

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 48 (1993)

Heft: 1

Artikel: Relaciones genómicas entre seis especies de Turnera (Serie
Canaligerae) del Paraguay

Autor: Fernández, Aveliano / Arbo, María M.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879658>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 29.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Relaciones genómicas entre seis especies de *Turnera* (Serie Canaligerae) del Paraguay

VELIANO FERNÁNDEZ
&
MARIA M. ARBO

ABSTRACT

FERNÁNDEZ, A. & M. M. ARBO (1993). Genomical relationships between six species of *Turnera* (Series Canaligerae) from Paraguay. *Candollea* 48: 305-318. In Spanish, English and Spanish abstracts.

A controlled crossing program was undertaken among the six species of *Turnera* (series *Canaligerae*) from Paraguay: *T. grandiflora*, *T. krapovickasii* and *T. concinna*, $2n = 2x 10$; *T. grandidentata*, $2n = 4x = 20$; *T. orientalis*, $2n = 6x = 30$ and *T. aurelio*, $2n = 8x = 40$. Viable hybrids were obtained in all the crossings, except in the case of *T. grandiflora* which was successful only with *T. aurelio*. The hybrids were studied cytologically to determine their genomic relationships. Meiosis was very irregular in all the hybrids, with numerous laggards and some bridges, except in *T. aurelio* × *T. orientalis* which showed only one configuration, 5 I + 15 II. This finding is indicating that *T. orientalis* is a possible progenitor of *T. aurelio*. The color of the flowers of *T. grandiflora* and *T. aurelio* suggests that the former species could have been the diploid ancestor of the latter, but the meiotic behavior of the hybrid among these species does not support this theory. This hybrid showed the highest possible number of univalents (25 I) in 34.6% of the PMC and the lowest mean of bivalents (1.3). *T. concinna* is the other diploid species which shares the geographic area of *T. aurelio*, but the hybrid *T. orientalis* × *T. concinna*, with yellow flowers, is quite different to *T. aurelio*. In previous papers the genomic formulas A^kA^k , A^cA^c and $A^gA^gA^rA^r$ were proposed for *T. krapovickasii*, *T. concinna* and *T. grandidentata* respectively. Based on these and actual findings, the genomic formulas C^gC^g , $A^oA^oB^oB^o$ and A^aA^a , $A^oA^oB^oB^o$ are proposed for *T. grandiflora*, *T. orientalis* and *T. aurelio*, respectively. The associations and configurations found in all the hybrids support the genomic formulas proposed in the present paper. Information obtained concerning genome relationships of these species support their taxonomic position.

RESUMEN

FERNÁNDEZ, A. & M. M. ARBO (1993). Relaciones genómicas entre seis especies de *Turnera* (Serie Canaligerae) del Paraguay. *Candollea* 48: 305-318. En español, resúmenes en inglés y en español.

Se llevó a cabo un programa de cruzamientos controlados entre las seis especies de *Turnera* (serie *Canaligerae*) de Paraguay: *T. grandiflora*, *T. krapovickasii* y *T. concinna*, $2n = 2x 10$; *T. grandidentata*, $2n = 4x = 20$; *T. orientalis*, $2n = 6x = 30$ y *T. aurelio*, $2n = 8x = 40$. Se obtuvieron híbridos viables en todos los cruzamientos, excepto en el caso de *T. grandiflora* que solamente dio uno con *T. aurelio*. Los híbridos fueron estudiados citológicamente para determinar sus relaciones genómicas. La meiosis fue muy irregular en todos los híbridos, con numerosos rezagados y algunos puentes, excepto en *T. aurelio* × *T. orientalis* que presentó solamente una configuración, 5 I + 15 II. Este hallazgo está indicando que *T. orientalis* es posiblemente uno de los progenitores de *T. aurelio*. El color de las flores de *T. grandiflora* y *T. aurelio* sugiere que la primera especie podría ser el ancestro diploide de la última, pero el comportamiento meiótico del híbrido entre ambas no sustenta esta teoría. Dicho híbrido mostró el número máximo posible de univalentes (25 I) en 34.6% de las CMP y el promedio más bajo de bivalentes (1.3). *T. concinna* es la otra especie diploide que comparte el área geográfica de *T. aurelio*, pero el híbrido *T. orientalis* × *T. concinna*, con flores amarillas, es bastante diferente a *T. aurelio*. En trabajos previos se propusieron las fórmulas genómicas A^kA^k ,

$A^c A^c$ y $A^g A^g A^r A^r$ para *T. krapovickasii*, *T. concinna* y *T. grandidentata* respectivamente. Teniendo en cuenta dichas fórmulas y los hallazgos actuales, se proponen las siguientes fórmulas genómicas $C^g C^g$, $A^o A^o B B B^o B^o$ y $A^a A^a A^o B B B^o B^o$ para *T. grandiflora*, *T. orientalis* y *T. aurelio*, respectivamente. Las asociaciones y configuraciones halladas en los híbridos estudiados sustentan las fórmulas genómicas propuestas. La información obtenida sobre las relaciones genómicas de las especies utilizadas sustentan su posición taxonómica.

KEY WORDS: Hybrids — Meiosis — Segmental allopolyploid — Homologous chromosomes — Configuration — Genomic formula — Pollen — Fertility — *Turnera ulmifolia*.

Introducción

La familia *Turneraceae* cuenta con 10 géneros y aproximadamente 200 especies. El género *Turnera* es el más numeroso con alrededor de 100 especies americanas, agrupadas en nueve series. Se estudiaron representantes de seis series, encontrándose tres números básicos, $x = 5$ (serie *Canaligerae*), $x = 7$ el más frecuente, en las series: *Salicifoliae*, *Stenodictyae*, *Leiocarpae* y *Microphyllae* y $x = 13$ en la serie *Papilliferae* (FERNÁNDEZ, 1987). En Paraguay crecen seis especies de la serie *Canaligerae*, tres con $2n = 2x$ (*T. krapovickasii*, *T. concinna* y *T. grandiflora*), una con $2n = 4x$ (*T. grandidentata*), una con $2n = 6x$ (*T. orientalis*) y una con $2n = 8x$ (*T. aurelio*) (FERNÁNDEZ, 1987).

Se han estudiado las relaciones genómicas entre cuatro especies diploides de flores amarillas, entre las que figuran dos especies del Paraguay, *T. krapovickasii* y *T. concinna*, con genomas homeólogos (FERNÁNDEZ & ARBO, 1989). Más recientemente se estudiaron híbridos entre *T. krapovickasii* y *T. grandidentata* (FERNÁNDEZ & ARBO, 1990). En esta contribución se analizan las relaciones genómicas entre éstas y las demás especies paraguayas de *Turnera*, serie *Canaligerae* y se discute el comportamiento meiótico de las especies aloploidales.

Material y métodos

Se enumeran a continuación las accesiones utilizadas como progenitoras y los híbridos estudiados, cuyos testigos se conservan en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

T. concinna: Paraguay, San Pedro, ca. Col. Guayaibi, Vanni 213.

T. krapovickasii: Argentina, Jujuy, Río Negro, Ahumada 4549.

T. grandiflora: Argentina, Corrientes, Paso de la Patria, Fernández 366.

T. grandidentata: Paraguay, Central, Itá Enramada, Arbo 1674; Paraguay, Cordillera, col. Tobaty, Schinini 23981.

T. orientalis: Argentina, Corrientes, Arbo 1538.

T. aurelio: Paraguay, Cordillera, río Salado, Schinini 22603; cultivado en Corrientes, proc. de Paraguay, río Salado, Schinini 23860; Paraguay, Cordillera, río Salado, Arbo 2615.

