

RELACIONES GENOMICAS ENTRE CUATRO ESPECIES
DIPLOIDES DE *TURNERA* CON FLORES AMARILLAS
(SERIE *CANALIGERAE*)

por Aveliano FERNANDEZ y María M. ARBO*

Summary

The morphological and cytogenetical features of the artificial hybrids among four diploid species ($2n=10$): *T. concinna*, *T. Krapovickasii*, *T. scabra* and *T. subulata* have been studied. The hybrids were intermediate in several characters such as the colour of the flowers, and the length, width and shape of seeds; in a few traits they resembled one or the other parent.

All the interspecific hybrids showed a high percentage of PMC with five bivalents. The meiosis of *T. subulata* x *T. scabra* was regular (5 II). In the other hybrids a low frequency of trivalents or quadrivalents was recorded; these trivalents and quadrivalents are evidence of reciprocal translocations. Bridges and fragments in anafase I and II reveal the presence of paracentric inversions.

The morphological and cytogenetical analysis of the hybrids indicates close relationships between *T. scabra* and *T. subulata* and between *T. concinna* and *T. Krapovickasii* respectively. The latter species have a pair of chromosomes with big satellites. *T. scabra* and *T. concinna* are more distantly related.

The cytogenetic study of all the hybrids among these species would confirm that they are independent taxa. They have the same basic genome, which we designate $A^{su} A^{su}$ for *T. subulata*, $A^{sc} A^{sc}$ for *T. scabra*, $A^k A^k$ for *T. Krapovickasii* and $A^c A^c$ for *T. concinna*.

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

Introducción

El género *Turnera* está constituido por alrededor de 100 especies, agrupadas en nueve series. Los estudios citológicos realizados en seis de estas series (Fernández, 1987) demostraron que existen tres números básicos: $x=7$ que es el más frecuente, $x=13$ en la serie monotípica *Papilliferae* Urban, y $x=5$ en la serie *Canaligeræ* Urban, que presenta la estructura floral más evolucionada en el género, con hipanto apendicular.

La serie *Canaligeræ* está constituida por dos grupos de especies que se diferencian entre sí por sus semillas. Uno de los grupos constituye el complejo *T. ulmifolia* L., especie que incluye más de diez variedades (Urban, 1883), la mayoría de las cuales se reconocen actualmente como especies; se caracteriza por sus semillas con cántala redondeada, no prominente, y episperma con aréolas transrectangulares o hexagonales. El otro grupo comprende varias especies tropicales de áreas restringidas, con semillas marcadamente curvadas, de cántala prominente, con una concavidad orientada hacia la rafca, y episperma con aréolas transrectangulares muy pequeñas.

Las especies del complejo *T. ulmifolia* presentan varios niveles de ploidía, desde $2x$ hasta $8x$, y los estudios sobre la meiosis en poliploides indican que hay auto- y alopoliploides (Fernández, 1987). Trece especies del complejo han sido estudiadas citológicamente (Barrett & Shore, 1987; Fernández, 1987) y hemos realizado cruzamientos interespecíficos con todas estas especies (Arbo & Fernández, 1987). Entre ellas hay siete especies diploides: tres con flores blancas y cuatro con flores amarillas.

Presentamos en este trabajo los estudios realizados sobre los híbridos interespecíficos obtenidos entre las cuatro especies diploides con flores amarillas: *T. subulata* Sm., *T. scabra* Millsp., *T. Krapovickasii* Arbo y *T. concinna* Arbo. Las tres primeras especies presentan también citótipos $4x$.

Material y métodos

El procedimiento usado para la obtención de híbridos fue el siguiente: castración de las flores usadas como madres y polinización con polen de la accesión elegida como padre. Las flores madres se marcaron con una etiqueta en la que se indicaba el progenitor masculino. Los frutos en desarrollo se encerraban en bolsitas de tul de malla chica a fin de asegurar la cosecha. La cantidad de semillas obtenidas en los distintos cruzamientos fue muy variable. En algunos casos se lograron muchas, pero sin embargo el número de plantas fue bajo en general (Cuadro 1). Las semillas se sembraron en macetas individuales; los híbridos se transplantaron después de desarrollarse el primer par de hojas.

Los estudios citológicos fueron realizados en las mismas plantas que se usaron para obtener los híbridos, excepto en el caso de *T. scabra* donde se usaron plantas diferentes pero provenientes de la misma localidad. En todo el trabajo, las medidas y porcentajes representan promedios.

