

## ESTUDIOS CITOTAXONOMICOS Y EVOLUTIVOS EN ESPECIES HERBACEAS SUDAMERICANAS DE *OXALIS* (*OXALIDACEAE*). I<sup>1</sup>

Por CARLOS A. NARANJO<sup>2</sup>, LILIANA M. MOLA<sup>2</sup>, LIDIA POGGIO<sup>2</sup>  
y MARIA MULGURA DE ROMERO<sup>3</sup>

### SUMMARY

The present work deals with chromosome studies in 20 taxa (belonging to 5 sections); 17 of these have never been studied before. In the *Ionoxalis* (Small) Knuth section the 7 taxa studied have the basic number  $x = 7$  and small chromosomes. *O. biloba* Fred., *O. macachin* Arech., *O. corymbosa* DC. and *O. sellowiana* Zucc. are diploids ( $2n = 14$ ); *O. hispidula* Zucc. and *O. perdicaria* (Mol.) Bert. are tetraploids ( $2n = 28$ ) and have regular meiosis forming 14 II. A pentaploid individual ( $2n = 35$ ), morphologically alike to *O. hispidula*, presented an average meiotic configuration of  $14 \text{ II} + 7 \text{ I}$ . It is probably a putative natural hybrid between *O. hispidula* ( $4x$ ) and a related hexaploid. In the *Laxae* (Reiche) Knuth section *O. valdiviensis* Barn. and *O. micrantha* Bert. ex Colla are diploids with  $x = 9$  and regular meiosis; *O. micrantha* has the smallest chromosomes among those observed in this work, whereas chromosomes of *O. valdiviensis* are similar to those of the previous sections. In the *Articulatae* Knuth section it was observed that *O. articulata* Savign. var. *articulata* and *O. articulata* Savign. var. *hirsuta* Prog. are diploids with  $x = 7$  and small chromosomes, and both varieties are not chromosomally different; *O. regnelli* Miq. is tetraploid with  $x = 7$ ; it has larger chromosomes and a meiosis relative regular without forming multivalents ( $n = 14$ ); differences in the meiotic behaviour between two populations of this species were found; *O. lasiopetala* Zucc. is also tetraploid but with  $x = 6$  and chromosomes of an intermediate size and regular meiosis ( $n = 12$ ). In the *Corniculatae* DC. section, which has  $x = 6$  and small chromosomes, *O. sexenata* Sab. would be hexaploid with regular meiosis forming 18 II; *O. chrysantha* Prog. presents different populations with diploid ( $n = 6$ ), tetraploid ( $n = 12$ ); and hexaploid ( $n = 18$ ) cytotypes. Taking into account the exomorphological similarities among these cytotypes and the meiotic behaviour in the tetraploid and the hexaploid, the alternative hypotheses of intervarietal autopolyploidy vs. segmental allopolyploid are discussed in order to explain their origin. In the *Clematodes* Knuth section: *O. refracta* St. Hil., *O. viscosissima* (Norl.) Cabrera and *O. amara* St. Hil. var. *scabra* Prog. are diploids with  $x = 5$

<sup>1</sup> Resultados parcialmente presentados en el IV Congreso Latinoamericano de Genética (Mendoza, 1979) y XI Congreso Argentino de Genética (Mar del Plata, 1980) y V Congreso Latinoamericano de Genética (Viña del Mar, Chile, 1981).

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 1428 Buenos Aires.

<sup>3</sup> Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro.

Aceptado para su publicación: 19-X-1981.

and chromosomes remarkably larger than those of the other species. *O. refracta* and *O. viscosissima* have similar karyotypes whereas *O. amara* var. *scabra* presents important differences which are manifested in its meiotic behaviour. There are certain correlations between the different basic numbers and morphological characters used to group the species in each section. Apparently the species with small or medium sized chromosomes belong to sections where polyploidy is frequent. Natural hybridization would be frequent in some sections and together with polyploidy would be important speciation processes. In the section with large chromosomes the increase in DNA content would be somewhat equivalent to polyploidy.

## INTRODUCCION

El género *Oxalis* L. consta de aproximadamente 600 especies que poseen una amplia distribución mundial; está muy diversificado en Sudáfrica y Sudamérica, menos en América Central y México, y tiene pocas especies nativas en el resto de América, Europa y Asia. En la región del Cabo (Sud Africa) hay alrededor de 200 especies y en Sud América el número de especies llegaría a 300 (Veldkamp, 1971; Denton, 1973; Robertson, 1975). Knuth (1930) ha realizado una amplia sinopsis del género y lo ha dividido en 37 secciones. De las especies sudamericanas sólo se conocían recuentos cromosómicos en alrededor de 35 (Bolkhovskikh *et al.*, 1969; Darlington y Wylie, 1955; Cave, 1958-1964; Moore, 1973, 1977; Ornduff, 1967-68-69). Los estudios cromosómicos realizados hasta ahora indican que este género posee gran variación en cuanto a número básico, nivel de ploidía, tamaño y morfología de los cromosomas. Esta variación estaría correlacionada con la gran variación morfológica en cuanto al hábito, hojas y frutos existentes en el género. Un detallado estudio cromosómico, conjuntamente con una adecuada revisión taxonómica, permitiría una clasificación más natural del género y, además, analizar los procesos de especiación que habrían dado origen a su gran diversificación. Con este propósito se han iniciado trabajos sobre estudios cromosómicos en especies sudamericanas herbáceas (Mola *et al.*, 1979, 1980 y Naranjo *et al.* 1981) y arbustivas (De Azkue y Martínez, 1981 a; 1981 b). En el presente trabajo se estudian los cromosomas de 20 taxones (pertenecientes a 5 secciones); 17 de estos estudios son realizados por primera vez

