los autores aportaron a las discusiones, revisiones y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyectos 229039 y 80200), el Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales de la Universidad de Guadalajara (beca V/2010/316) y la organización Idea Wild.

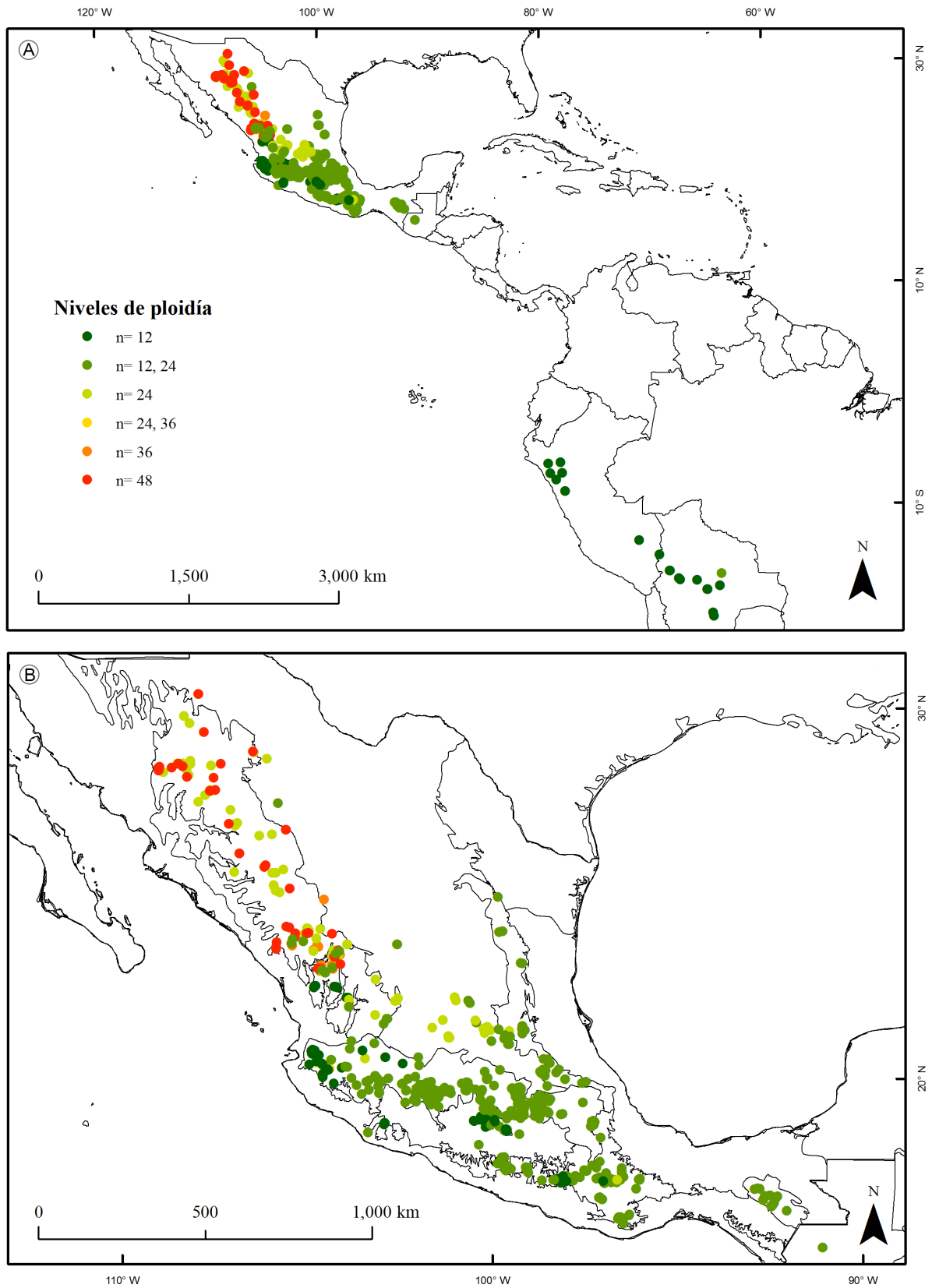


Figura 2: Distribución geográfica de niveles de ploidía para las especies de *Cosmos* Cav. sección *Discopoda* (DC.) Sherff.