T. concinna × *T. krapovickasii* $2n = 10$, Arbo & Fernández 2741 (213 × 4549).

T. concinna × *T. grandidentata* $2n = 15$, Arbo & Fernández 2739 (213 × 23981).

T. grandidentata × *T. concinna* $2n = 15$, Arbo & Fernández 2767 (1674 × 213); Arbo & Fernández 2747 (23981 × 213).

T. grandidentata × *T. krapovickasii* $2n = 15$, Arbo & Fernández 2726 (1674 × 4549).

T. orientalis × *T. concinna* $2n = 20$, Arbo & Fernández 2742 (1538 × 213).

T. orientalis × *T. krapovickasii* $2n = 20$, Fernández 379 y 380 (1538 × 4549).

- T. orientalis* × *T. grandidentata* 2n = 25, Arbo 2570 (1538 × 1674).
- T. concinna* × *T. aurelooi* 2n = 25, Arbo & Fernández 2779 (213 × 2615).
- T. aurelooi* × *T. krapovikasii* 2n = 25, Arbo 2587 (22603 × 4549).
- T. aurelooi* × *T. grandiflora* 2n = 25, Arbo & Fernández 2551 (22603 × 366).
- T. aurelooi* × *T. grandidentata* 2n = 30, Fernández & Arbo 376 (22603 × 1674).
- T. aurelooi* × *T. orientalis* 2n = 35, Fernández & Arbo 377 (22603 × 1538).
- T. orientalis* × *T. aurelooi* 2n = 35, Fernández & Arbo 375 (1538 × 23860).

El procedimiento usado para las hibridaciones incluye los siguientes pasos: castración de las flores de las plantas madres, polinización con las anteras de la planta seleccionada como padre, marcación de la flor madre indicando en la etiqueta el progenitor masculino. Las semillas obtenidas se sembraron en macetas individuales; los híbridos se trasplantaron después de desarrollarse el primer par de hojas.

Las preparaciones para estudio de meiosis se hicieron fijando los botones florales con cinco partes de etanol absoluto y una de ácido láctico (FERNÁNDEZ, 1973) y coloreando con la técnica de Feulgen. Para mitosis se siguió el mismo procedimiento, previo pretratamiento de las raíces con 8-hidroxiquinoleína 0.002M durante 3 horas a temperatura de laboratorio. Para estimar el porcentaje de fertilidad de polen se usó la técnica de coloración con carmín-glicerina, contando no menos de 300 granos por flor. El tamaño de los mismos se determinó midiendo no menos de 100 granos coloreados.

Resultados

Morfología y polen de progenitores e híbridos

Los caracteres diagnósticos de *T. concinna*, *T. krapovickasii*, *T. grandiflora* y *T. grandidentata*, así como los híbridos entre dichas especies, fueron descriptos en trabajos previos (FERNÁNDEZ & ARBO, 1989 y 1990). Cabe recordar que *T. grandiflora* es la única especie de este grupo con anteras amarillas, y polen con retículo de mallas muy amplias, con numerosas báculas libres en su interior.

T. orientalis es un arbusto con follaje verde, con pelos simples largos, cuya densidad es variable. Sus flores son homostilas, de 20-45 mm de diámetro, amarillas a excepción de las anteras y polen que son anaranjados; los estigmas tienen 6-12 ramas. El polen mide 62 µm en promedio (Tabla 2), es reticulado, con aréolas pequeñas y escasas báculas libres; la fertilidad promedio es de 96% (Tabla 1). En el grupo, es la especie con antesis más tardía, sus flores se abren alrededor del mediodía. Las plantas son autocompatibles.

T. aurelooi es un arbusto con follaje verde oscuro, de haz lustrosa. Sus flores tienen 25-55 mm de diámetro; los pétalos, de color marfil, presentan en la base una mancha morada cuyo borde superior es nítido, dentado. Todos los individuos cultivados fueron autocompatibles, con flores aparentemente longistilas. Los filamentos estaminales son amarillos y las anteras y el polen son anaranjados. Los granos de polen miden en promedio 66.32 µm, son reticulados, con aréolas pequeñas y aparentemente sin báculas libres; la fertilidad promedio es de 96%. Los estigmas, de unas 12 ramas, son marcadamente exsertos, igual que las anteras. El horario de antesis antecede al de *T. orientalis*.

Los híbridos entre *T. concinna* y *T. grandidentata* tienen aspecto vegetativo variable, parecido a uno u otro progenitor; presentan flores de 30-40 mm de diámetro, de pétalos amarillos con mancha basal. El aspecto de la mancha varía en los distintos individuos, en dos de ellos (2739 y 2767) se nota la influencia de *T. concinna* en que la mancha parece destenida, mientras en el tercero (2747) es similar a la de *T. grandidentata*. En flores brevistilas el tamaño promedio del polen es de 80.31 µm; en flores longistilas de 74 µm; la fertilidad promedio es de 4.61%.

<i>Progenitor o híbridos</i>	<i>2n</i>	<i>Promedio</i>	<i>Mínimo</i>	<i>Máximo</i>	<i>Nº granos</i>
<i>T. orientalis</i>	30	96	89.75	99	1534
<i>T. aurelioii</i>	40	96.59	94.4	98.9	4330
<i>T. grandidentata</i> × <i>T. concinna</i> ..	15	4.61	0.75	10.14	4002
<i>T. orientalis</i> × <i>T. concinna</i>	20	0.37	0	0.75	895
<i>T. orientalis</i> × <i>T. krapovickasii</i> ..	20	0.99	0.27	2.5	2676
<i>T. orientalis</i> × <i>T. grandidentata</i> ..	25	2.3	0.34	5.5	4039
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. grandiflora</i>	25	2.83	2.17	3.5	1020
<i>T. concinna</i> × <i>T. aurelioii</i>	25	0.87	0.38	1.58	2091
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. krapovickasii</i>	25	4.74	0.92	6.29	2490
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. grandidentata</i> ...	30	21.6	14.48	36.6	3717
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. orientalis</i>	35	13.79	4.42	33.59	3242

Tabla 1. — Porcentajes de fertilidad de polen en plantas progenitoras e híbridos.

<i>Progenitor o híbridos</i>	<i>2n</i>	<i>L/B</i>	<i>Promedio ± ES</i>	<i>Min.</i>	<i>Máx.</i>	<i>Nº granos</i>
<i>T. orientalis</i> (1538)	30	H	62.14 ± 0.27	51	69	102
<i>T. aurelioii</i> (23860)	40	L	66.74 ± 0.25	57	72	101
(2615)	40	L	65.97 ± 0.27	57	72	101
<i>T. grandidentata</i> × <i>T. concinna</i> (2747)	15	B	80.31 ± 1.27	54	111	101
<i>T. concinna</i> × <i>T. grandidentata</i> ..	15	L	73.99 ± 1.4	48	105	125
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. grandiflora</i>	25	L	89.53 ± 2.22	72	99	13
<i>T. concinna</i> × <i>T. aurelioii</i>	25	L	69.29 ± 1.04	51	99	101
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. krapovickasii</i>	25	B	79.6 ± 2.15	57	123	43
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. grandidentata</i> ...	30	L	66.58 ± 0.7	54	96	93
<i>T. aurelioii</i> × <i>T. orientalis</i>	35	L	73 ± 0.71	57	102	119
<i>T. orientalis</i> × <i>T. aurelioii</i>	35	H	74.23 ± 1.42	60	96	39

Tabla 2. — Tamaño promedio ± E.S. de los granos de polen coloreados de progenitores e híbridos.