Las preparaciones para estudio de meiosis se hicieron fijando los botones florales con etanol absoluto y ácido láctico (5:1) y coloreando con Feulgen. Para mitosis se siguió el mismo procedimiento, previo pretratamiento de los ápices radiculares con 8-hidroxiquinolina 0.002M durante 3 horas a temperatura de laboratorio.

Para determinar el porcentaje de viabilidad se coloreó el polen 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.

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

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

T. Krapovickasii: Argentina, Jujuy, Rio Negro, Ahumada 4549; Bolivia, Tarija, Pto. Margarita, Krapovickas 39099.

T. scabra: Nicaragua, Managua, ca. Mateare, Araquistain 1354; Managua, Montiel s/n.

T. subulata: Brasil, Maranhão, São Luiz, Arbo 2410.

T. concinna x *T. Krapovickasii*: Arbo & Fernández 2741 (213 x 4549), 2731 y 2728 (213 x 39099), 2752 (4549 x 213).

T. concinna x *T. scabra*: Arbo & Fernández 2730 (213 x 1354).

T. concinna x *T. subulata*: Arbo & Fernández 2745 (213 x 2410).

T. scabra x *T. Krapovickasii*: Arbo 2568 (1354 x 4549), 2577 y 2582 (4549 x 1354); Arbo & Fernández 2732 (39099 x 1354).

T. subulata x *T. scabra*: Arbo 2575 (2410 x 1354).

T. subulata x *T. Krapovickasii*: Arbo 2567 (2410 x 4549); Fernández 381 y Arbo & Fernández 2714 (4549 x 2410).

Cuadro 1. Número de semillas y plantas obtenidas de los cruzamientos efectuados.

Combinaciones	Nº de cruzamientos realizados	Semillas	Plantas F ₁
<i>T. concinna</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	21	41	9
<i>T. concinna</i> x <i>T. scabra</i>	9	32	1
<i>T. concinna</i> x <i>T. subulata</i>	26	25	3
<i>T. scabra</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	14	117	5
<i>T. subulata</i> x <i>T. scabra</i>	12	12	1
<i>T. subulata</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	19	148	7

Resultados

Caracteres diagnósticos de los progenitores

Además de poseer flores amarillas, las cuatro especies comparten los siguientes caracteres: heterostilia dimorfa, perfiles subula-

dos, anteras anaranjadas, semillas con episperma reticulado y cá-laza apical redondeada.

T. concinna tiene flores de color amarillo cremoso cuyos pétalos, algunas veces, pueden presentar en la base una sombra violácea debida a la presencia de diminutos puntos oscuros. Entre las cuatro especies, es la que posee menor número de ramas en el estigma, entre 8 y 16. Sus frutos son de tamaño mediano con 13–20 semillas largas y curvadas, con aréolas pequeñas rectangulares, cuadrangulares o hexagonales. Su follaje es de color verde. Los granos de polen de flores brevistilas presentan un tamaño promedio de $59\mu\text{m}$ y los de flores longistilas $49\mu\text{m}$. El porcentaje de viabilidad del polen es variable, promediando 80.85%.

T. Krapovickasii posee flores de color amarillo pálido o amarillo cromo, que pueden tener o no mancha morada o venas violáceas en la base de cada pétalo; los frutos son lativoides y contienen unas 23 semillas largas y delgadas, con aréolas transrectangulares muy pequeñas, y arilo amplio, bien desarrollado. El follaje de esta especie es característicamente glauco, aunque en algunas poblaciones puede ser verde claro. Los granos de polen de flores brevistilas miden unos $55\mu\text{m}$, y los de flores longistilas, $50\mu\text{m}$. La viabilidad del polen es 90.25%.

T. scabra se caracteriza por sus flores de color amarillo dorado, follaje verde oscuro y frutos grandes con 60 semillas casi rectas, cortas y generalmente anchas, con arilo unilateral no muy desarrollado. Los granos de polen de flores brevistilas miden $60\mu\text{m}$, y los de flores longistilas, $44\mu\text{m}$; la viabilidad del polen es 84 %.

T. subulata, muy afín a la especie anterior en sus caracteres vegetativos, se diferencia por la presencia de una mancha basal conspicua, oscura, en la base de cada pétalo, de manera que la garganta de la flor es de color morado; la porción apical de los pétalos es de color amarillo pálido, a veces casi blanco, los frutos contienen unas 33 semillas ligeramente más angostas que las de *T. scabra*. Los granos de polen miden $60\mu\text{m}$ en flores brevistilas y $47\mu\text{m}$ en flores longistilas. La viabilidad es de 95.50 % (Cuadro 2).

