

CRUZAMIENTOS INTRA E INTERESPECIFICOS EN  
*TURNERA*, SERIE *CANALIGERAE*

por MARIA MERCEDES ARBO Y A. FERNANDEZ \*

Summary

*Canaligerae* is one of the 9 series of the genus *Turnera*. The species in this series have the most advanced floral morphology, and they are the only species known so far with basic number  $x = 5$ .

A controlled crossing programme was undertaken among 13 species, 4 of them with diploid and tetraploid cytotypes, totalizing 17 accessions from tropical and subtropical regions of America.

The production of hybrids was used to determine the degree of affinity between the entities. The production of non viable hybrids, good seeds which do not germinate, empty seeds and the not successful crosses were considered as failures. Only the production of viable hybrids were considered as successes.

Of the 136 possible combinations (counting each cross and its reciprocal to be one cross) 53 hybrids and 83 failures were recovered.

Crossability among diploid species indicates that the species with blue-white flowers (*T. caerulea*, *T. surinamensis* and *T. grandiflora*) are a closely associated group; the same occurs with the species with yellow flowers (*T. scabra*, *T. subulata*, *T. Krapovickasii* and *T. concinna*). The species with blue-white flowers are genetically isolated not only from the species with yellow flowers but also from the rest of the species studied here. *T. aff.*

\* Miembros de la Carrera del Investigador Científico y Tecnológico, CONICET. Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), C.C. 209, 3400 Corrientes, Argentina.

*coriacea* and *T. hermannioides* seem to be also genetically isolated from the rest of the species considered here.

On the other hand, intraspecific hybrids between cytotypes point out the genetic continuity between 2x and 4x individuals belonging to the same species.

Alopolyploids (*T. grandidentata*, *T. orientalis*, *T. ulmifolia* and *T. Aurelii*) have a wider range of crossability probably due to the presence of different genomes in their chromosomal complements. The percentage of success over the crosses attempted is 60% in the case of the alopolyplods and 29% in that of the autopolyplods.

### Introducción

Este trabajo constituye la primera parte de un programa que se lleva a cabo desde 1982, cuyo objetivo es investigar las relaciones genómicas entre las especies de la serie *Canaligerae* de *Turnera*.

*Canaligerae* es la serie que presenta estructura floral más evolucionada en el género, con la presencia de hipanto apendicular. Las distintas especies presentan flores homostilas auto-compatibles (Urban, 1883) o flores heterostilas frecuentemente autoincompatibles (Lock, 1904; Martin, 1965; Barrett, 1978). Se trata de flores efímeras, de solamente unas horas de duración, matutinas; en las distintas especies, el horario y período de antesis son variables.

Urban (1883) describió la serie con cinco especies, una de las cuales era *T. ulmifolia* L. s.l. con 12 variedades. Posteriormente se describieron otras especies, algunas de las cuales corresponden al complejo *T. ulmifolia* (Urban, 1907; Arbo, 1981, 1985, 1986). Shore & Barrett (1985) hicieron un estudio numérico sobre la diferenciación morfológica en 6 táxones del complejo *T. ulmifolia*, midiendo 38 caracteres vegetativos y reproductivos; los resultados apoyan la fragmentación del complejo en varias especies. La mayor parte de las variedades de *T. ulmifolia*

se reconocen como especies independientes (Backer, 1951; Arbo, 1985), de manera que *Canaligeræ* presenta actualmente 22 especies.

El número básico de la serie es  $x=5$ . Se han hallado varios niveles de ploidía, desde  $2x$  hasta  $8x$  (Raman & Kesavan, 1964; Barrett, 1978; Arbo & Fernández, 1983; Shore & Barrett, 1985; Fernández, 1987). Los estudios de Fernández (1987) sobre la meiosis en poliploides, indican que hay auto- y aloploiploides.