T. orientalis × *T. concinna* presenta follaje similar a *T. concinna*, las flores, de 30-35 mm de diámetro, son amarillas, y su horario de antesis es tardío, como en *T. orientalis*. Androceo y gineceo presentan prácticamente la misma longitud; la fertilidad promedio del polen es bajísima, de 0.37%.

T. orientalis × *T. krapovickasii*. Se obtuvieron dos híbridos, uno con flores totalmente amarillas, con androceo y gineceo de la misma longitud (380) y otro con flores brevistilas de pétalos con mancha basal morada (379). El diámetro aproximado de las flores es de 30 mm. La fertilidad promedio del polen es de 0.99%.

T. orientalis × *T. grandidentata* presenta flores brevistilas de alrededor de 30 mm de diámetro con pétalos amarillos con mancha basal morada de borde nítido, igual que *T. grandidentata*. El polen mide en promedio 55 µm, y la fertilidad promedio es de 2.3%.

T. aurelio × *T. grandiflora* presenta flores longistilas de 40 mm de diámetro, con pétalos si bien marfilinos, de tono más pálido, más blanquecino; la mancha basal presenta bordes bien definidos, y las anteras son exsertas, de color anaranjado, como en *T. aurelio*. El polen, bastante más grande que en los progenitores, mide en promedio 89.53 µm y el retículo es similar al de *T. grandiflora*, de aréolas muy amplias con numerosas báculas libres en su interior; la fertilidad promedio es baja, 2.83%.

T. concinna × *T. aurelio* tiene flores de 40-45 mm de diámetro, con pétalos de color marfil. La intervención de *T. concinna* se muestra en el aspecto de la mancha basal de los pétalos, de color más pálido, grisáceo, determinado por la presencia de diminutos puntos oscuros y con un tinte amarillento en el borde superior. Las flores son marcadamente longistilas, sin embargo las anteras son exsertas; el tamaño promedio del polen es 69.29 µm, y su fertilidad es muy baja, 0.87%.

T. aurelio × *T. krapovickasii* presenta hojas variegadas y flores brevistilas de 45 mm de diámetro; los pétalos de color marfil, con tinte amarillento en la base y en el ápice; la mancha basal es de color morado. El tamaño medio del polen es 79.6 µm y la fertilidad promedio es un poco más alta, 4.74%.

T. aurelio × *T. grandidentata* presenta el aspecto vegetativo de la planta madre; las flores, longistilas, tienen pétalos color marfil con mácula basal morada, igual que ambos progenitores; las anteras son exsertas como en *T. aurelio*. El polen mide en promedio 66.58 µm, y la fertilidad media es 21.6%.

Los dos híbridos entre *T. aurelio* y *T. orientalis* son individuos robustos, con ramas seriales desarrolladas desde los primeros nudos; las flores tienen 40-45 mm de diámetro, los pétalos son cremosos con mancha basal violácea. Una de las plantas (377) presenta flores longistilas con variación en el color, algunas tienen pétalos amarillentos, y en ese caso la mancha tiene un tinte más pálido. La otra (375) presenta flores con gineceo igual o hasta 2 mm más largo que el androceo. El tamaño medio de los granos de polen es 73.61 µm, y la fertilidad promedio es de 13.79%.

Los granos de polen de *Turnera* son tricolporados, pero muchos híbridos presentan, entre los granos coloreados (presumiblemente fértiles), formas atípicas con cuatro o más aberturas. Entre los granos estériles se hallan variaciones aún mayores, y son frecuentes los granos dobles, triples, o asociados en tétrades o grupos más numerosos.

La única especie homostila utilizada fue *T. orientalis*. Entre los híbridos obtenidos con esta especie, la mitad presentaba flores con androceo y gineceo de igual longitud, y los restantes eran decididamente longistilos o brevistilos.

En los híbridos de *T. grandidentata* con especies de flores amarillas, el color amarillo es dominante, en cambio en los híbridos de *T. aurelio* domina el color marfil.

Citología

Los progenitores presentaron meiosis regular en todas las CMP analizadas, las especies diploides (*T. concinna*, *T. krapovickasii* y *T. grandiflora*), $2n = 2x = 10$ con 5 II; la tetraploide (*T. grandidentata*), $2n = 4x = 20$ con 10 II; la hexaploide (*T. orientalis*), $2n = 6x = 30$ con 15 II y la octoploide (*T. aurelio*), $2n = 8x = 40$ con 20 II; la mayoría de los bivalentes son cerrados (FERNÁNDEZ, 1987).

Los datos obtenidos sobre los híbridos *T. concinna* × *T. krapovickasii* y *T. grandidentata* × *T. krapovickasii* se pueden consultar en FERNÁNDEZ & ARBO (1989 y 1990).

T. concinna × T. grandidentata, $2n = 3x = 15$.

En metafase I se estudiaron 71 CMP, se observaron 7 configuraciones diferentes siendo las más frecuentes 5 I + 5 II (Fig. 1A) con 39.4% y 4 I + 4 II + 1 III con 30.9%. El promedio de univalentes fue de 4.14 ± 0.13 y el de bivalentes 4.01 ± 0.12 . El 57.7% de las CMP presentaba por lo menos un trivalente hasta un máximo de cuatro en dos CMP; el promedio fue de 0.94 ± 0.12 . En anafase I solamente se pudieron analizar 18 CMP, de las cuales el 61% tenía cromosomas rezagados y 5.5% presentaba puente y fragmento.

T. orientalis × T. concinna, $2n = 4x = 20$.

En metafase I se encontraron siete configuraciones diferentes en 18 CMP, siendo la más frecuente 4 I + 8 II en 38% de las CMP. El promedio de univalentes es de 5.11 ± 0.48 , el de bivalentes 6.94 ± 0.33 y el de trivalentes, encontrados en tres células, 0.36 ± 0.16 . Cromosomas rezagados se observaron en 71.4% de las CMP y 2.85% de las mismas presentaba puente y fragmento en anafase I (Fig. 1B).

T. orientalis × T. krapovickasii, $2n = 4x = 20$.

En estos híbridos también se encontraron siete configuraciones diferentes en metafase I, siendo la más frecuente 4I + 8 II (Fig. 1C) en 32.2% de las CMP. El promedio de univalentes es de 4.02 ± 0.22 , el de bivalentes 7.40 ± 0.16 y el de trivalentes (Fig. 1D), encontrados en cuatro células, 0.44 ± 0.10 . Cromosomas rezagados se observaron en 65.3% de las CMP y puente y fragmento en 4% (Fig. 1E).

T. orientalis × T. grandidentata, $2n = 5x = 25$.

En este híbrido se encontraron 15 configuraciones diferentes, siendo las más frecuentes 7 I + 9 II en 20.4% de las CMP y 5 I + 10 II en 16.3%. El promedio de univalentes fue de 8.40, siendo el rango de variación de 3 a 15; el de bivalentes fue de 7.81, con rango de variación de 4 a 11. El 27% de las CMP tenía trivalentes (Fig. 2A) el promedio fue de 0.3, y el rango de variación de 0 a 2 (Tabla 3).

En anafase I se analizaron 68 CMP, el 73.5% de ellas presentaron cromosomas rezagados y el 7% tenía puente y fragmento. En anafase II el híbrido presentaba 75.3% de CMP con cromosomas rezagados y el 21% con puente.