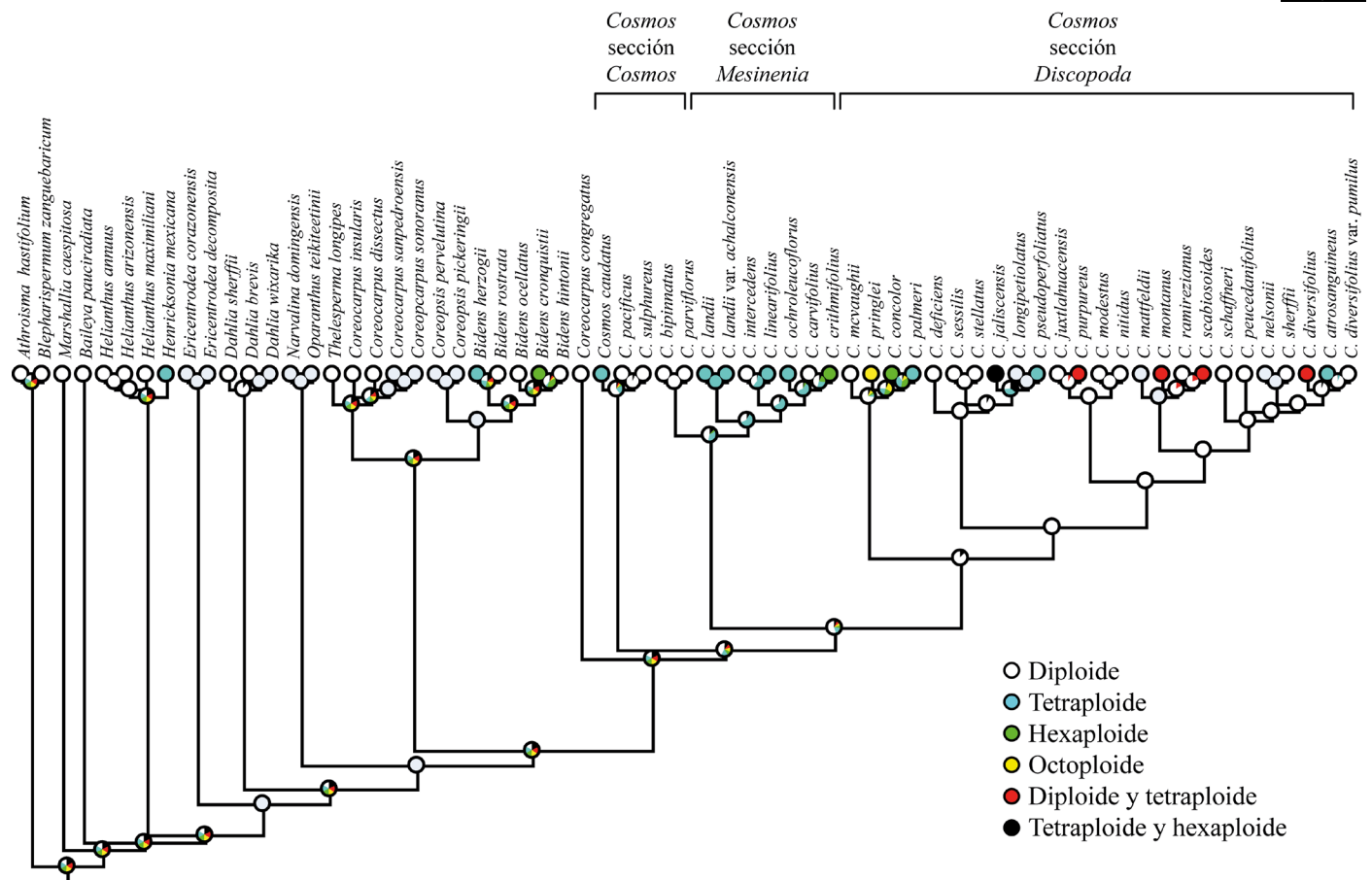


Figura 3: Reconstrucción del nivel de ploidía ancestral en *Cosmos* Cav. (Asteraceae, Coreopsidae). Los colores contenidos en los círculos de cada nodo representan proporciones de los valores de verosimilitud para cada nivel de ploidía (modificado de Castro-Castro, 2015).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio también fue posible gracias a la generosidad de los colectores botánicos que laboran en los herbarios CIIDIR, IBUG e IEB. Agradecemos al equipo de trabajo de InSighnia Buró Creativo por su ayuda en la edición de gráficos.