Este programa de cruzamientos controlados intra- e inter-específicos se comenzó en el verano 1982/83 con el fin de obtener híbridos. Shore & Barrett (1985) determinaron la cruzabilidad entre 6 táxones del complejo *T. ulmifolia* utilizando como índice la producción de semillas. En este trabajo se tomó como base la obtención de híbridos viables, pues la experiencia demostró que muchos cruzamientos producen gran cantidad de semillas llenas que no llegan a dar híbridos viables. Se presentan aquí los resultados obtenidos hasta el verano 1985/86 inclusive respecto a la cruzabilidad entre los distintos citótipos y especies.

### Material y métodos

Se utilizaron como progenitores accesiones de 11 especies del complejo *T. ulmifolia* y de dos que no corresponden al complejo mencionado: *T. hermannioides* y *T. aff. coriacea*. En la tabla 1 se indican las especies usadas, los números de colección de cada accesión, su lugar de origen, su nivel de ploidía y el color de sus flores.

Entre las especies utilizadas, *T. grandiflora* es la que florece más temprano, alrededor de las 7.30 hs; el horario de antesis de *T. orientalis* es el más tardío, aproximadamente a medio día.

El procedimiento usado para los cruzamientos incluye los siguientes pasos: castración de flores madres, polinización con las anteras de la planta seleccionada como progenitor masculino, marcación de la flor madre indicando en la etiqueta el progenitor masculino. Generalmente se utilizaron flores abiertas,

Tabla 1: Lista de accesiones usadas en los cruzamientos

| ploidía       | especies                                 | color de pétalos                                  | n° de colección y procedencia  |
|---------------|--|---|--|
| 2x<br>2n = 10 | <i>T. caerulea</i> DC                    | blanco  | Krapovickas 37914, Brasil, Goiás, ca. Colina.<br>Krapovickas 38740, Brasil, Piauí, Bom Jesus.  |
|               | <i>T. surinamensis</i> (Urb.) Arbo inéd. | blanco c/venas violáceas                          | Krapovickas 38751, Brasil, Piauí, Floriano   |
|               | <i>T. grandiflora</i> (Urban) Arbo       | blanco-violáceo c/mancha morada en la base        | Fernández 366, Argentina, Corrientes, Paso de la Patria.<br>Fernández 367, Argentina, Corrientes, INTA El Sombrerito.<br>Arbo 2696, Argentina, Formosa, ca. río Bermejo.<br>Tressens 2173, Argentina, Corrientes, ca. Empedrado. |
|               | <i>T. subulata</i> Sm.                   | amarillo c/mancha morada en la base               | Arbo 2410, Brasil, Maranhao, Sao Luiz  |
|               | <i>T. Krapovichasii</i> Arbo             | amarillo sin o c/venas o mancha morada en la base | Ahumada 4549, Argentina, Jujuy, río Negro<br>Krapovickas 38858, Bolivia, Tarija, ca. Entre Ríos.<br>Krapovickas 39177, Bolivia, Tarija, Villa Montes.<br>Krapovickas 39099, Bolivia, Tarija, ca. Entre Ríos.                     |
|               | <i>T. concinna</i> Arbo                  | amarillo cremoso                                  | Vanni 213, Paraguay, San Pedro, ca. Col. Guayaibí  |
|               | <i>T. scabra</i> Millsp.                 | amarillo dorado                                   | Araquistain 1354, Nicaragua, Managua, ca. Mateare.   |
|               | <i>T. aff. coriacea</i> Urban            | amarillo dorado                                   | Krapovickas 38793, Brasil, Bahía, ca. Juazeiro.  |
|               | <i>T. hermannioides</i> Camb.            | amarillo cremoso                                  | Krapovickas 38729, Brasil, Piauí, río Corrientes.  |