T. aurelio × T. grandiflora, $2n = 5x = 25$.

En este híbrido se analizaron 26 CMP, se observaron 5 configuraciones diferentes, siendo la más frecuente 25 I con 34.6% (Fig. 2B). El promedio de univalentes fue de 22.58, variando de 15 a 25 y el de bivalentes fue de 1.30, variando de 0 a 5.

T. concinna × T. aurelio, $2n = 5x = 25$.

En la meiosis de este híbrido se analizaron 34 CMP en metafase I, se encontraron 10 configuraciones diferentes, siendo la más frecuente 5 I + 10 II en el 20% de las CMP. El promedio de univalentes fue de 8.79, variando desde 5 hasta 17; el de bivalentes fue de 7.88, variando desde 4 hasta 10 y el de trivalentes fue de 0.14 variando desde 0 a 2.

En anafase I se observaron cromosomas rezagados (Fig. 2C) en 95% de las CMP analizadas y en anafase II en el 100%.

T. aurelio × T. krapovickasii, $2n = 5x = 25$.

En la meiosis de este híbrido se analizaron 30 CMP en metafase I, se observaron 17 configuraciones diferentes, siendo las más frecuentes 9 I + 8 II y 5 I + 10 II con 20% de las CMP. El promedio de univalentes fue de 7.23, variando de 1 a 23, el de bivalentes 7.93, variando de 1 a 12; el de trivalentes 0.26, variando de 0 a 1; el de cuadrivalentes de 0.06 y el de quinquevalentes de 0.1, variando también de 0 a 1 (Fig. 2D).

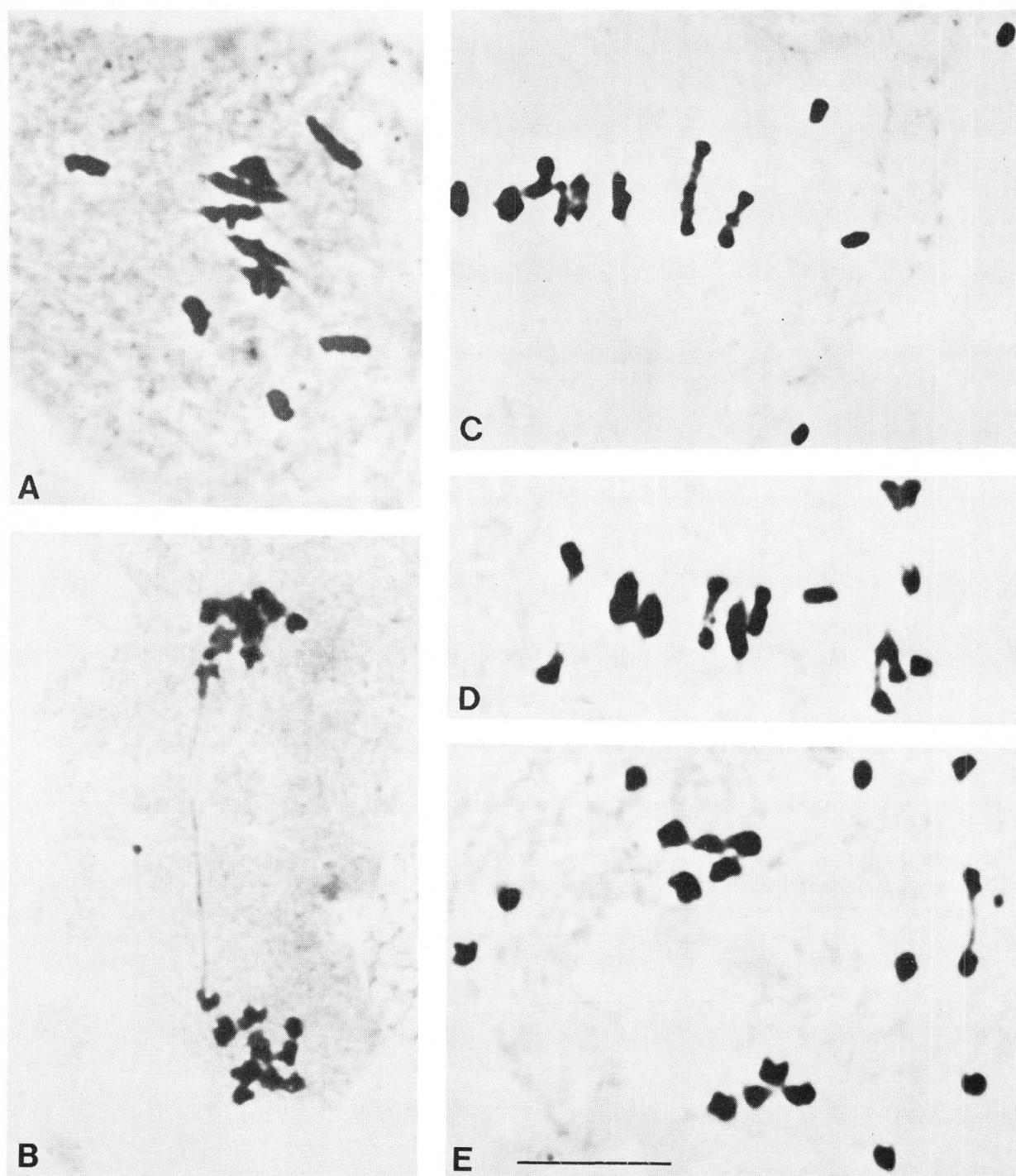


Fig. 1. — Cromosomas meióticos.

A, *T. concinna* × *T. grandidentata*, M I, 5 I + 5 II; **B**, *T. orientalis* × *T. concinna*, A I, puente y fragmento; **C**, **D** y **E**, *T. orientalis* × *T. krapovickasii*; **C**, M I, 4 I + 8 II; **D**, 2 I + 6 II + 2 III; **E**, A I, puente y fragmento (escala = 10 μ).