## MATERIALES Y METODOS

Los materiales son mantenidos en cultivo en la Fac. Cs. Ex. y Nat., U.B.A.; su procedencia se detalla en la Tabla 1. Las identificaciones taxonómicas fueron realizadas en base a los siguientes trabajos: Knuth (1930), Eiten (1963), Denton (1973), Múlgura de Romero (1973), Cabrera (1966), Cabrera y Zardini (1979) y Lour-

teig (1979). Los ejemplares de herbario respectivos se encuentran depositados en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA (BAFC) y en el Instituto de Botánica Darwinion (SI).

Se realizaron estudios meióticos y estudios cromosómicos en mitosis del tapete y del arquesporio, en anteras provenientes de botones florales jóvenes previamente fijados en Newcomer modificado (Hunziker, 1966). La tinción y aplastamiento fueron hechos en hematoxilina propiónica al 2 % en ácido propiónico 45 % con agregado de citrato férrico al 1 % como mordiente cuando fue necesario (Sáez, 1960; Núñez, 1968) o carmín propiónico 2 % en ácido propiónico 45 %.

También se realizaron recuentos y análisis de los cromosomas mitóticos en meristemas de primordios foliares y de raíces. Para la obtención de estos preparados se siguió el siguiente método: Pretratamiento, con colchicina al 0,05 % ó solución saturada de paradichlorobenceno, durante 5 horas a temperatura ambiente; fijación en mezcla de alcohol absoluto y ácido acético glacial (3:1), hidrólisis en CIH 5N durante 3 a 5 minutos a temperatura ambiente; tinción y aplastamiento en hematoxilina al 2 % y citrato férrico.

La nomenclatura usada para la descripción morfológica de los cromosomas es la propuesta por Levan *et al.* (1964). En los casos en que se describe la morfología cromosómica (cariótipo), se lo hizo sobre la base de por lo menos diez células estudiadas.

## RESULTADOS Y DISCUSION

En la Tabla 1 se describen los números cromosómicos ( $n$  y/o  $2n$ ), se presentan los probables números básicos ( $x$ ) y los niveles de ploidía hallados en cada uno de los materiales estudiados. En la Tabla 2 se detallan las configuraciones de los cromosomas meióticos en profase I ó metafase I en las entidades donde fue útil su análisis comparativo. En las figuras 1, 2 y 3 se muestran las características de los cromosomas en meiosis o mitosis.

Sección *IONOXALIS* (Small) Knuth: Esta sección se encuentra representada en Norte y Sudamérica e incluye hierbas perennes bulbosas. En este trabajo se han estudiado: *O. biloba* Fred; *O. macachin* Arech.; *O. sellowiana* Zucc.; *O. corymbosa* DC.; *O. hispidula* Zucc. y *O. perdicaria* (Mol.) Bert.

*Oxalis biloba*: Se pudo determinar para esta especie un número cromosómico  $2n = 14$  con un cariótipo bastante simétrico, pues sus cromosomas son todos de tamaño semejante poseyendo la mayoría de ellos centrómero en la región mediana (cromosomas  $m$ ) (Fig. 1A). El estudio meiótico mostró un comportamiento normal de sus cro-