Tabla 1: continuación

| ploidía       | especies                              | color de pétalos                    | n° de colección y procedencia  |
|---------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--|
| 4x<br>2n = 20 | <i>T. subulata</i> Sm.                | amarillo c/mancha morada en la base | Arbo 2408, Brasil, Piauí, Teresina. Nunes & Martins s.n., Brasil, Maranhao, ca. Colinas. Krapovickas 37115, Brasil, Amazonas, Manaus.        |
|               | <i>T. Krapovickasii</i> Arbo          | amarillo c/venas moradas en la base | Schinini 19514, Argentina, Salta, El Quebrachal<br>Beck 9433, Paraguay, Nueva Asunción, Gral.E.A. Garay hacia Estigarribia.                  |
|               | <i>T. sabra</i> Millsp.               | amarillo dorado                     | Jiménez 8769, Rep. Dominicana, Loma del Puerto.  |
|               | <i>T. grandidentata</i> (Urban) Arbo* | ebúrneo c/mancha morada en la base  | Arbo 1674, Paraguay, Central, Itá Enramada<br>Schinini 23981, Paraguay, Cordillera, col. Tobaty.   |
| 6x<br>2n = 30 | <i>T. orientalis</i> (Urban) Arbo*    | amarillo dorado                     | Arbo 1538, Argentina, Corrientes. Cabral 358, Argentina, Misiones Teyú Cuaré   |
|               | <i>T. ulmifolia</i> L.*               | amarillo dorado                     | Arbo 2698, proc. EE.UU., Florida, Miami.   |
| 8x<br>2n = 40 | <i>T. Aurelii</i> Arbo*               | ebúrneo c/mancha morada en la base  | Bordas 4073, Paraguay, Central, Sukyty.<br>Schinini 23860, Paraguay, Cordillera, río Salado.<br>Arbo 2615, Paraguay, Cordillera, río Salado. |
|               | <i>T. grandiflora</i> (Urban) Arbo    | blanco-violáceo c/mancha morada     | Schinini 21385, Brasil, Mato Grosso do Sul, Bela Vista.  |

\* aloploiploides.

y no se tuvo en cuenta la longitud de androceo y gineceo, pues si bien los cruzamientos longistila x brevistila o brevistila x longistila (L x B o B x L) son los más efectivos, también se obtuvieron híbridos con cruzamientos intraespecíficos L x L o B x B.

Los frutos tardan en madurar aproximadamente 20 días, y cuando la dehiscencia se aproxima, se encierra cada fruto, de 0.5- 1 cm de diámetro, en bolsitas de tul de malla chica, pues

las semillas no tienen más de 2 x 1 mm, y son muy apetecidas por las hormigas debido a que poseen un arilo carnoso.

Las semillas resultantes de los cruzamientos se sembraron en macetitas individuales. Los híbridos se trasplantaron cuando desarrollaron el primer par de hojas, una vez cortadas las puntas de las raíces para estudios mitóticos. Con el estudio de la mitosis se confirmó si las plantas eran híbridas, ya sea por el número de cromosomas o por la morfología de los mismos.

Cuando los híbridos florecieron, se hicieron ejemplares testigo, depositados en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

Se hizo un mínimo de 5 cruzamientos por cada combinación. En los casos en que no se obtuvieron semillas, o que las semillas no produjeron plantas viables, se repitieron los cruzamientos. En total, en los cuatro veranos, se castraron y polinizaron 3197 flores. Cuando se obtuvieron híbridos con los citótipos diploides, no se intentaron los cruzamientos con los citótipos tetraploides de las respectivas especies porque la presencia del genomio duplicado complica la interpretación de la meiosis en los híbridos.

Se consideran como exitosos exclusivamente los cruzamientos que produjeron híbridos viables, es decir que alcanzaron la floración; la obtención de híbridos cloróticos, plántulas albinas, semillas llenas que no germinaron, semillas vanas y cruzamientos fallidos se consideraron como fracasos. No se establecieron diferencias entre los distintos tipos de fracaso porque se los interpretó como expresiones de diferentes barreras postcigóticas (Stebbins, 1978).