Morfología de los híbridos

Se tuvieron en cuenta especialmente los caracteres florales y seminales. Entre los caracteres vegetativos sólo se ha considerado el color del follaje, porque el tamaño, forma y dentado de las hojas son muy variables a lo largo de la vida de la planta.

Los caracteres morfológicos de los híbridos son frecuentemente intermedios con respecto a los de los progenitores. El color de los pétalos puede servir como ejemplo: las especies progenitoras presentan diferentes matices de amarillo, y los híbridos lucen matices intermedios entre los de los progenitores. Los caracteres de las semillas: largo, ancho, tamaño y forma de aréolas, desarrollo de arilo, se comportan de igual manera.

Hay caracteres que son dominantes y sirven como marcadores cuando existen sólo en el progenitor masculino, así por ejemplo la presencia de mancha morada o venas violáceas en la base de los pétalos en *T. subulata*. Toda la progenie híbrida de *T. subulata* presenta dicha mancha, excepto algunas plantas de *T. concinna* x *T. subulata* (A & F 2745) en las que la base es apenas violácea por la presencia de diminutos puntos oscuros, como puede ocurrir en *T. concinna*. En cambio, los híbridos de *T. Krapovickasii* pueden presentar o no mancha o venas violáceas.

El follaje glauco de *T. Krapovickasii* es generalmente dominante en los híbridos, pero en *T. Krapovickasii* x *T. scabra* (A 2582), *T. subulata* x *T. Krapovickasii* (A 2567) y su recíproco (F 381), el follaje es verde claro.

Hay otros caracteres, generalmente cuantitativos, cuyas medidas son mayores en los híbridos que en los progenitores, o que presentan gran variabilidad. El diámetro de la corola es frecuentemente intermedio, pero en algunos casos como en *T. concinna* x *T. Krapovickasii* (A & F 2728) y *T. concinna* x *T. subulata* (A & F 2745), es mayor que en ambos progenitores.

El ancho de los pétalos generalmente es igual al de los progenitores o intermedio; es mayor que en los padres en *T. concinna*

x T. Krapovickasii (A & F 2728 y 2741) y menor en *T. Krapovickasii x T. scabra* (A 2577) y en *T. subulata x T. scabra* (A 2575). La mancha basal de los pétalos es más oscura en *T. subulata x T. Krapovickasii* que en ambos progenitores.

La longitud de los profilos no varía mucho entre las especies progenitoras; en los híbridos es generalmente igual a la de los padres y en algunos casos mayor, como en *T. concinna x T. scabra* (A & F 2730) y *T. scabra x T. Krapovickasii* (A 2568). En *T. concinna x T. Krapovickasii* (A & F 2728 y 2731) la longitud de los profilos es variable, puede ser mayor o menor que la de los progenitores.

La longitud de las anteras es aproximadamente igual en híbridos y progenitores, excepto en *T. Krapovickasii x T. subulata* (A & F 2714), *T. scabra x T. Krapovickasii* (A 2568) y *T. subulata x T. Krapovickasii* (A 2567), en los que es mayor.