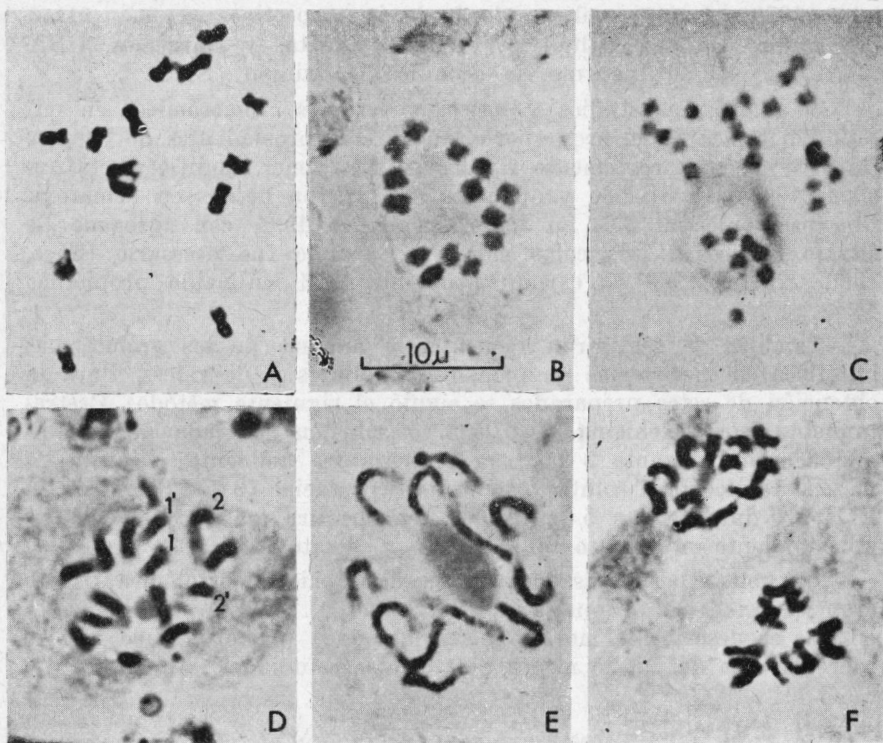


FIG. 1. A = Metafase mitótica en meristema de raíz, B y C. = Metafases mitóticas en meristemas de hojas. A = *O. biloba*,  $2n = 14$ ; B = *O. sellowiana*,  $2n = 14$ ; C = *O. perdicaria*,  $2n = 28$ . D-E = Profases mitóticas en células del arquesporio. D = *O. corymbosa*  $2n = 14$ ; E = *O. chrysantha* (CAN 587)  $2n = 12$ . F = Profase mitótica de una célula binucleada diploide del tapete de *O. chrysantha* (CAN 587),  $2n = 12$ . Todas con igual aumento. Explicación en el texto.

mosomas ( $n = 7$ ) con formación de 7 II (bivalentes) en diacinesis-metafase I (Fig. 2 A, Tabla 1).

*Oxalis macachin*: El estudio meiótico realizado permitió determinar  $n = 7$  con meiosis regular y formación de 7 II (Fig. 2 B).

*Oxalis sellowiana*: Posee  $2n = 14$  (Fig. 1 B, Tabla 1). Sus cromosomas son de tamaño semejante y la mayoría posee centrómero mediano o submediano. Al igual que las dos anteriores es una especie diploide con  $x = 7$ . Schnack (1978) dio a conocer para esta especie  $n = 8$ , pero debido a que en el resumen publicado no cita la localidad y ejemplares de herbario del material estudiado, resulta difícil

discutir la diferencia con los resultados hallados en el presente trabajo. Suponiendo que se trate de la misma entidad taxonómica, la existencia de aneuploidía o cromosomas supernumerarios explicarían la presencia de  $n = 8$  en algunos individuos de esta especie.

*Oxalis corymbosa*: Para esta especie habían sido citados  $n = 14$ ,  $2n = 28$  en materiales cultivados en el sudeste de Estados Unidos de Norteamérica, que serían tetraploides con  $x = 7$  (Robertson, 1975), y  $2n = 35$  citado por Baker (1965) para un material de Ghana, que según dicho autor, sería pentaploide con  $x = 7$  y estéril pues nunca forma semillas. En el presente trabajo se ha encontrado para *O. corymbosa*  $n = 7$  y  $2n = 14$ , lo cual indica que se trata de una entidad diploide con  $x = 7$  (Tabla 1, Fig. 2 C-E). Al realizar el estudio meiótico no fue posible individualizar y determinar el número de bivalentes hasta diacinesis, pues en estados anteriores se contó un número variable de cuerpos heteropienóticos positivos y eran muy pocos y tenues los filamentos de unión entre ellos (ver diplotene medio en Fig. 2 C). Recién en diacinesis (Fig. 2 D) se pudieron individualizar los 7 II, la mayoría con un solo quiasma terminal. El acercamiento de los homólogos, a medida que progresa la profase, se debería a la contracción de las zonas heteropienóticas negativas. En anteras jóvenes fue posible analizar la morfología cromosómica en divisiones de células del arquesporio. En la Fig. 1 D se muestra una profase mitótica en la cual puede observarse la presencia de grandes regiones heteropienóticas positivas (probablemente heterocromatina), en todos los cromosomas, situadas en la mayoría de ellos a ambos lados del centrómero, lo que explicaría la localización terminal de los quiasmas. Este hecho permitió individualizar y caracterizar algunos de los cromosomas como, por ejemplo, el 1 y su homólogo 1' (Fig. 1 D) que tendrían centrómero en la región mediana y poseen dos bloques heteropienóticos positivos pericentroméricos. El cromosoma señalado con el número 2 poseería su brazo menor totalmente heteropienótico positivo y el otro brazo con sólo una banda heteropienótica intercalar; su homólogo 2' presenta las mismas características, aunque en esta fotomicrografía su brazo largo no está en foco.