## Resultados

Se realizaron en total 3197 cruzamientos sobre los cuales se obtuvieron 69 híbridos (cuadro 1), es decir una relación de 47:1. Es interesante señalar que 45 de esos híbridos se lograron entre progenitores con distinto nivel de ploidía. Fueron más exi-



Tabla 2: Resumen de los resultados obtenidos, sin tener en cuenta la dirección del cruzamiento (los números entre paréntesis corresponden al cuadro 2).

|               |                                       |     |     |   |
|---------------|---------------------------------------|-----|-----|---|
| Éxitos        | Híbridos viables (6)                  | 52  | 38  | % |
|               | Presunto híbrido (5)                  | 1   | 1   | % |
| Fracasos      | Híbridos cloróticos o albinos (4 - 3) | 22  | 16  | % |
|               | Semillas que no germinaron (2)        | 37  | 27  | % |
|               | Semillas vanas (1)                    | 4   | 3   | % |
|               | Cruzamientos fallidos (0)             | 18  | 13  | % |
| No realizados | Cruzamientos no intentados            | 2   | 2   | % |
| Total         | Combinaciones posibles                | 136 | 100 | % |

### Híbridos diploides

Las especies diploides utilizadas del complejo *T. ulmifolia* son: *T. caerulea*, *T. surinamensis*, *T. grandiflora*, *T. subulata*, *T. Krapovickasii*, *T. concinna* y *T. scabra*. Pueden tener flores blancas o amarillas (tabla 1). Es evidente que las especies diploides de flores blancas: *T. caerulea*, *T. surinamensis* y *T. grandiflora* forman un grupo muy afín, ya que se han obtenido híbridos en todas las combinaciones posibles (cuadro 2). Lo mismo sucede con las especies diploides de flores amarillas: *T. subulata*, *T. Krapovickasii*, *T. concinna* y *T. scabra*; sin embargo, su cruzabilidad con las demás especies varía, ya que el porcentaje de éxitos es más alto en las dos primeras (cuadro 3).

La cruzabilidad entre ambos grupos de especies diploides del complejo *T. ulmifolia* es muy baja. De las 12 combinaciones posibles entre las 3 especies de flores blancas y las 4 especies de flores amarillas (cuadro 2), sólo se ha obtenido hasta el momento un presunto híbrido diploide: *T. Krapovickasii* x *T. grandiflora*.