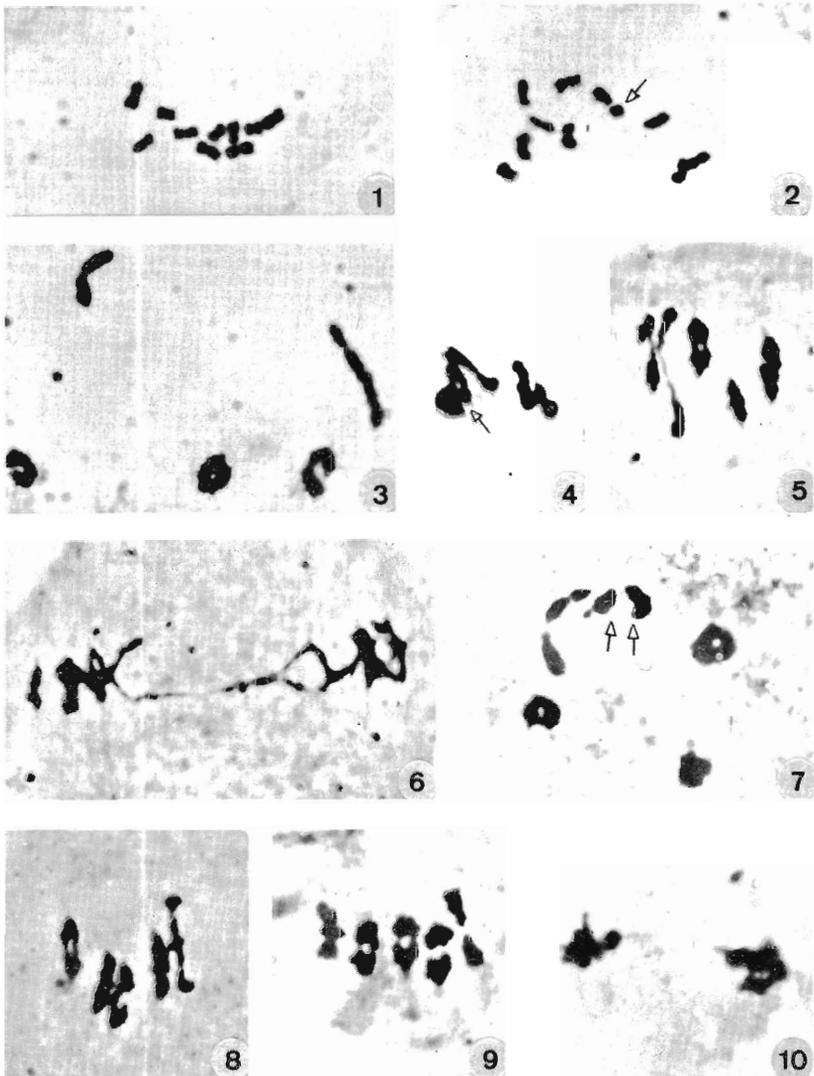
El número de ramas del estigma es llamativamente mayor en *T. concinna x T. subulata* (A & F 2745), *T. concinna x T. Krapovickasii* (A & F 2728), *T. scabra x T. Krapovickasii* (A 2568) y *T. Krapovickasii x T. subulata* (F 381).

Los frutos de los híbridos son pequeños pues desarrollan menor número de semillas que los progenitores, y además pocas semillas llegan a la madurez. Por ejemplo el híbrido *T. Krapovickasii x T. subulata*, en la retrocruza por *T. Krapovickasii* produjo solamente 1–5 semillas por fruto.

Citología y polen

Los progenitores presentaron meiosis regular con 5 II en todas las CMP analizadas. Se encontró una pequeña variación en el promedio de II cerrados por célula (Cuadro 3). En cuanto al porcentaje de CMP con 5 II cerrados, la especie que presentó la cifra menor es *T. Krapovickasii*.

T. concinna x T. Krapovickasii $2n = 2x = 10$. La meiosis fue estudiada en el híbrido A & F 2741. En Metafase I el promedio de



Figs. 1–2: **Cromosomas somáticos**. 1: *T. subulata* $2n=10$; 2: *T. Krapovickasii* $2n=10$, satélite señalado con flecha. Figs. 3–10: **Cromosomas meióticos**. 3: *T. concinna* x *T. Krapovickasii*, 5 II (3 cerrados, 2 abiertos). 4: *T. concinna* x *T. Krapovickasii*, 3 II + 1 IV (flecha). 5: *T. concinna* x *T. scabra*, 5 II (3 cerra-

bivalentes por célula es 4.80, y el de univalentes y trivalentes, 0.16 y 0.03 respectivamente. Se observaron 5 II (Fig. 3) en 86,66% de las CMP, con 3.75 bivalentes cerrados por célula (Cuadro 2). En 3.3% de las CMP se observaron 3 II + 1 IV (Fig. 4).

Los granos de polen fueron medidos en los cuatro híbridos obtenidos con estas especies, 2 con flores longistilas (2741 y 2752) y 2 con flores brevistilas (2728 y 2731). En flores brevistilas miden 57 μm , y en flores longistilas 47 μm (Cuadro 2).

La viabilidad del polen se estimó en los cuatro híbridos; se determinó en 20 flores, siendo 47 % (Cuadro 2).

T. concinna x *T. scabra* $2n=2x=10$. La meiosis fue estudiada en el híbrido A 2730, único obtenido con estos progenitores. En Metafase I el promedio de bivalentes es 4.98, y el de univalentes es muy bajo: 0.01 (Cuadro 3). A pesar de que se encontraron 5 II (Fig. 5) en 98,5 % de las CMP, el promedio de bivalentes cerrados por célula es muy bajo: 1.84. En Anafase I se encontraron puentes y fragmentos en 21% de las células y cromosomas rezagados en 7% de las mismas.

El híbrido es longistilo, los granos de polen miden 53 μm y la viabilidad, estimada en tres flores, es 1.5%.