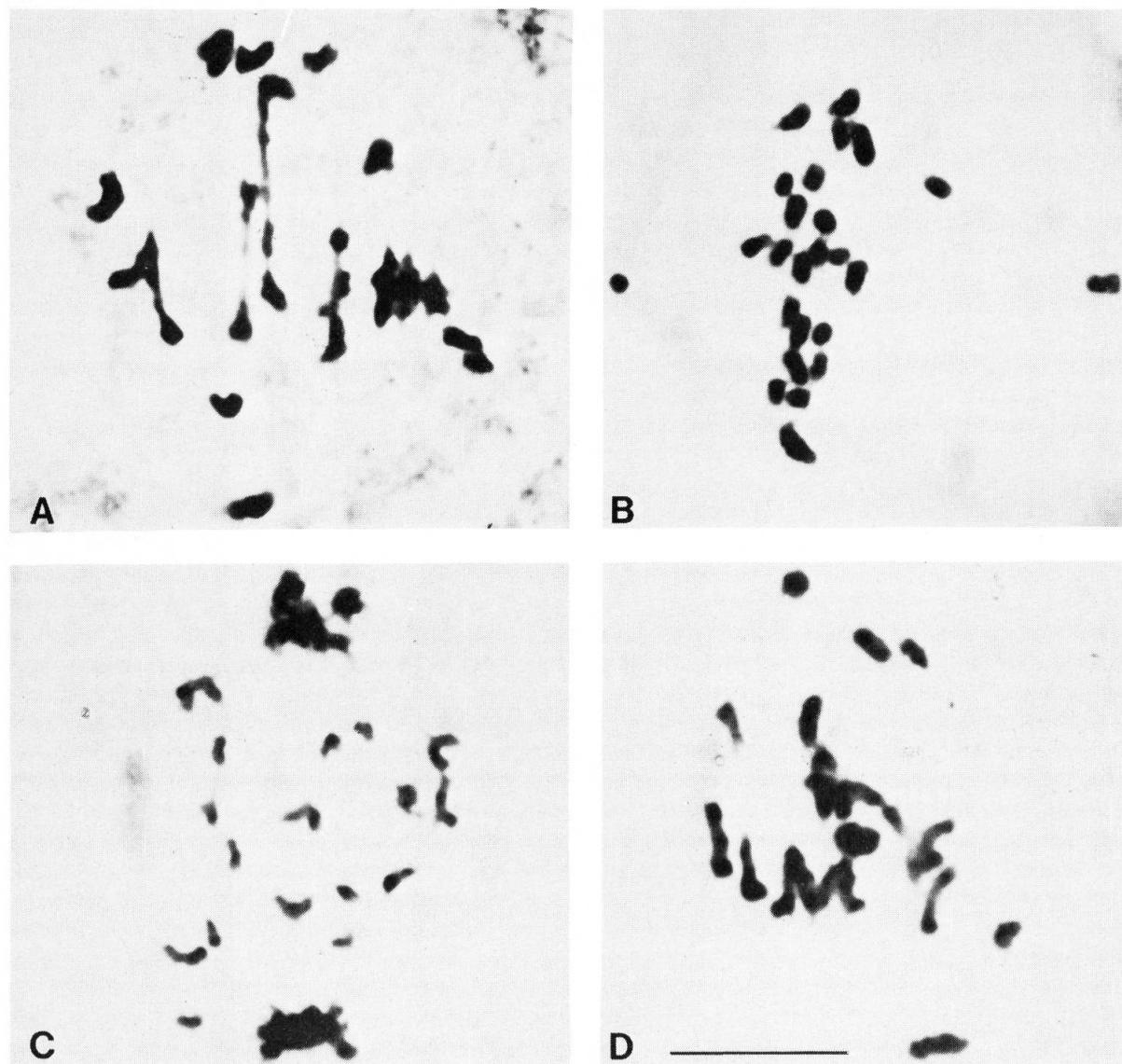


Fig. 2. — Cromosomas meióticos.

A, *T. orientalis* × *T. grandidentata*, M I, 10 I + 6 II + 1 III; B, *T. aurelio* × *T. grandiflora*, M I, 25 I; C, *T. concinna* *T. aurelio*, A I, cromosomas rezagados; D, *T. aurelio* × *T. krapovickasii*, M I, 10 I + 5 II + 1 V (escala = 10 μ).

En anafase I se analizaron 34 CMP, se observaron 88% de CMP con cromosomas rezagados y 8.8% con puente y fragmento. En anafase II el 100% de las células presentaba cromosomas rezagados.

T. aurelio × T. grandidentata, $2n = 6x = 30$.

En este híbrido se observaron 23 configuraciones diferentes en 66 CMP analizadas. Las más frecuentes fueron 2 I + 14 II con 16.6% y 4 I + 13 II con 15.15%. El promedio de univalentes fue de 3.83, variando de 0 a 8; el de bivalentes fue de 11.70, variando de 7 a 15; el de trivalentes fue de 0.34, variando de 0 a 2 (Fig. 3A); el 33% de las CMP presentaba cuadrivalentes (Fig. 3B), el promedio fue de 0.45, variando de 0 a 3.

En anafase I el 60% de las células presentaba cromosomas rezagados y 15% con puente y fragmento (Fig. 3C).

T. aurelio × T. orientalis, $2n = 7x = 35$.

En la meiosis de este híbrido las 42 CMP analizadas presentaban 5 I + 15 II (Fig. 3D). En anafase I el 80.4% de las células presentaba cromosomas rezagados y el 9.7% con puente y fragmento.

Discusión

La serie *Canaligerae* está constituida por unas 22 especies, 12 de las cuales pertenecen al complejo *T. ulmifolia*, con número básico $x = 5$ (FERNÁNDEZ, 1987). Las seis especies paraguayas de la serie *Canaligerae* pertenecen al complejo *T. ulmifolia*. Dos especies, *T. grandidentata*, $2n = 4x = 20$ y *T. aurelio*, $2n = 8x = 40$ son endémicas del Paraguay central. *T. krapovickasii*, $2n = 2x = 10$ y $2n = 4x = 20$ vive en el noroeste argentino, Bolivia y Chaco Paraguayo. *T. grandiflora*, $2n = 2x = 10$ y $2n = 8x = 40$ vive en Bolivia, Mato Grosso, Paraguay y nordeste argentino. *T. concinna*, $2n = 2x = 10$ vive en el sur de Bolivia, Mato Grosso y Paraguay norteoriental. Todas estas especies tienen áreas limitadas al Paraguay y regiones limítrofes; *T. orientalis*, $2n = 6x = 30$ presenta distribución más amplia, abarcando también Perú y centro y este del Brasil (ARBO, 1986).

Se obtuvieron híbridos en todos los cruzamientos realizados entre las especies involucradas, exceptuando a *T. grandiflora* que sólo produjo un híbrido viable con *T. aurelio* (Fig. 4). Se efectuaron muchos intentos con las otras especies, pero apenas se obtuvo un híbrido clorótico con *T. orientalis*, que pereció cuando tenía unas pocas hojas, y plántulas albinas con *T. concinna* y *T. grandidentata* (ARBO & FERNÁNDEZ, 1987).

La mayoría de los híbridos presentó fertilidad de polen muy baja, en muchos casos cercana al 0% (Tabla 1), a excepción de *T. krapovickasii* × *T. concinna* con una fertilidad próxima al 50%. Estas dos especies son muy afines de acuerdo a los estudios realizados, probablemente *T. krapovickasii* haya originado a *T. concinna* (FERNÁNDEZ & ARBO, 1989).

En *T. grandidentata* × *T. krapovickasii* el promedio de bivalentes (4.78) es mayor que en *T. concinna* × *T. grandidentata* (4.01), en el primer híbrido se observó el 84.9% de las CMP con 5 I + 5 II, mientras que esta misma configuración se observó únicamente en el 39.4% en el segundo híbrido. Sin embargo el promedio de trivalentes es mayor en el segundo híbrido (0.94) que en el primero (0.16); en *T. grandidentata* × *T. krapovickasii* solamente el 15% de las CMP tenía trivalentes, mientras que en *T. concinna* × *T. grandidentata* se los observó en el 57.7% de las CMP. La mayor frecuencia de trivalentes en *T. concinna* × *T. grandidentata* significaría que el genoma de *T. concinna* presenta más semejanza con los de *T. grandidentata*. Sin embargo, el híbrido tetraploide *T. krapovickasii* × *T. grandidentata* obtenido con una gameta femenina no reducida de *T. krapovickasii*, presenta tetravalentes en el 87% de las CMP analizadas (FERNÁNDEZ & ARBO, 1990). El comportamiento citológico diferente de estos híbridos triploides de *T. grandidentata*, refuerza la idea expresada previamente de que las dos entidades diploides son especies independientes (ARBO, 1986; FERNÁNDEZ & ARBO, 1989).