**Cuadro 2:** Resultados máximos en cada combinación y su recíproca

|                         |                           | 2x                 |                        |                       |                    |                         |                    |                  | 4x                      |                         | 6x                 |                         | 8x               |                           |                      |                     |                   |                       |
|-------------------------|---------------------------|--------------------|------------------------|-----------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------|-------------------------|------------------|---------------------------|----------------------|---------------------|-------------------|-----------------------|
|                         |                           | <i>T. caerulea</i> | <i>T. surinamensis</i> | <i>T. grandiflora</i> | <i>T. subulata</i> | <i>T. Krapovickasii</i> | <i>T. concinna</i> | <i>T. scabra</i> | <i>T. aff. coriacea</i> | <i>T. hermannioides</i> | <i>T. subulata</i> | <i>T. Krapovickasii</i> | <i>T. scabra</i> | <i>T. grandidentata</i> * | <i>T. orientalis</i> | <i>T. ulmifolia</i> | <i>T. Aurelii</i> | <i>T. grandiflora</i> |
| 0                       | Cruzamiento fallido       |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 1                       | Semillas vanas            |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 2                       | Semillas llenas           |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 3                       | Plántulas albinas         |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 4                       | Híbridos cloróticos       |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 5                       | Presunto híbrido          |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 6                       | Híbrido viable            |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| *                       | Alopoliploide             |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 2x                      | <i>T. caerulea</i>        |                    |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. surinamensis</i>    | 6                  |                        |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. grandiflora</i>     | 6                  | 6                      |                       |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. subulata</i>        | 3                  | 3                      | 3                     |                    |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. Krapovickasii</i>   | 2                  | 3                      | 5                     | 6                  |                         |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. concinna</i>        | 2                  | 0                      | 3                     | 6                  | 6                       |                    |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. scabra</i>          | 3                  | 0                      | 3                     | 6                  | 6                       | 6                  |                  |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. aff. coriacea</i>   | 2                  | 2                      | 2                     | 1                  | 2                       | 2                  | 3                |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| <i>T. hermannioides</i> | 2                         | 2                  | 2                      | 2                     | 3                  | 2                       | 3                  | 6                |                         |                         |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
| 4x                      | <i>T. subulata</i>        | 2                  | 3                      | 0                     | 6                  | 0                       | 0                  | 0                | 3                       | 3                       |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. Krapovickasii</i>   | 2                  | 2                      | 1                     | 6                  | 6                       | 6                  | 3                | 3                       | 6                       |                    |                         |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. scabra</i>          | 3                  | 2                      | 2                     | 6                  | 6                       | 2                  | 6                | 3                       | 2                       | 6                  | 6                       |                  |                           |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. grandidentata</i> * | 6                  | 2                      | 3                     | 6                  | 6                       | 6                  | 6                | 3                       | 2                       | 6                  |                         | 6                |                           |                      |                     |                   |                       |
| 6x                      | <i>T. orientalis</i> *    | 4                  | 2                      | 4                     | 6                  | 6                       | 6                  | 2                | 6                       | 6                       | 2                  | 0                       | 6                | 6                         |                      |                     |                   |                       |
|                         | <i>T. ulmifolia</i> *     | 2                  | 0                      | 2                     | 6                  | 6                       | 6                  | 2                | 2                       | 0                       | 0                  | 0                       | 0                | 6                         | 6                    |                     |                   |                       |
| 8x                      | <i>T. Aurelii</i> *       | 6                  | 6                      | 6                     | 6                  | 6                       | 0                  | 6                | 6                       | 6                       | 6                  | 0                       | 6                | 6                         | 6                    | 6                   |                   |                       |
|                         | <i>T. grandiflora</i>     | 3                  | 1                      | 2                     | 0                  | 2                       | 2                  | 0                | 2                       | 2                       | 0                  | 2                       | 1                | 2                         | 0                    | 2                   | 2                 |                       |

*flor.* Se trata de un caso teratológico pues presenta fasciación marcada con entrenudos muy breves; el aspecto de la planta, el color del follaje y de las flores corresponde a la planta madre; las flores presentan número anormal de piezas en todos los verticilos (sépalos, pétalos y estambres: 6; carpelos: 5), las anteras son casi indehiscentes pese a que el porcentaje de fertilidad de polen es aproximadamente 40%.

Se obtuvieron exclusivamente plántulas albinas en 7 de las 11 combinaciones restantes: *T. subulata* x *T. caerulea*, *T. subu-*

*lata* x *T. surinamensis*, *T. subulata* x *T. grandiflora*, *T. Krapovickasii* x *T. surinamensis*, *T. concinna* x *T. grandiflora*, *T. scabra* x *T. caerulea*, *T. scabra* x *T. grandiflora*.

Se lograron semillas maduras que no germinaron en 2 de las 4 combinaciones restantes: *T. Krapovickasii* x *T. caerulea* y *T. concinna* x *T. caerulea*. Solamente en 2 casos: *T. concinna* x *T. surinamensis* y *T. scabra* x *T. surinamensis*, los cruzamientos fallaron totalmente.

*T. aff. coriacea* y *T. hermannioides* son las dos especies que no pertenecen al complejo *T. ulmifolia*. Se obtuvo un híbrido diploide estéril entre ambas. En cambio, la barrera genética entre estas especies y las especies diploides del complejo *T. ulmifolia* es mayor, pues lo máximo obtenido han sido plántulas albinas en los cruzamientos *T. scabra* x *T. aff. coriacea*, *T. hermannioides* x *T. Krapovickasii* y *T. hermannioides* x *T. scabra* (cuadros 1 y 2).