T. concinna x *T. subulata* $2n=2x=10$. Con estos progenitores se obtuvo un solo híbrido, A & F 2745. En la meiosis, 87% de las CMP formaron 5 II, 11% 3 II + 1 IV y 2% 2 I + 4 II (Fig. 7). El promedio de bivalentes por CMP fue 4.75, y el rango de variación fue 3 a 5. El promedio de bivalentes cerrados por CMP fue 3.92 (Cuadro 3). En Anafase I y II se observaron puentes y fragmentos; se analizaron 36 CMP en Metafase II, y el 25% de las mismas presen-

dos, 2 abiertos). 6: *T. concinna* x *T. subulata*, M II, puente remanente de A I. 7: *T. concinna* x *T. subulata*, 4 II + 2 I (flechas). 8: *T. scabra* x *T. Krapovickasii*, 5 II (4 cerrados, 1 abierto). 9: *T. subulata* x *T. scabra*, 5 II (3 cerrados, 2 abiertos). 10: *T. Krapovickasii* x *T. subulata*, M II, puente remanente de A I y fragmento.

Cuadro 2. Tamaño y viabilidad de polen fresco en progenitores e híbridos.

	Planta brevistila		Planta longistila		Viabilidad en % y variación	Número de granos
	Tamaño y varia- ción en μm	Número de granos	Diámetro y variac. en μm	Número de granos		
<i>T. concinna</i>	59 \pm 0.21 (54–66)	100	49 \pm 0.23 (39–54)	100	80.85(52–98)	7501
<i>T. Krapovickasii</i>	55 \pm 0.27 (48–60)	101	50 \pm 0.28 (42–57)	100	90.25(57–99)	6288
<i>T. scabra</i>	61 \pm 0.20 (57–72)	100	44 \pm 0.40 (36–57)	100	84.06(74–95)	1301
<i>T. subulata</i>	60 \pm 0.18 (54–64)	132	47 \pm 0.25 (40–56)	124	95.50(92–99)	2306
<i>T. concinna x T. Krapovickasii</i>	57 \pm 0.27 (48–66)	212	47 \pm 0.22 (39–57)	217	46.87(24–67)	13449
<i>T. concinna x T. scabra</i>			53 \pm 0.71 (39–63)	67	1.5(1.1–2)	1919
<i>T. concinna x T. subulata</i>	53 \pm 0.58 (42–81)	100			28.62(14–44)	3174
<i>T. scabra x T. Krapovickasii</i>	59 \pm 0.35 (39–90)	205	52 \pm 0.29 (42–75)	207	35.70(17–61)	8393
<i>T. subulata x T. scabra</i>			49 \pm 0.27 (42–54)	100	69.25(57–80)	2771
<i>T. subulata x T. Krapovickasii</i>	62 \pm 0.27 (45–75)	303			55.91(37–76)	6975

taba puentes remanentes de Anafase I (Fig. 6). La segregación en Anafase I es regular, 5:5. ⁵

Este híbrido presenta flores brevistilas. El polen mide 52 μm , con un amplio rango de variación (Cuadro 2). La viabilidad promedio del polen es 28.62%, fue estimada en 5 flores, y presen-

ta bastante variabilidad (Cuadro 2).

T. scabra x *T. Krapovickasii* $2n=2x=10$. La meiosis se estudió en el híbrido A 2568. Se analizaron 134 CMP, de las cuales 1.53% (2 células) tenía 2 I + 4 II, 0.77% (1 célula) presentaba 3 II + 1 IV, y 97.7 % 5 II (Fig. 8). El promedio de bivalentes por célula fue 4.97, y los de univalentes y cuadrivalentes 0.03 y 0.007 respectivamente. El promedio de bivalentes cerrados es 3.25 (Cuadro 3).

El tamaño de los granos de polen fue medido en los cuatro híbridos obtenidos con estas especies, dos con flores longistilas (A 2568 y 2582) y dos con flores brevistilas (A 2577 y 2732). En flores longistilas fue $52 \mu\text{m}$ y en flores brevistilas $59 \mu\text{m}$.

La viabilidad de polen se estudió en los cuatro híbridos. Se determinó en 13 flores, fue de 36 % y mostró amplia variabilidad (Cuadro 2).

T. subulata x *T. scabra* $2n=2x=10$. La meiosis se estudió en el híbrido A 2575; se encontraron 5 II (Fig. 9) de los cuales 1.18 son cerrados (Cuadro 3). El polen mide $49 \mu\text{m}$, con pequeño rango de variación.

La viabilidad se calculó en 6 flores, y fue de 69.25% (Cuadro 2).