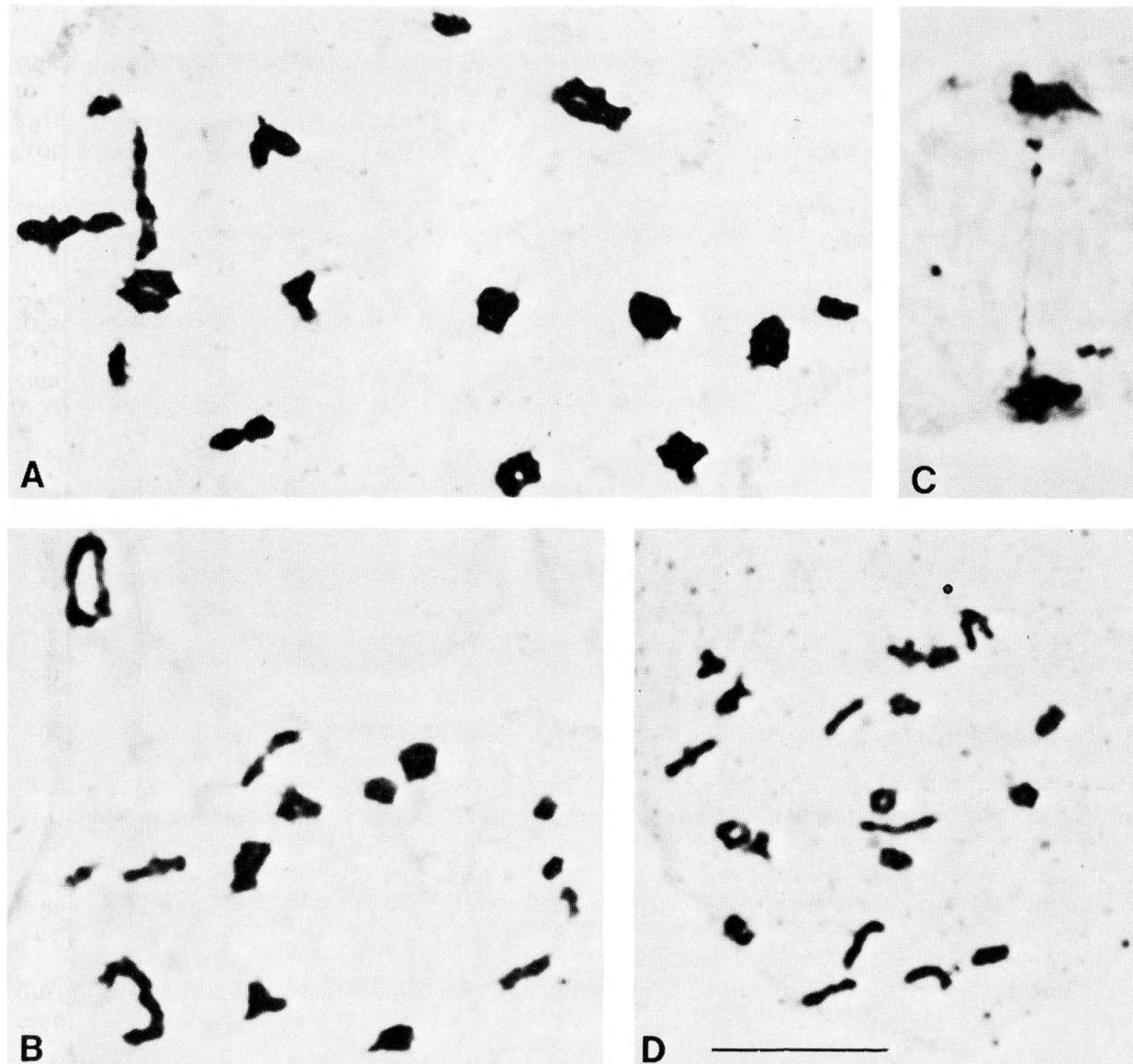


Fig. 3. — Cromosomas meióticos.

A, B y C, *T. aurelio* × *T. grandidentata*, **A**, diacinesis, 4 I + 10 II + 2 III; **B**, M I, 4 I + 9 II + 2 IV; **C**, A I, puente y fragmento;
D, *T. aurelio* × *T. orientalis*, M I, 5 I + 15 II (escala = 10 μ).

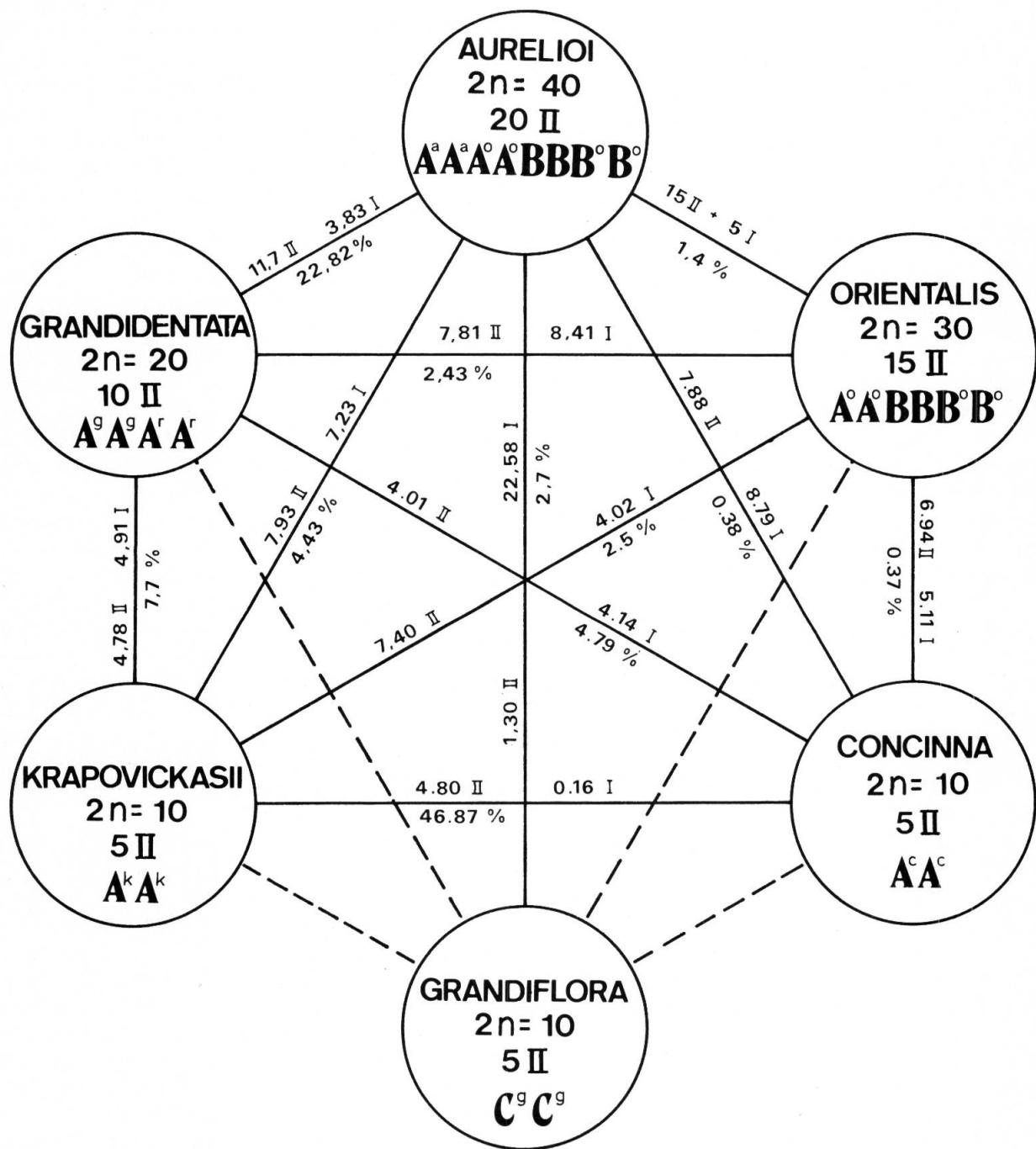


Fig. 4. — Diagrama de cruzamientos. Líneas enteras, híbridos viables; líneas quebradas, semillas vanas y plántulas cloróticas o albinas. En cada círculo figura la especie, los cromosomas somáticos, la configuración meiótica y la fórmula genómica propuesta. En las líneas figuran el promedio de univalentes y bivalentes y el porcentaje de fertilidad de polen.