### Híbridos tetraploides

Todas las combinaciones entre los citótipos autotetraploides de *T. subulata*, *T. Krapovickasii* y *T. scabra* produjeron híbridos (cuadro 2) con fertilidad de polen bastante elevada (65–80%). Shore & Barrett (1985) han obtenido híbridos 4x *T. subulata* x *T. scabra* (= *T. ulmifolia* var. *elegans* x *T. ulmifolia* var. *intermedia*) con igual fertilidad de polen. Esto se explica porque estos híbridos interespecíficos tendrían la constitución genómica de un alotetraploide.

*T. scabra* posee flores amarillas y *T. subulata* presenta pétalos amarillos con mancha basal morada (tabla 1). El hecho de que los alotetraploides se hibridan fácilmente con las especies diploides explicaría la existencia de poblaciones en las que hay plantas de flores con mancha y otras sin ella. Dichas poblaciones se han hallado en Brasil (Pará, Ceará), Venezuela y Colombia, países donde viven ambas especies; probablemente se trata de un caso de introgresión, donde los híbridos interespecíficos tetraploides facilitarían los cruzamientos.

*Híbridos hexaploides*

Los híbridos *T. orientalis* x *T. ulmifolia* y *T. ulmifolia* x *T. orientalis* tienen bajísima fertilidad, menos del 1%. Lo mismo ha sido observado por Shore & Barrett (1985) en los híbridos *T. orientalis* x *T. angustifolia*, *T. orientalis* x *T. velutina* y *T. angustifolia* x *T. velutina*, también hexaploides.

Los híbridos de *T. orientalis* presentan horario de antesis tardío; este carácter resulta un buen marcador especialmente en los casos en que el otro progenitor tiene también flores amarillas.

*Híbridos entre progenitores con distinto nivel de ploidía*

La cruzabilidad de los alopoliploides es muy alta. Se han logrado 23 híbridos entre los alopoliploides como progenitores femeninos y las especies diploides y los citótipos tetraploides como progenitores masculinos. En los cruzamientos recíprocos se lograron 9 híbridos, usando los alopoliploides como progenitores masculinos.

Los híbridos 2x X 6x tienen fertilidad de polen muy baja; uno de ellos, *T. concinna* x *T. ulmifolia*, es androestéril.

El porcentaje de cruzabilidad de *T. ulmifolia* es menor que el de *T. orientalis* (cuadro 3), lo que indicaría que los genomas que intervienen en su dotación cromosómica no son los mismos. Esto se evidencia además en la esterilidad de los híbridos hexaploides.

No se obtuvieron híbridos entre las especies poliploides de flores amarillas: *T. subulata*, *T. Krapovickasii*, *T. scabra*, *T. orientalis* y *T. ulmifolia* y las especies diploides de flores blancas: *T. caerulea*, *T. surinamensis* y *T. grandiflora* (cuadro 2). Lo máximo obtenido han sido híbridos cloróticos no viables en los cruzamientos *T. orientalis* x *T. caerulea* y *T. orientalis* x *T. grandiflora* (cuadro 1). Se obtuvieron híbridos, en cambio, con las

Cuadro 3: Cruzabilidad de las especies de *Canaligerae*, considerando cada progenitor como padre y madre.

| ploidía | especie                 | combinaciones<br>intentadas | éxitos | % cruzabilidad |
|---------|-------------------------|-----------------------------|--------|----------------|
| 2x      | <i>T. caerulea</i>      | 16                          | 4      | 25             |
| 2n = 10 | <i>T. surinamensis</i>  | 16                          | 3      | 18.75          |
|         | <i>T. grandiflora</i>   | 16                          | 4      | 25             |
|         | <i>T. subulata</i>      | 16                          | 10     | 62.50          |
|         | <i>T. Krapovickasii</i> | 16                          | 10     | 62.50          |
|         | <i>T. concinna</i>      | 16                          | 7      | 43.75          |
|         | <i>T. scabra</i>        | 16                          | 6      | 37.50          |
|         | <i>T. aff. coriacea</i> | 16                          | 3      | 18.75          |
|         | <i>T. hermannioides</i> | 16                          | 3      | 18.75          |
| 4x      | <i>T. subulata</i>      | 16                          | 5      | 31.25          |
| 2n = 20 | <i>T. Krapovickasii</i> | 15                          | 5      | 33.33          |
|         | <i>T. scabra</i>        | 16                          | 8      | 50             |
|         | <i>T. grandidentata</i> | 15                          | 10     | 66.66          |
| 6x      | <i>T. orientalis</i>    | 16                          | 9      | 56             |
| 2n = 30 | <i>T. ulmifolia</i>     | 16                          | 6      | 37.50          |
| 8x      | <i>T. Aurelii</i>       | 16                          | 13     | 81.25          |
| 2n = 40 | <i>T. grandiflora</i>   | 16                          | 0      | 0              |