T. subulata x *T. Krapovickasii* $2n=2x=10$. La meiosis se estudió en los híbridos A 2567 y F 381. Se analizaron 53 CMP, con un promedio de bivalentes por célula de 4.88 y un rango de variación de 3 a 5 II. También se encontraron univalentes y trivalentes con promedios de 0.11 y 0.03 respectivamente. En Anafase I se analizaron 9 CMP con segregación normal (5:5), pero también había células con puentes y fragmentos que en algunos casos permanecen hasta Metafase II (Fig. 10).

Con esta combinación de progenitores se obtuvieron 3 híbridos, todos brevistilos. El tamaño de los granos de polen es $62 \mu\text{m}$, con un rango de variación de $30 \mu\text{m}$.

La viabilidad del polen se estimó en los tres híbridos, se midió en 11 flores, y fue de 56% (Cuadro 2).

Cuadro 3. Promedio y variación de las asociaciones cromosómicas en progenitores e híbridos diploides de *Turnera*, x=5.

Progenitores e híbridos 2x	I	II	III	IV	CMP	II cerr. \bar{x}	CMP	% CMP c/5 Ilc.	P y F*
<i>T. concinna</i>		5			40	4.32 ±0.09 (4 - 5)	25	3.2	
<i>T. Krapovickasii</i>		5			49	3.95 ±0.05 (3 - 5)	49	6	
<i>T. scabra</i>		5			82	4.09 ±0.12 (2 - 5)	52	40.38	
<i>T. subulata</i>		5			47	4.36 ±0.08 (3 - 5)	47	40.42	
<i>T. concinna</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	0.16 ±0.10 (0 - 2)	4.80 ±0.08 (3 - 5)	0.03 ±0.03 (0 - 1)	0.03 ±0.03 (0 - 1)	30	3.75 ±0.14 (3 - 5)	16	6.66	
<i>T. concinna</i> x <i>T. scabra</i>	0.01 ±0.01 (0 - 2)	4.98 ±0.01 (4 - 5)			71	1.84 ±0.09 (1 - 3)	38	2.38	sí
<i>T. concinna</i> x <i>T. subulata</i>	0.02 ±0.02 (0 - 2)	4.75 ± (3 - 5)		0.11 ±0.03 (0 - 1)	86	3.92 ±0.07 (2 - 5)	51	8.8	sí
<i>T. scabra</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	0.03 ±0.02 (0 - 2)	4.97 ±0.01 (3 - 5)		0.007 ±0.007 (0 - 1)	134	3.25 ±0.10 (1 - 4)	63	0	sí
<i>T. subulata</i> x <i>T. scabra</i>		5			15	1.18 ±0.22 (0 - 3)	11	0	
<i>T. subulata</i> x <i>T. Krapovickasii</i>	0.11 ±0.05 (0 - 2)	4.88 ±0.05 (3 - 5)	0.03 ±0.02 (0 - 1)		53	3.5 ±0.17 (3 - 4)	9	0	sí

* P y F= puentes y fragmentos.

Discusión

Los cuatro progenitores diploides: *T. concinna*, *T. Krapovickasii*, *T. scabra* y *T. subulata* presentan meiosis regular formando cinco bivalentes.

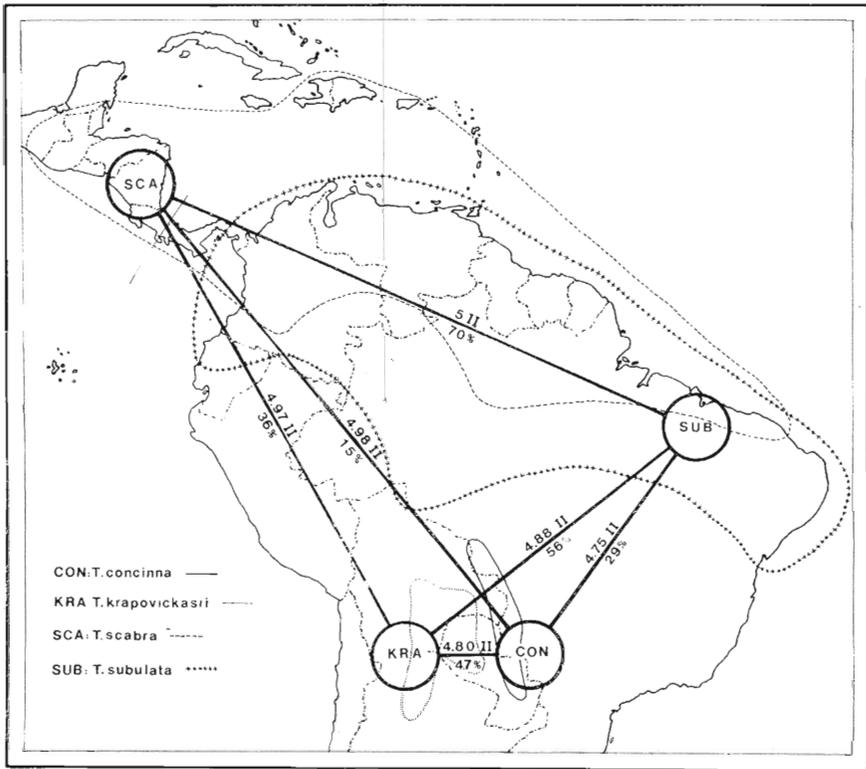
En *T. concinna* y *T. Krapovickasii* hay un par de cromosomas con macrosatélite (Fig. 2) que no se halló en *T. scabra* ni en *T. subulata* (Fig. 1).