Aparentemente el comportamiento de los híbridos de *T. orientalis* × *T. krapovickasii* $2n = 4x = 20$ y *T. orientalis* × *T. concinna* $2n = 4x = 20$, es semejante, ambos presentan 7 configuraciones diferentes, pero el primer híbrido posee un promedio de bivalentes (7.32) algo superior al del segundo (6.94). Además la presencia de 10 bivalentes y la mayor frecuencia de 2 I + 9 II en el primer híbrido sugiere que el genoma de *T. krapovickasii* es más semejante a uno de los de *T. orientalis* que el de *T. concinna*. La alta frecuencia de bivalentes que poseen los dos híbridos está indicando que los cromosomas de un genoma de *T. orientalis* se aparean con los de *T. krapovickasii* o *T. concinna*, y que además los cromosomas de los otros dos genomas de *T. orientalis* se aparean por autosíntesis. La presencia de trivalentes en ambos híbridos se debería a translocaciones, ya que únicamente se encontrarían en ellos dos genomas homeólogos. La mayor frecuencia de trivalentes observados en el primer híbrido sugiere que las posibles translocaciones entre *T. orientalis* y *T. krapovickasii* abarcarían segmentos cromosómicos más grandes que entre *T. orientalis* y *T. concinna*.

En el híbrido *T. orientalis* × *T. grandidentata* el apareamiento de los cromosomas sería por autosíntesis entre los genomas de *T. orientalis* y entre los genomas de *T. grandidentata* (FERNÁNDEZ & ARBO, 1990), no descartándose la probabilidad de apareamiento por alosíntesis entre los cromosomas de *T. orientalis* y los de *T. grandidentata*. Se ha observado que el 27% de las CMP posee trivalentes que se formarían por apareamiento entre los cromosomas de los dos genomas homeólogos de *T. grandidentata*, con los de un genoma de *T. orientalis*. Los puentes y fragmentos se deberían a la presencia de inversiones en los genomas de cualquiera de las dos especies.

En *T. aurelooi* × *T. grandiflora* se observó el máximo posible de univalentes (25 I), y ésta fue la configuración más frecuente, 34.6%. Este híbrido posee únicamente 5 configuraciones; es el que presenta el promedio más alto de univalentes: 22.58, y el más bajo de bivalentes: 1.30 (Tabla 3). En el genoma de *T. grandiflora* debe existir algún gen que impida el apareamiento autosindético de los cromosomas de *T. aurelooi*. Otra posibilidad sería que la interacción entre el citoplasma de *T. aurelooi* y el núcleo de *T. grandiflora* produzca algún mecanismo que impida el apareamiento.

Los otros dos híbridos pentaploides: *T. aurelooi* × *T. krapovickasii* y *T. concinna* × *T. aurelooi* tienen promedios similares de univalentes y bivalentes (Tabla 3), pero se diferencian en el número de configuraciones, el primero posee 17 y el segundo 10. Además, mientras en *T. aurelooi* × *T. grandiflora* no se observaron trivalentes, estos híbridos los presentan, y *T. aurelooi* × *T. krapovickasii* también tiene cuadri y quinquevalentes. Los trivalentes probablemente se deban a apareamiento por homeología, es decir por auto y alosíntesis al mismo tiempo. Los cuadri y quinquevalentes se formarían probablemente por translocaciones. El mayor número de configuraciones hallado en el primer híbrido, sugiere que el genoma de *T. krapovickasii* muestra mayor diferenciación que el de *T. concinna* con respecto a los de *T. aurelooi*.

El híbrido con mayor número de configuraciones es *T. aurelooi* × *T. grandidentata*, $2n = 6x = 30$, con 23 diferentes. En este híbrido se observó el máximo posible de bivalentes (15 II); ésto se debería a que hubo apareamiento de los 10 cromosomas de *T. grandidentata* con 10 de *T. aurelooi* y los 10 restantes de esta última especie se aparearon por autosíntesis. Otra posibilidad sería que los 20 cromosomas de *T. aurelooi* y los 10 cromosomas de *T. grandidentata* se apareen por autosíntesis, fenómeno ya observado en otros híbridos de la última especie (FERNÁNDEZ & ARBO, 1990).

El híbrido *T. aurelooi* × *T. orientalis* $2n = 7x = 35$, a pesar de su alto nivel de ploidía, presenta una sola configuración: 5 I + 15 II. Esta asociación sugiere que muy probablemente *T. orientalis*, $2n = 6x = 30$, sea uno de los progenitores de *T. aurelooi*, $2n = 8x = 40$. Desde el punto de vista geográfico ésto es posible, ya que la distribución de *T. orientalis* abarca la de *T. aurelooi*. Si asumimos que ésto es cierto, seis genomas de *T. aurelooi* serían iguales a los de *T. orientalis*.

Se consideró la hipótesis de que una de las dos especies diploides que actualmente comparten su área geográfica, *T. grandiflora* o *T. concinna*, podría ser el otro progenitor. El color de las flores de *T. grandiflora* hace pensar que esta especie sería el progenitor más probable para *T. aurelooi*, pero el comportamiento meiótico del híbrido *T. aurelooi* × *T. grandiflora* no sustenta esta teoría. Por otra parte, entre *T. orientalis* y *T. grandiflora* existen barreras genéticas postcigóticas que impiden la hibridación, de manera que hasta el presente el único híbrido viable obtenido fue *T. orientalis* × *T. concinna*, con flores amarillas; teniendo en cuenta el color de la flor de *T. aurelooi*, es poco probable que *T. concinna* sea el progenitor diploide.

Híbridos	2n	I	II	III	IV	V	Nº onf.	CMP
<i>T. concinna</i> × <i>T. grandidentata</i>	15	4.14 + 0.33 1-7	4.01 + 0.12 1-5	0.94 + 0.12 0-4			7	71
<i>T. orientalis</i> × <i>T. concinna</i>	20	5.11 + 0.48 2-10	0.94 + 0.33 4-8	0.33 + 0.16 0-2			7	18
<i>T. orientalis</i> × <i>T. krapovickasii</i>	20	4.02 + 0.22 2-6	7.40 + 0.16 6-10	0.44 + 0.1 0-2			7	35
<i>T. orientalis</i> × <i>T. grandidentata</i>	25	8.40 + 0.5 3-15	7.81 + 0.28 4-11	0.30 + 0.07 0.2			15	49
<i>T. aurelio</i> × <i>T. grandiflora</i>	25	22.58 + 0.5 15-25	1.30 + 0.25 0-5				5	26
<i>T. concinna</i> × <i>T. aurelio</i>	25	8.79 + 0.54 5-17	7.88 + 0.26 4-10	0.14 + 0.07 0-2			10	34
<i>T. aurelio</i> × <i>T. krapovickasii</i>	25	7.23 + 0.7 1-23	7.93 + 0.43 1-12	0.26 + 0.08 0-1	0.06 + 0.04 0-1	0.1 + 0.05 0-1	17	30
<i>T. aurelio</i> × <i>T. grandidentata</i>	30	3.83 + 0.25 0-8	11.70 + 0.22 7-15	0.34 + 0.08 0-2	0.45 + 0.08 0-1		23	66
<i>T. aurelio</i> × <i>T. orientalis</i>	35	5	15				1	42

Tabla 3. — Asociaciones cromosómicas, E.S. y rango de variación en híbridos de *Turnera*.