LITERATURA CITADA

Artyukova, E. V., M. M. Kozyrenko, A. B. Kholina y Y. N. Zhuravlev. 2011. High chloroplast haplotype diversity in the endemic legume *Oxytropis chankaensis* may result from independent polyploidization events. *Genetica* 139: 221-232. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10709-010-9539-8>

Bennett, M. D. 1998. Plant genome values: how much do we know? *Proceedings of the National Academy of Scienc-*

es of the United States of America 95: 2011-2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.95.5.2011>

Castañeda-Nava, J. J. 2012. Análisis citogenético y estomático para determinar los niveles de ploidía en camote de cerro (*Dioscorea* spp.). Tesis de maestría. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 70 pp.

Castro-Castro, A. 2015. Filogenia y evolución del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreopsidae). Tesis de doctorado. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 261 pp.

Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2013. Two new species of *Cosmos* section *Discopoda* (Coreopsidae: Asteraceae) from Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 146: 35-49. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.146.2.1>

- Castro-Castro, A., M. Harker, G. Vargas-Amado y A. Rodríguez. 2014. Análisis macromorfológico y citogenético del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae), con una clave para su identificación. *Botanical Sciences* 92: 363-388. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.111>
- Crawford, D. J., M. Tadesse, M. E. Mort, R. T. Kimball y C. P. Randle. 2009. Coreopsidae. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy. Vienna, Austria. Pp. 713-730.
- ESRI. 1992-2002. ArcView 3.3. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands. California, USA.
- Frederico, A. P., P. M. Ruas, M. A. Marin-Morales, C. F. Ruas y J. N. Nakajima. 1996. Chromosome studies in some *Stevia* Cav. (Compositae) species from Southern Brazil. *Brazilian Journal of Genetics* 19: 605-609. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84551996000400013>
- Grant, V. 1989. *Especiación vegetal*. Limusa. México, D.F., México. 511 pp.
- INEGI. 2001. Conjunto de Datos Vectoriales Fisiográficos. Continuo Nacional. Escala 1:1,000,000. Serie I. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- Lawrence, W. J. C. 1929. The genetic and cytology of *Dahlia* species. *Journal of Genetics* 21: 125-159. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02984203>
- Levin, D. A. 2013. The timetable for allopolyploidy in flowering plants. *Annals of Botany* 112: 1201-1208. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mct194>
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 2.75. <http://mesquiteproject.org>
- Malallah, G. A., T. A. Attia y M. Masood. 2001. Aneuploidy in wild *Picris babylonica* (Asteraceae) in Kuwait. *Cytologia* 66: 241-246. DOI: <http://dx.doi.org/10.1508/cytologia.66.241>
- Melchert, T. E. 1967. Systematic studies in the Coreopsidinae (Compositae): new *Cosmos* from Mexico. *Sida* 3: 170-176.
- Melchert, T. E. 1968. Systematic studies in the Coreopsidinae: cytotaxonomy of Mexican and Guatemalan *Cosmos*. *American Journal of Botany* 55: 345-353. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2440421>
- Melchert, T. E. 1990. New species, names and combinations in Mexican *Bidens* (Asteraceae: Coreopsidae). *Phytologia* 68: 20-31.
- Melchert, T. E. 1990a. New names and combinations in *Cosmos* (Asteraceae, Coreopsidae). *Phytologia* 69: 189-199. DOI: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.part.17998>
- Melchert, T. E. 2010. Chromosome counts of *Bidens*, *Cosmos* and *Thelesperma* species (Asteraceae, Coreopsidinae). *Phytologia* 92: 312-333.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1601-5223.1936.tb03204.x>
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922. DOI: <http://dx.doi:10.1016/j.ympev.2008.02.011>
- Peirson, J. A., C. W. Dick y A. A. Reznicek. 2013. Phylogeography and polyploid evolution of North American goldenrods (*Solidago* subsect. *Humiles*, Asteraceae). *Journal of Biogeography* 40: 1887-1898. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12136>
- Rebernick, C. A., H. Weiss-Schneeweiss, G. M. Schneeweiss, P. Schonswetter, R. Obermayer, J. L. Villaseñor y T. F. Stuessy. 2010. Quaternary range dynamics and polyploid evolution in an arid brushland plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 594-606. DOI: <http://dx.doi:10.1016/j.ympev.2009.10.010>
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King y J. F. Weedin. 1981. Chromosome numbers in Compositae, XII: Helianthae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28. DOI: <http://dx.doi:10.5479/si.0081024X.52>
- Rozenblum, E., C. E. Waisman y J. H. Hunziker. 1985. Estudios cariológicos en Compositae II. *Darwiniana* 26: 15-25.
- Ruas, C. F. y M. R. L. Aguiar-Perecin. 1997. Chromosome evolution in the genus *Mikania* (Compositae). *American Journal of Botany* 84: 1156-1163. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572000000400042>