especies aloploidoides de flores ebúrneas: *T. grandidentata* y *T. Aurelii* (cuadro 2).

*T. Aurelii*, alo-octoploide, ha sido un exitoso progenitor femenino, ya que se han producido híbridos en todos los cruzamientos intentados excepto en dos casos: *T. Aurelii* x *T. concinna* y *T. Aurelii* x *T. grandiflora* 8x. Los cruzamientos recíprocos con las especies 2x y 4x no han sido exitosos (cuadro 1); posiblemente ocurre algún tipo de inhibición debida a la relación de nivel de ploidía embrión/endosperma (Sanchez—Monge, 1974).

El citótipo octoploide de *T. grandiflora* ha funcionado mejor como progenitor masculino. La causa de su fracaso como madre reside probablemente en que se dispone solamente de plantas brevistilas con marcada incompatibilidad, tal vez acentuada por su condición de auto—octoploide. El porcentaje de fertilidad de polen es alto, aproximadamente 80%, y ésto se refleja en los resultados indicados en el cuadro 1.

Los cruzamientos entre los alopoliploides 4x, 6x y 8x han producido híbridos en todos los casos, pero siempre con porcentaje de fertilidad muy bajo e incluso en algunos casos malformaciones. Varios híbridos presentan follaje variegado: *T. subulata* 4x  $\times$  *T. grandidentata*, *T. grandidentata*  $\times$  *T. subulata* 2x, *T. Aurelii*  $\times$  *T. Krapovickasii* 2x, *T. Aurelii*  $\times$  *T. aff. coriacea* y *T. Aurelii*  $\times$  *T. ulmifolia* que presenta además anteras petaloides.

### Discusión

Los cruzamientos intraespecíficos realizados en *T. Krapovickasii* y *T. scabra* indican, con la obtención de híbridos triploides fenotípicamente similares a sus progenitores, la unidad de los citótipos 2x y 4x. Fernández (1987) señaló que el comportamiento meiótico de los citótipos 4x corresponde al de los autopoliploides; la morfología externa similar de diploides, triploides y tetraploides lo demuestra. En *Turnera subulata* ésto fue confirmado con estudios citológicos. (Arbo & Fernández, 1983).

Los resultados de los cruzamientos interespecíficos entre las especies usadas, igual que los obtenidos por Shore & Barrett (1985), confirman las relaciones entre estos táxones, ya establecidas por Urban en 1883 sobre datos morfológicos: las especies de flores amarillas forman un grupo natural, muy afín, y lo mismo sucede con las especies de flores blanco—azuladas. Estas últimas especies están genéticamente aisladas de las restantes especies del complejo *T. ulmifolia*. Lo mismo sucede con *T. aff. coriacea* y *T. hermannioides*, el porcentaje de éxitos sobre las combinaciones intentadas es casi tan bajo en unas como en otras (cuadro 3).

La cantidad de híbridos obtenidos con las especies alopóliploides señala su condición, ya que la posesión de genomios diferentes amplía su espectro de cruzabilidad. En este sentido se puede comparar el comportamiento de los alopóliploides con el de los autopóliploides. Calculando para cada poliploide el porcentaje de éxitos sobre el total de combinaciones realizadas (cuadro 3), se obtiene un promedio de 60% para los alopóliploides contra un 29% para los autopóliploides, o 38% sin tomar en cuenta a *T. grandiflora* 8x.