*Oxalis hispidula*: Se ha podido determinar para esta especie un número gamético  $n = 14$  (Tabla 1). En individuos de las dos localidades estudiadas se vio un comportamiento meiótico normal con formación de 14 II (Fig. 2 F). Se trata de una especie tetraploide con  $x = 7$ . En un individuo de una de dichas poblaciones (Tabla 1, cult. 728/2), determinado como *O. hispidula* dado que su exomorfología no presentaría diferencia respecto a los caracteres de esta especie, se encontró  $2n = 35$ . El estudio meiótico de este individuo mostró las asociaciones cromosómicas que se indican en la Tabla 2, siendo

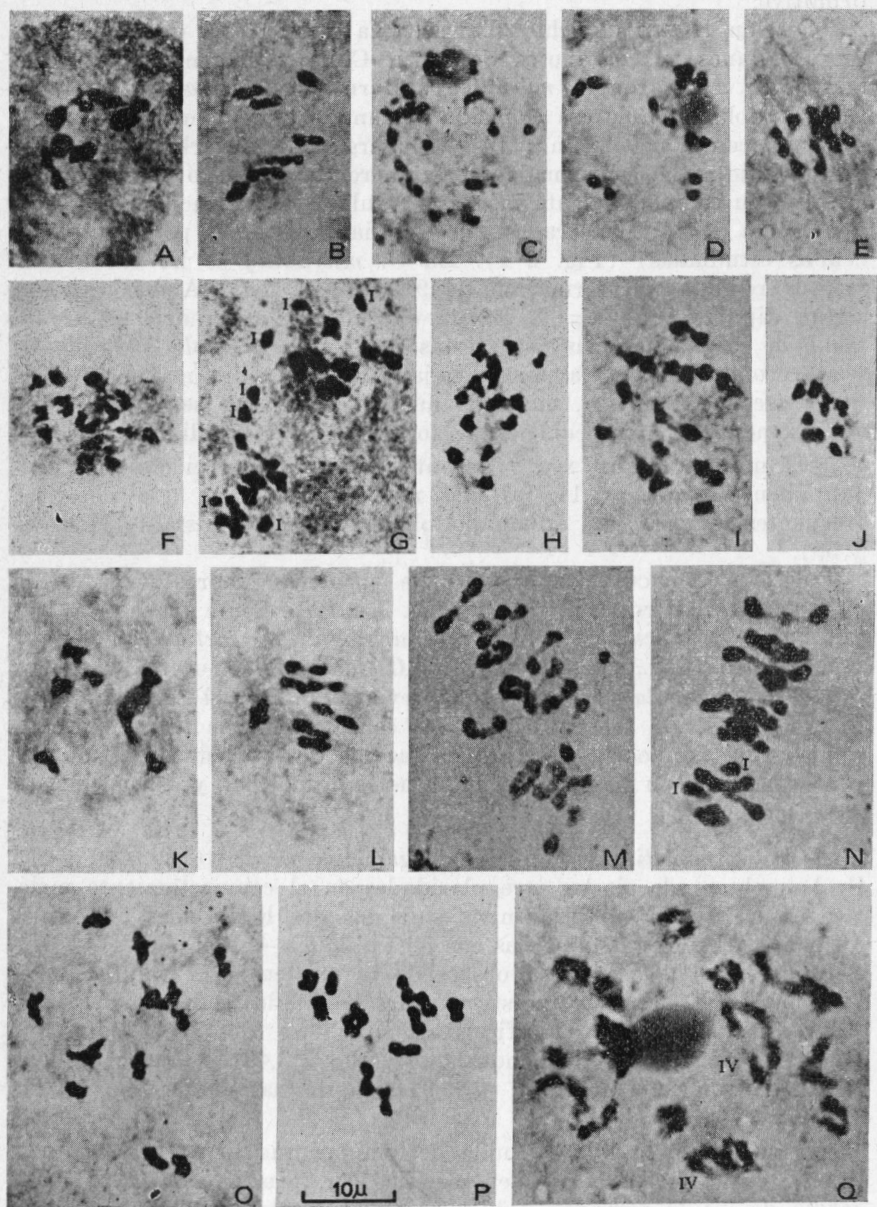
la configuración más frecuente  $14 \text{ II} + 7 \text{ I}$  (Fig. 2 G), observándose muy baja frecuencia de III ( $0.118 \pm 0.081$ ). Esto indicaría que posee dos pares de genomios homólogos, siendo el genomio restante parcialmente homólogo con los anteriores. Se trataría de un híbrido pentaploide natural y uno de los presuntos progenitores sería *O. hispidula* ( $4x$ ). El otro presunto progenitor sería un alohexaploide que poseería dos pares de genomios homólogos a los de *O. hispidula* y el otro par con poca homología con los anteriores. Este híbrido, conjuntamente con la entidad tetraploide de *O. corymbosa* citada por Baker (1965) serían, hasta el presente, los únicos híbridos mencionados para esta sección.

*Oxalis perdicaria*: El estudio de los cromosomas en hoja indican que posee  $2n = 28$ ; sus cromosomas son pequeños, con centrómero mediano o submediano (Fig. 10). El estudio meiótico mostró un comportamiento meiótico regular con formación de  $14 \text{ II}$  (Fig. 2 H). Es una especie tetraploide con  $x = 7$ . No se encontraron diferencias cromosómicas entre los individuos de las dos localidades estudiadas (Tabla 1).