En trabajos previos (FERNÁNDEZ & ARBO, 1989 y 1990) se propusieron las fórmulas genómicas de *T. concinna* ($A^c A^c$), *T. krapovickasii* ($A^k A^k$) y *T. grandidentata* ($A^g A^g A^r A^r$). De acuerdo con dichas fórmulas y con los resultados presentados en este trabajo proponemos las siguientes: $C^g C^g$ para *T. grandiflora*, $A^o A^o BBB^o B^o$ para *T. orientalis* y $A^a A^a A^o A^o BBB^o B^o$ para *T. aurelio*. Cabe destacar que las fórmulas genómicas propuestas satisfacen las asociaciones cromosómicas y configuraciones halladas en todos los híbridos estudiados en este trabajo.

Con el análisis meiótico de los progenitores se había llegado a la conclusión de que *T. grandidentata* (10 II), *T. orientalis* (15 II) y *T. aurelio* (20 II) eran alloploidoides típicos (FERNÁNDEZ, 1987). Posteriormente se demostró que *T. grandidentata* es en realidad un allotetraploide segmentario (FERNÁNDEZ & ARBO, 1990) de acuerdo con la clasificación de STEBBINS (1951). Según los resultados presentados en este trabajo *T. orientalis*, $2n = 6x = 30$, sería un alohexaploide segmentario con cuatro genomas básicos comunes ($BBB^o B^o$) y dos genomas diferentes ($A^o A^o$). *T. aurelio* $2n = 8x = 40$, sería un alooctoploide segmentario con cuatro genomas básicos comunes ($A^a A^a A^o A^o$) y los otros cuatro genomas diferentes pero a su vez comunes entre sí ($BBB^o B^o$).

La evolución de los alloploidoides está relacionada con la presencia de genes que controlan el apareamiento entre los cromosomas homeólogos (EVANS, 1988).

Los tres alloploidoides segmentarios siempre presentan únicamente bivalentes en la metafase I de la meiosis, salvo *T. aurelio* donde se observó una célula con un cuadrivalente (FERNÁNDEZ, 1987). Probablemente la ausencia de polivalentes en estas especies se deba a la supresión de apareamiento entre los cromosomas homeólogos por un gen similar al gen Ph del trigo.

Los tetraploidoides de *Lolium* presentan gen Ph o cromosomas B. Aunque en metafase I solamente se observaron bivalentes, en cigotene hay formación de complejo sinaptonémico de cuadrivalentes (JENKINS, 1988). Según este autor el mecanismo de acción del gen Ph sería el de suprimir el crossing-over entre los cromosomas homeólogos.

En trigo el gen Ph se encuentra en el cromosoma 5B (RILEY & CHAPMAN, 1958). Para FELDMAN & AVIVI (1988), este gen interfiere con los eventos presinápticos, los cuales son necesarios para un regular apareamiento meiótico. Por otra parte, en el trigo se ha comprobado que la acción del gen Ph se suprime por hibridación con otras especies o por aneuploidía (LAW, 1981). En todos los híbridos estudiados en este trabajo se observó apareamiento entre los cromosomas de genomas homeólogos, excepto en el híbrido *T. aurelio* × *T. grandiflora*, que presenta un comportamiento diferente.

HESLOP-HARRISON & al. (1988) y RICKARDS (1988) sugieren que los cromosomas no se distribuyen al azar en el núcleo; ésto fue demostrado por RAYBURN & GILL (1987) con

hibridización *in-situ* de ADN repetitivo en células interfásicas de puntas de raíces. Este hecho puede tener un rol importante en la regulación del apareamiento entre los cromosomas homólogos y/o homeólogos (MURRAY & al., 1983).

Probablemente en los aloploidoides de *Turnera* estudiados, la disposición espacial de los cromosomas homólogos sea tal que facilita su apareamiento y dificulta el mismo entre los homeólogos. En los híbridos de *Turnera* se alteraría esta disposición espacial original facilitándose el apareamiento entre los cromosomas homeólogos.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido subsidiada con los PID N° 511 y 595 del CONICET.

BIBLIOGRAFIA

- ARBO, M. M. (1986). Paraguay, centro importante de especiación en las Turneráceas. *Candollea* 41: 212-218.
- ARBO, M. M. & A. FERNÁNDEZ (1987). Cruzamientos intra e interespecíficos en *Turnera*, serie Canaligerae. *Bonplandia* 6(1): 23-38.
- EVANS, G. M. (1988). Genetic control of chromosome pairing in polyploids. In: BRANDHAM, P. E. (ed.), *Kew Chromosome Conference III*: 253-260. HMSO, London.
- FELDMAN, M. & L. AVIVI (1988). Genetic control of bivalent pairing in common wheat: the mode of Ph1 action. In: BRANDHAM, P. E. (ed.), *Kew Chromosome Conference III*: 269-280. HMSO, London.
- FERNANDEZ, A. (1973). El ácido láctico como fijador cromosómico. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 15(2-3): 287-290.
- FERNÁNDEZ, A. (1987). Estudios cromosómicos en *Turnera* y *Piriqueta* (Turneraceae). *Bonplandia* 6(1): 1-21.
- FERNÁNDEZ, A. & M. M. ARBO (1989). Relaciones genómicas entre cuatro especies diploides de *Turnera* con flores amarillas (serie Canaligerae). *Bonplandia* 6(2): 93-109.
- FERNANDEZ, A. & M. M. ARBO (1990). Gametas no reducidas y relaciones genómicas en tres especies de *Turnera* (Turneraceae). *Darwiniana* 30(1-2): 21-26.
- HESLOP-HARRISON, J. H., M. HUELSKAMP, S. WENDROTH, M. D. ATKINSON, A. R. LEITH & M. D. BENNETT (1988). Chromatin and centromeric structures in interphase nuclei. In: BRANDHAM, P. E. (ed.), *Kew Chromosome Conference III*: 209-218. HMSO, London.
- JENKINS, G. (1988). Chromosome pairing in *Lolium* hybrids. In: BRANDHAM, P. E. (ed.), *Kew Chromosome Conference III*: 261-268. HMSO, London.
- LAW, C. N. (1981). Chromosome manipulation in wheat. *Chromosomes Today* 7: 194-205.
- MURRAY, B. G., R. C. JACKSON & N. R. N. BARKER (1983). Cryptic genome homologies revealed by pre-meiotic colchicine treatment of meiocytes. In: BRANDHAM, P. E. & M. D. BENNETT (eds.), *Kew Chromosome Conference II*: 165-182. George Allen & Unwin, London.
- RAYBURN, A. L. & B. S. GILL (1987). Use of repeated DNA sequences as cytological markers. *Amer. J. Bot.* 74(4): 574-580.
- RICKARDS, G. K. (1988). The spatial distribution of chromosomes in the pre-meiotic nucleus as indicated by asynapsis and chromosome stretching in an interchange quadrivalent. In: BRANDHAM, P. E. (ed.), *Kew Chromosome Conference III*: 219-230. HMSO, London.
- RILEY, R. & V. CHAPMAN (1958). Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* 182: 713-715.
- STEBBINS, G. L. (1951). *Variation and evolution in plants*. 2nd. ed., Columbia Univ. Press, New York.