En general, tanto los fracasos como los híbridos logrados demuestran que las especies utilizadas presentan aislamiento reproductivo bien marcado, con barreras genéticas que operan a nivel precigótico (hábitat, horario de antesis) como postcigótico (cruzamientos fallidos, semillas vanas, semillas que no germinan, plántulas albinas, híbridos cloróticos). La desarmonía génica se manifiesta aún en los híbridos viables a través de la aparición de follaje variegado, de esterilidad parcial o total con anteras reducidas (Stebbins, 1978; Dobzhansky & al. 1977), y en el caso extremo, con la aparición de anteras petaloides en el híbrido *T. Aurelii* x *T. ulmifolia*.

El análisis morfológico de los híbridos obtenidos, y especialmente el estudio de la meiosis, que ya están en marcha, permitirán aclarar las relaciones filogenéticas entre las especies de la serie *Canaligerae*, y los probables antecesores diploides de los alopóliploides.

#### Bibliografía

- Arbo, M.M. 1981. Novedades en Turneráceas de Brasil. *Bonplandia* 5 (14): 111-122.
- 1985. Notas taxonómicas sobre Turneráceas sudamericanas. *Candollea* 40: 175-191.
- 1986. Una nueva *Turnera* del Paraguay. En Spichiger & Bocquet, ed., *Notulae ad Floram paraquaiensem* 5, *Candollea* 41(1): 209-210.

- Arbo, M.M. 1986. Paraguay, centro importante de especiación en las Turneráceas. En Spichiger & Bocquet, ed., *Notulae ad Floram paraquaiensem* 6, *Candollea* 41(1):211-218.
- Arbo, M.M. & Fernández, A. 1983. Posición taxonómica, citología y palinología de tres niveles de ploidía de *Turnera subulata* Smith. *Bonplandia* 5 (23): 211-226.
- Backer, C.A. 1951. *Turneraceae*. *Flora Malesiana* Ser. I, 4: 235-238.
- Barrett, S.C.H. 1978. Heterostyly in a tropical weed: the reproductive biology of the *Turnera ulmifolia* complex (*Turneraceae*). *Canadian J. Bot.* 56 (15): 1713-1725.
- Dobzhansky, T. & al. 1977. *Evolution*. Freeman & Co. San Francisco. E.E.U.U.
- Fernández, A. 1987. Estudios cromosómicos en *Turnera* y *Piri-queta* (*Turneraceae*). *Bonplandia*, 6 (1): 1-21.
- Gregory, M.P. & Gregory, W.C. 1979. Exotic germ plasm of *Arachis* L. interspecific hybrids. *J. Heredity* 70: 185-193.
- Lock, R.H. 1904. Ecological notes on *Turnera ulmifolia* L. var. *elegans* Urban. *Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya* 2: 107-119.
- Martin, F.W. 1965. Distyly and incompatibility in *Turnera ulmifolia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 92(3): 185-192.
- Raman, V.S. & Kesavan, P.C. 1964. Meiosis and the nature of polyploidy in *Turnera ulmifolia* L. *J. Indian Bot. Soc.* 43: 495-497.
- Sanchez-Monge, E. 1974. *Fitogenética*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Colección Monografías I.N. I.A. n° 12. Madrid. España.
- Shore, J. & Barrett, S.C.H. 1985. Morphological differentiation and crossability among populations of the *Turnera ulmifolia* L. complex (*Turneraceae*). *Systematic Botany* 10(3): 308-321.

- Stebbins, G.L. 1978. Procesos de la evolución orgánica (traducción de Processes of Organic Evolution, 2a. ed., 1971). Prentice/Hall International. España.
- Urban, I. 1883. Monographie der familie der Turneraceen. Jahrb. Königl. Bot. Gart. Berlin 2: 1-152.
- 1907. *Turneraceae novae Uleanae*. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 4: 129-134.