Para las especies sudamericanas de *Ionoxalis* se conocían los números cromosómicos de *O. argentina* Knuth con  $n = 7$  (Brücher, 1969) y de *O. atroglandulosa* Knuth con  $2n = 14$  (Diers, 1961), además de los *O. corymbosa* ya citados. Las especies americanas de esta sección se caracterizan por poseer  $x = 7$ , siendo muy frecuente la poliploidía (Brücher, *ibid.*; Diers, *ibid.*; Heitz, 1927; Weller y Denton, 1976). Este número básico es considerado el más primitivo del género (Marks, 1956). En alrededor de veinte especies norteamericanas estudiadas, quince presentan variado nivel de euploidía, con casos extremos como el de *O. alpina* (Rose) Knuth que posee poblaciones  $2x$ ,  $4x$ ,  $6x$ ,  $8x$  y  $12x$  (Weller y Denton, *ibid.*). Aunque la poliploidía existe en las especies sudamericanas, tres de las ocho estudiadas son tetraploides, siendo el máximo nivel de ploidía encontrado. Todas las especies de *Ionoxalis* estudiadas en el presente trabajo tienen cromosomas pequeños; los somáticos no sobrepasan  $3 \mu$  en metafase. El número básico  $x = 7$  encontrado en esta sección es el más común para

---

FIG. 2. A-Q = Meiocitos en división. A, B, E, F, G, H, I, J, L, M, N, O y P = Prometafase o Metafase I. C = Diplotene medio. Q = Diplotene tardío. D y K = Diacinesis. A = *O. biloba*, 7 II. B = *O. macachin*, 7 II. C, D y E = *O. corymbosa*, 7 II. F = *O. hispidula*, 14 II. G = *O. hispidula*  $\times$  *O. sp.*,  $14 \text{ II} + 7 \text{ I}$ . H = *O. perdicaria*, 14 II. I = *O. valdiviensis*, 9 II. J = *O. micrantha*, 9 II. K = *O. articulata* var. *articulata*, 7 II. L = *O. articulata* var. *hirsuta*, 7 II. M = *O. regnelli* (CAN 410), 14 II. N = *O. regnelli* (CAN 500),  $12 \text{ II} + 2 \text{ I}$ . O = *O. lasiopetala*, 12 II. P = *O. chrysantha* (CAN 471), 12 II. Q = *O. chrysantha* (CAN 522),  $14 \text{ II} + 2 \text{ IV}$ . Todas con igual aumento. Explicación en el texto.



el género y según Marks (1956) es probablemente el número básico primitivo.

Sección LAXAE (Reiche) Knuth: esta sección está distribuida en campos llanos y montañosos de Perú, Chile y Argentina. En este trabajo se estudiaron *O. valdiviensis* Barn. y *O. micrantha* Bert. ex Colla (Tabla 1). Sólo era conocido el número cromosómico de *O. valdiviensis* con  $n = 9$  y  $2n = 18$  (Warburg, 1938; Marks, 1956). En este trabajo se ha confirmado este número cromosómico observándose, además, un comportamiento meiótico regular con formación de 9 II y una media de 4,5 II cerrados y 13,4 quiasmas totales por célula (14 células estudiadas) (Fig. 2 I). En *O. micrantha* se ha encontrado meiosis regular con formación de 9 II (Fig. 2 J). Ambas especies serían diploides con  $x = 9$ . Existe una notable diferencia en el tamaño de los cromosomas entre estas dos especies. *Oxalis valdiviensis* posee cromosomas de tamaño semejante o levemente mayor que las de la sección *Ionoxalis*, mientras que *O. micrantha* sería la especie con cromosomas más pequeños de todas las aquí estudiadas.

El número básico  $x = 9$  encontrado en esta sección sería, conjuntamente con  $x = 11$ , los más recientes debido a que son poco frecuentes y no se han citado poliploides para los mismos (Mathew, 1958).

Sección ARTICULATAE Knuth: Se encuentra representada en el Sur de Brasil, Uruguay y Argentina. En el presente trabajo se han estudiado *O. articulata* Savign. var. *articulata*; *O. articulata* Savign. var. *hirsuta* Prog., *O. regnelli* Miq. *O. lasiopetala* Succ.

En *O. articulata* se ha citado previamente  $2n = 14$  (Heitz, 1927; Marks, 1956). En este trabajo se ha confirmado este número cromosómico y se ha podido determinar que las dos variedades estudiadas poseen  $n = 7$  con comportamiento meiótico normal y formación de 7 II (Fig. 2 k y L).

*Oxalis regnelli* posee un número gamético  $n = 14$  (Fig. 2 M y N). Se han observado ciertas irregularidades en el comportamiento meiótico en los individuos provenientes de las dos localidades analizadas (Tabla 1 y 2). Existen células con 14 II, 13 II + 2 I y 12 II + 4 I, pero en ningún caso se ha observado la existencia de multivalentes (Tabla 2). El análisis estadístico de los resultados indica que existen diferencias altamente significativas entre las dos poblaciones en cuanto a frecuencias de monovalentes ( $t_{122} = 3,45$ ;  $p = 0,001$ ), bivalentes cerrados ( $t_{122} = 9,03$ ;  $p = 0$ ) y quiasmas totales por célula ( $t_{122} = 8,13$ ;  $p = 0$ ).

Para *O. lasiopetala* se pudo determinar que tiene un comportamiento cromosómico normal en meiosis, con formación de 12 II, una media de 3,3 II cerrados y 15,4 quiasmas totales por célula (15 células estudiadas) (Fig. 2, O).

TABLA 1. — Características cromosómicas y procedencias de los materiales.