- Sánchez-González A. y L. M. González. 2007. Técnicas de recolecta de plantas y herborización. In: Contreras-Ramos, A., C. Cuevas-Cardona, I. Goyenechea y U. Iturbide (eds.). La Sistemática, Base del Conocimiento de la Biodiversidad. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, México. Pp. 123-133.
- Semple, J. C. y K. Watanabe. 2009. A review of chromosome numbers in Asteraceae with hypotheses on chromosomal base number evolution. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. Stuessy y R. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association of Plant Taxonomy. Viena, Austria. Pp. 61-72.
- Sherff, E. E. 1932. Revision of genus *Cosmos*. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 8: 401-447. DOI: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.2630>
- Smith, E. B. 1975. The chromosome numbers of North American *Coreopsis* with phyletic interpretations. Botanical Gazette 136: 78-86. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/336785>
- Soltis, D. E., V. A. Albert, J. Leebens-Mack, C. Bell, A. H. Paterson, C. Zheng, D. Sankoff, C. W. DePamphilis, P. Kerr Wall y P. Soltis. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. American Journal of Botany 96: 336-348. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800079>
- Stace, C. A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. Taxon 49: 451-477. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/1224344>
- Stebbins, G. L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. American Journal of Botany 25: 189-198. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2436589>
- Strother, J. L. y J. L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. American Journal of Botany 88: 499-502. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2657115>
- Thiers, B. 2016. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Tropicos 2015. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org>
- Turner, B. L., J. H. Beaman y F. L. Rock. 1961. Chromosome numbers in the Compositae V. Mexican and Guatemalan species. Rhodora 63: 121-129.
- Turner B. L., A. M. Powel y R. M. King. 1962. Chromosome number in the Compositae. VI. Additional Mexican and Guatemalan species. Rhodora 64: 251-271.
- Vargas-Amado, G. 2013. Biogeografía del género *Cosmos* (Asteraceae, Coreoideae). Tesis de doctorado. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 161 pp.
- Vargas-Amado, G., A. Castro-Castro, M. Harker, J. L. Villaseñor, E. Ortiz y A. Rodríguez. 2013. Distribución geográfica y riqueza del género *Cosmos* (Asteraceae: Coreoideae). Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 536-555. DOI: <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31481>
- Watanabe, K. 2013. Index to Chromosome Numbers in Asteraceae. <http://www.lib.kobe-u.ac.jp/infolib/meta_pub/G0000003asteraceae_e>
- Wood, T. E., N. Takebayashi, M. S. Barker, I. Mayrose, P. B. Greenspoon y L. H. Rieseberg. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106: 13875-13879. DOI: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0811575106>
- Wulff, A. F., J. H. Hunziker y A. Escobar. 1996. Estudios cariológicos en Compositae VII. Darwiniana 34: 213-231. DOI: <http://dx.doi.org/10.14522/darwiniana.2014.341-4.414>