Los híbridos diploides entre todas estas especies presentan en la meiosis un promedio elevado de bivalentes. *T. subulata* x *T. scabra* (A 2575) es el único híbrido que presenta 5 II en todas las células estudiadas, pero aquí se ha estudiado menor cantidad de CMP.

La aparición de trivalentes, aunque con frecuencia muy baja, en *T. concinna* x *T. Krapovickasii* y *T. subulata* x *T. Krapovickasii*, indica hibridez estructural para translocaciones, igual que la presencia de cuadrivalentes en *T. concinna* x *T. subulata*, *T. scabra* x *T. Krapovickasii* y *T. concinna* x *T. Krapovickasii*.

Los puentes y fragmentos en *T. concinna* x *T. scabra*, *T. concinna* x *T. subulata* y *T. subulata* x *T. Krapovickasii* indican la presencia de inversiones paracéntricas. Probablemente la hibridez estructural sea más frecuente de la que se puede verificar citológicamente, y en el caso de *T. subulata* x *T. scabra* se trataría de hibridez estructural críptica (Stebbins, 1951).

El promedio de bivalentes cerrados por CMP se estudió en todos los híbridos. El más bajo, 1.18, se halló en *T. subulata* x *T. scabra*. El porcentaje de CMP con 5 II cerrados es muy variable; en los progenitores está entre 30 y 40%, excepto *T. Krapovickasii* en la que es de 6%; en los híbridos este porcentaje es muy bajo, y es interesante señalar que en los híbridos *T. subulata* x *T. scabra*, y *T. scabra* x *T. Krapovickasii* es de 0% (Cuadro 3). El híbrido que presenta porcentaje más alto de puentes y fragmentos en Anafase I es *T. concinna* x *T. scabra* y es también el que presenta menor viabilidad de polen (Cuadro 2).



Mapa 1. Distribución geográfica de las especies progenitoras y diagrama de cruzamientos. Los círculos indican las localidades de origen de los progenitores. Los porcentajes indican viabilidad de polen.

El tamaño promedio de los granos de polen es un carácter bastante confiable, en los progenitores es muy similar, aún en plantas provenientes de lugares muy distantes entre sí; en los híbridos estudiados, el tamaño promedio de los granos de polen es igual o ligeramente mayor que el de sus progenitores, excepto en *T. concinna* x *T. subulata* donde es menor, y en *T. subulata* x *T. scabra*, donde es mayor (Cuadro 2).

El rango de variación del tamaño de los granos de polen en los progenitores oscila generalmente entre 10–16 μm ; en los híbridos es generalmente mayor, 20 μm , llegando a 51 μm en *T. scabra* x *T. Krapovickasii* (Cuadro 2).

Conclusiones

Los datos morfológicos indican que *T. scabra* y *T. subulata* son especies muy afines, de aspecto vegetativo muy similar; esta similitud se extiende a la forma de las flores, que sólo se diferencian por la presencia de manchas oscuras en la garganta de *T. subulata*. Así, el material de herbario sin flores puede resultar muy difícil de asignar a una u otra especie. La misma conclusión surge del estudio citológico de ambas especies, que carecen de cromosomas con macrosatélite.

El híbrido interespecífico entre *T. scabra* y *T. subulata* también parece indicar cercano parentesco entre estas especies, pues forma regularmente 5 II y la viabilidad de polen es muy elevada, aunque siempre menor que en los progenitores. Sin embargo, presenta el promedio más bajo de II cerrados y no se hallaron CMP con 5 II cerrados (Cuadro 3).