Sección y especie	Colector y N° de Herbario o Cultivo <sup>4</sup>	n	2n	x	Nivel de ploidía	Origen <sup>5</sup>
<b>IONOXALIS</b>						
<i>O. biloba</i>	AB 28703	7	14	7	2x	E. Ríos: Colón.
<i>O. macachin</i>	NT 2279	7	—	7	2x	E. Ríos: Chaviyú.
<i>O. sellowiana</i>	NT 2869	—	14	7	2x	E. Ríos: Chaviyú.
<i>O. corymbosa</i>	CAN 578	7	14	7	2x	E. Ríos: Colón.
<i>O. hispidula</i>	CAN 385	14	—	7	4x	Bs. As.: Ing. Maschwitz.
	CAN 389	14	—	7	4x	Bs. As.: Núñez.
<i>O. hispidula</i> × <i>O. sp.</i> ?	CAN Cult. 728/2	—	35	7	5x	Bs. As.: Núñez.
<i>O. perdicaria</i>	CAN 386	14	28	7	4x	Bs. As.: Ing. Maschwitz.
	CAN 675	14	—	7	4x	Bs. As.: Núñez.
<b>LAXAE</b>						
<i>O. valdiviensis</i>	CAN 514	9	—	9	2x	Neuquén: La Angostura.
<i>O. micrantha</i>	CAN 512	9	—	9	2x	Neuquén: S. M. de los Andes.
<b>ARTICULATAE</b>						
<i>O. articulata</i> var. <i>hirsuta</i>	CAN 382	7	—	7	2x	Bs. As.: Núñez.
	CAN 447	7	—	7	2x	La Pampa: Santa Rosa.
<i>O. articulata</i> var. <i>articulata</i>	CAN 485 y 536	7	—	7	2x	Bs. As.: Cerro Ventana.
<i>O. regnelli</i>	CAN 410	14	—	7	4x	Misiones: Iguazú.
	CAN 500	14	—	7	4x	Brasil, R.G.D.S., Puerto Alegre, La Tristeza
<i>O. lasiopetala</i>	AB 25966	12	—	6	4x	E. Ríos: Concordia.
<b>CORNICULATAE</b>						
<i>O. chrysantha</i>	CAN 587	—	12	6	2x	E. Ríos: Ceibas.
	CAN 525	6	—	6	2x	Bs. As.: Cerro Ventana.
	CAN 471	12	—	6	4x	La Pampa: Santa Rosa.
	CAN 522	18	—	6	6x	Bs. As.: Balcarce.
<i>O. sexenata</i>	CAN 586	18	—	6	6x	E. Ríos: Colón.
<b>CLEMATODES</b>						
<i>O. refracta</i>	CAN 495	5	10	5	2x	Bs. As.: Núñez.
<i>O. viscosissima</i>	CAN 476	5	—	5	2x	La Pampa: Lihuel Calel.
	CAN 482	5	—	5	2x	Bs. As.: Cerro Ventana.
<i>O. amara</i> var. <i>scabra</i>	NT 2304	5	10	5	2x	E. Ríos: Concordia.

<sup>4</sup> En esta Tabla, como en la siguiente, por razones de brevedad se indican los colectores con siglas, cuyo significado es: AB = Arturo Burkart, CAN = Carlos A. Naranjo y NT = Nélida Troncoso.

<sup>5</sup> Cuando no se indica lo contrario, el material procede de Argentina.

Se puede observar en esta sección la existencia de dos números básicos diferentes  $x = 7$  y  $6$ : *O. articulata* y *O. regnelli* poseen  $x = 7$  y serían diploide y tetraploide respectivamente. *O. lasiopetala* sería tetraploide con  $x = 6$  (Tabla 1). Además de dichas diferencias es interesante señalar que *O. articulata* posee cromosomas de menor tamaño que *O. regnelli*, mientras que *O. lasiopetala* poseería cromosomas de tamaño intermedio entre las anteriores (Fig. 2 K-O). *O. articulata* tiene cromosomas de tamaño semejante al de las especies de *Ionoxalis* antes descriptas.

En esta sección el número básico  $x = 7$  es frecuente (Heitz, 1927; Marks, 1956) habiéndose citado, además,  $x = 6$  y  $9$  (Brücher, 1969; Diers, 1961; Heitz, 1927; Robertson, 1975). *O. lasiopetala* y otras especies con  $x = 6$ , como *O. venturiana* ( $n = 12$ ; Brücher, 1969) habrían derivado de otras más primitivas con  $x = 7$  debido a fusión céntrica o translocación desigual con pérdida de un centrómero. Además de los cambios en el número básico, habría ocurrido aumento del tamaño cromosómico debido, probablemente, a incremento en el contenido de ADN.

Sección CORNICULATAE DC: Esta sección ha sido revisada taxonómicamente por Eiten (1963) y Lourteig (1979). Es taxonómicamente compleja, con una distribución geográfica muy amplia y en la cual es frecuente la hibridación natural (Lourteig, *ibid.*). En este trabajo se han estudiado *O. sexenata* Sav. y *O. chrysantha* Sav. Ambas especies se diferencian principalmente por el hábito, forma y pubescencia de los folíolos. Knuth (1930) consideró a ambas en su sección *Austroamericanae* pero se incluyen en esta sección, siguiendo los criterios de Eiten (*ibid.*) y Lourteig (*ibid.*), por sus cápsulas cilíndricas largas de mayor longitud que el cáliz.

*Oxalis chrysantha*: Para esta especie han sido citados  $2n = 12$  (Marks, 1956) y  $n = 6$ ,  $2n = 12$  (Brücher, 1969, bajo *O. cordobensis* Knuth). En el presente trabajo se ha confirmado este número cromosómico en dos localidades (C. A. Naranjo 587 y 525; Tabla 1); esta entidad sería diploide con  $x = 6$  y comportamiento meiótico regular con formación de 6 II. En anteras jóvenes se pudo estudiar algunas características cromosómicas en divisiones de células del arquesporio. En la Fig. 1 E ( $2n = 12$ ; C. A. Naranjo 587, Tabla 1), puede verse una probable profase mitótica en la que se observa una diferenciación longitudinal en sus cromosomas, existiendo regiones de mayor contracción (heteropicnóticas positivas) probablemente heterocromáticas, ubicadas en general en zonas intersticiales de los cromosomas, aunque en algunos de ellos poseen localización terminal. En la Fig. 1 F se muestra una profase mitótica en una célula binucleada diploide del tapete, donde la contracción cromosómica es total sin mostrar diferenciación longitudinal.

TABLA 2. — Comportamiento cromosómico en Profase y Metafase I.

Especie o híbrido	Colector y número de herbario o cultivo	2n	Asociaciones cromosómicas en Metafase I <sup>6</sup> : Rango, media, $\pm$ E.S.							Nº de células estudiadas
			IV	III	II	I	II cerrados	quiasmas totales	quiasmas terminales	
<i>O. hispidula</i> $\times$ <i>O. sp</i>	Cult. Nº 728/2	35	—	0-1 0.118 $\pm$ 0.081	13-14 13.82 $\pm$ 0.095	6-9 7 $\pm$ 0.15	**	**	**	17
			<i>O. chrysantha</i>	CAN 522	36	0-2 1 $\pm$ 0.20	—	14-18 16 $\pm$ 0.39	—	
<i>O. regnelli</i>	CAN 410	28	—	—	12-14 13.58 $\pm$ 0.061	0-4 0.835 $\pm$ 0.123	1-8 4.94 $\pm$ 0.170	15-22 18.64 $\pm$ 0.172	**	79
	CAN 500	28	—	—	13-14 13.88 $\pm$ 0.047	0-2 0.24 $\pm$ 0.093	0-5 2.58 $\pm$ 0.189	14-19 16.4 $\pm$ 0.205	**	45
<i>O. refracta</i>	CAN 495	10	—	—	5	—	0-1 0.89 $\pm$ 0.039	5-10 6.97 $\pm$ 0.149	0-6 2.48 $\pm$ 0.198	64
	CAN 482	10	—	—	5	—	0-1 0.92 $\pm$ 0.05	6-9 7.76 $\pm$ 0.156	1-5 2.80 $\pm$ 0.245	25
<i>O. viscosissima</i>	CAN 476	10	—	—	5	—	0-1 0.78 $\pm$ 0.147	6-9 7.11 $\pm$ 0.331	0-3 1.78 $\pm$ 0.305	9
	<i>O. amara</i> var. <i>scabra</i>	NT 2304	10	—	—	4-5 4.90 $\pm$ 0.045	0-2 0.19 $\pm$ 0.091	0-4 1.5 $\pm$ 0.148	4-10 6.59 $\pm$ 0.199	2-8 5.21 $\pm$ 0.186

<sup>6</sup> En *O. chrysantha* las asociaciones cromosómicas son diplotene-diacinesis.\*\* Datos no analizados.

En los individuos de las otras dos localidades de *O. chrysantha* se encontraron nuevos números gaméticos:  $n = 12$  y  $n = 18$ . El citótipo tetraploide ( $n = 12$ , C. A. Naranjo 471, Tabla 1 y Fig. 2 P) presenta meiosis regular con formación de 12 II, mientras que el hexaploide ( $n = 18$ , C. A. Naranjo 522, Tabla 1, Fig. 2 Q) presenta ciertas irregularidades meióticas con formación de 0-2 IV (cuadrivalentes) siendo las medias 16 II y 1 IV (Tabla 2). El tamaño cromosómico en los citótipos diploide, tetraploide y hexaploide sería muy semejante. Entre ellos no se han encontrado diferencias exomorfológicas significativas y tampoco se ha podido, hasta ahora, encontrar correlación entre grado de ploidía y características ecológicas. La aparente similitud morfológica encontrada sugiere la existencia de autoploidía interracial con distinto grado de diploidización del comportamiento meiótico en el origen de dichos citótipos. Esta hipótesis será analizada mediante estudios morfológicos, cromosómicos y bioquímicos de distintas poblaciones de esta especie (Naranjo *et al.*, en preparación).