T. scabra vive en Centroamérica, en las islas del Caribe, en Colombia, Venezuela, Guyana y algunas localidades del N de Brasil (hasta Ceará). *T. subulata* habita en Panamá, Colombia, Ecuador, Venezuela, Guayanas y N de Brasil hasta Bahía (Mapa 1). Como se ve, las áreas geográficas de estas dos especies se superponen en el N de América del Sur. En algunas localidades se han encontrado poblaciones de *T. subulata* donde conviven plantas con flores totalmente amarillas. La presencia de estas plantas puede explicarse por un mecanismo de introgresión con *T. scabra* (Arbo & Fernández, 1987).

T. Krapovickasii y *T. concinna* también constituyen un par afín, donde el cercano parentesco está señalado por los caracteres

morfológicos de las semillas y la posesión de un par de cromosomas con macrosatélite. Los híbridos obtenidos entre estas especies presentan 47% de viabilidad del polen y 3.75 bivalentes cerrados. Las plantas de F₁ cruzadas entre sí, dieron solamente 2–8 semillas por fruto.

Las áreas geográficas de estas especies, más reducidas que las anteriores, no se superponen. *T. Krapovickasii* habita en el NW de Argentina, Bolivia y Paraguay occidental, mientras *T. concinna* vive en el este de Bolivia, Brasil (Mato Grosso) y Paraguay noreste (Mapa 1).

A pesar de la afinidad existente entre estos dos pares de especies, el comportamiento de las mismas en los restantes cruzamientos está indicando que se trata de entidades bien diferenciadas. Así por ejemplo, los híbridos *T. scabra* x *T. Krapovickasii* y *T. concinna* x *T. scabra*, a pesar de tener un promedio casi igual de bivalentes, presentan una diferencia marcada en la viabilidad de polen, 32% en el primer caso y apenas 1.5% en el segundo. Esta diferencia está ligada al mayor porcentaje de puentes y fragmentos hallado en el segundo híbrido y al menor promedio de bivalentes cerrados.

Si se comparan los híbridos *T. subulata* x *T. Krapovickasii* y *T. concinna* x *T. subulata* se encuentra también una diferencia marcada entre ambos en viabilidad del polen y promedio de bivalentes.

Considerando la distribución geográfica de las especies progenitoras, se observa que *T. subulata* está situada en posición central con respecto a las demás, y es la de área más extensa (Mapa 1). Por otra parte se ha comprobado que es la especie con cruzabilidad más alta en la serie *Canaligerae* (Arbo & Fernández, 1987). *T. concinna* es la especie de área geográfica más restringida; la única accesión estudiada citológicamente de esta especie es diploide. Las otras tres especies presentan citotipos 2x y 4x.

Barrett & Shore (1987) consideran que *T. subulata* y *T. scabra* son variedades del complejo *T. ulmifolia* (var. *elegans* y var. *intermedia* respectivamente). Si se consideran solamente estas especies

y sus híbridos, se podría pensar que constituyen una sola especie. Analizando en conjunto los datos morfológicos y los resultados citogenéticos de los híbridos entre las cuatro entidades, se llega a la conclusión de que es preferible tratarlas como especies.

La relación de parentesco es más estrecha entre *T. scabra* y *T. subulata*, y las especies menos afines son *T. scabra* y *T. concinna*. La especie más primitiva del grupo sería *T. subulata*, a partir de la cual se habría diferenciado por un lado *T. scabra* y por otro *T. Krapovickasii*. A su vez *T. concinna* probablemente habría derivado de *T. Krapovickasii*.

Los resultados citogenéticos obtenidos muestran que las cuatro especies poseen genomas básicos comunes, cuya fórmula genómica sería $A^{su}A^{su}$ para *T. subulata*, $A^{sc}A^{sc}$ para *T. scabra*, A^kA^k para *T. Krapovickasii* y A^cA^c para *T. concinna*.

Bibliografía

- Arbo, M.M. & A. Fernández. 1983. Posición taxonómica, citología y palinología de tres niveles de ploidía de *Turnera subulata* Smith. *Bonplandia* 5(23): 211–226.
- 1987. Cruzamientos intra e interespecíficos en *Turnera*, serie *Canaligeræ*. *Bonplandia* 6(1): 23–38.
- Barrett, S.C.H. & J.S. Shore. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (*Turneraceae*). *Evolution* 41(2): 340–354.
- Fernández, A. 1987. Estudios cromosómicos en *Turnera* y *Piri-quetta* (*Turneraceae*). *Bonplandia* 6(1): 1–22.
- Stebbins, G.L. 1951. Variation and evolution in plants. 2nd. ed. Columbia Univ. Press. New York.
- Urban, I. 1883. Monographie der Familie der Turneraceen. *Jahrb. Königl. Bot. Gart. Berlin* 2: 1–152.