*Oxalis sczenata*: Se pudo determinar, por medio de estudios meióticos, que posee un número gamético  $n = 18$  y una meiosis regular con formación de 18 II en diacinesis-metafase I. Esta especie, que sería hexaploide con  $x = 6$ , posee cromosomas de tamaño semejante a los de *O. chrysantha*. Ambas especies poseen cromosomas pequeños, similares a los observados en la sección *Ionoxalis*.

La mayoría de los recuentos cromosómicos realizados en otras especies de la sección *Corniculatae* muestran un número básico  $x = 6$ , con cromosomas pequeños, siendo muchas de ellas poliploides (Eiten, 1963; Mathew, 1958; Marks, 1956; Wellery Denton, 1976).

Sección CLEMATODES Knuth: De esta sección americana se han estudiado en este trabajo: *O. amara* St. Hil. var. *scabra* Prog., *O. viscosissima* (Norl.) Cabrera y *O. refracta* St. Hil. La última especie fue incluida por Knuth (1930) en la sección *Corniculatae*; en base a la morfología del fruto (cápsula más corta que el cáliz) y a las evidencias cromosómicas que serán discutidas en este trabajo, se la incluye en la presente sección.

*Oxalis refracta*: El estudio de los cromosomas somáticos en hoja reveló que posee  $2n = 10$  y su cariótipo estaría compuesto por  $2m + 2st + 6t$ ; siendo  $m$  el par 1,  $st$  el 5 y  $t$  los pares 2, 3 y 4 (Fig. 3 A). Se observó una constricción secundaria intercalar en el brazo largo del par 2 y constricciones secundarias distales en los brazos largos de los pares 4 y 5 (Fig. 3 A): El estudio meiótico mostró que posee un comportamiento cromosómico normal, con formación de 5 II, siendo la mayoría abiertos (Tabla 2, Fig. 3 D). En diplotene se observó, en general, un nucléolo al cual se vieron asociados dos II

por sus zonas terminales. Esta última observación indicaría que los pares 4 y 5 serían organizadores nucleolares.

*Oxalis viscosissima*: Se estudió el comportamiento meiótico en ejemplares provenientes de dos localidades (Tablas 1 y 2). En ambos casos se vio que la meiosis era regular, formando 5 II en metafase I, no existiendo diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la frecuencia de II cerrados ( $t_{32} = 1,12$ ;  $p = 0,27$ ) y quiasmas totales por célula ( $t_{32} = 1,95$ ;  $p = 0,06$ ) (Fig. 3 E, Tabla 2). Se pudo analizar, en la anafase I, las características de los cromosomas (Fig. 3 B). Poseería un par  $m$  (par 1) y el resto de los cromosomas serían  $st$  o  $t$ ; los pares 2, 3 y 4 serían  $t$  y el par 5  $st$  o  $t$ . Su cariotipo estaría formado, al igual que el de *O. refracta*, por  $2 m + 2 st + 6 t$ . El par 2 presenta una constricción secundaria en el brazo largo, pero a diferencia de *O. refracta*, ésta sería terminal.

*Oxalis amara* var. *scabra*: Al estudiar los cromosomas somáticos en hojas se vio que posee  $2n = 10$  y su cariotipo estaría compuesto por  $6 m + 2 sm + 2 st$ ; serían  $m$  los pares 1, 2 y 5,  $sm$  el par 3 y  $st$  el par 4 (Fig. 3 C). El par 4 posee una constricción secundaria distal en el brazo corto, dando origen a un microsátelite terminal. Dicha constricción parecería ser organizadora nucleolar ya que siempre se observa al bivalente correspondiente asociado al nucléolo en diplotene o diacinesis. El comportamiento de los cromosomas meióticos es regular formándose 5 II. Esta especie presenta importantes diferencias, respecto a las anteriores, en su morfología cromosómica. Su cariotipo es más simétrico respecto a la posición de los centrómeros y la relación de tamaño entre el cromosoma más grande y el más pequeño. Este cariotipo podría haberse originado por inversiones pericéntricas asimétricas y translocaciones recíprocas desiguales a partir de un cariotipo semejante al de *O. refracta*.

Con el objeto de comparar los sistemas meióticos de las tres especies, se analizaron las frecuencias de II cerrados, quiasmas totales y quiasmas terminales por medio de un análisis de variancia. En los 3 casos se vio que la diferencia es altamente significativa (II cerrados:  $F = 16,35$ ; q. terminales:  $F = 53,74$ ; q. totales:  $F = 9,35$ ;  $F_{2; 137; 0,99} = 4,71$ ). Para cada uno de los casos se realizaron comparaciones, no planeadas, por medio del método de Scheffé (1959) ( $S_{0,01} = 3,04$ ). El contraste entre *O. refracta* y *O. viscosissima* es no significativo para II cerrados ( $S = 0,079$ ) y para quiasmas terminales ( $S = 0,17$ ), mientras que el contraste entre *O. refracta* + *O. viscosissima* y *O. amara* var. *scabra* es altamente significativo en ambos casos (II cerrados:  $S = 21,35$ ; q. terminales:  $S = 10,25$ ). En el caso de quiasmas totales se vio que el único contraste significativo es el que ocurre entre *O. viscosissima* y *O. amara* var. *scabra* ( $S = 3,6$ ). La mayor frecuencia de bivalentes cerrados existente

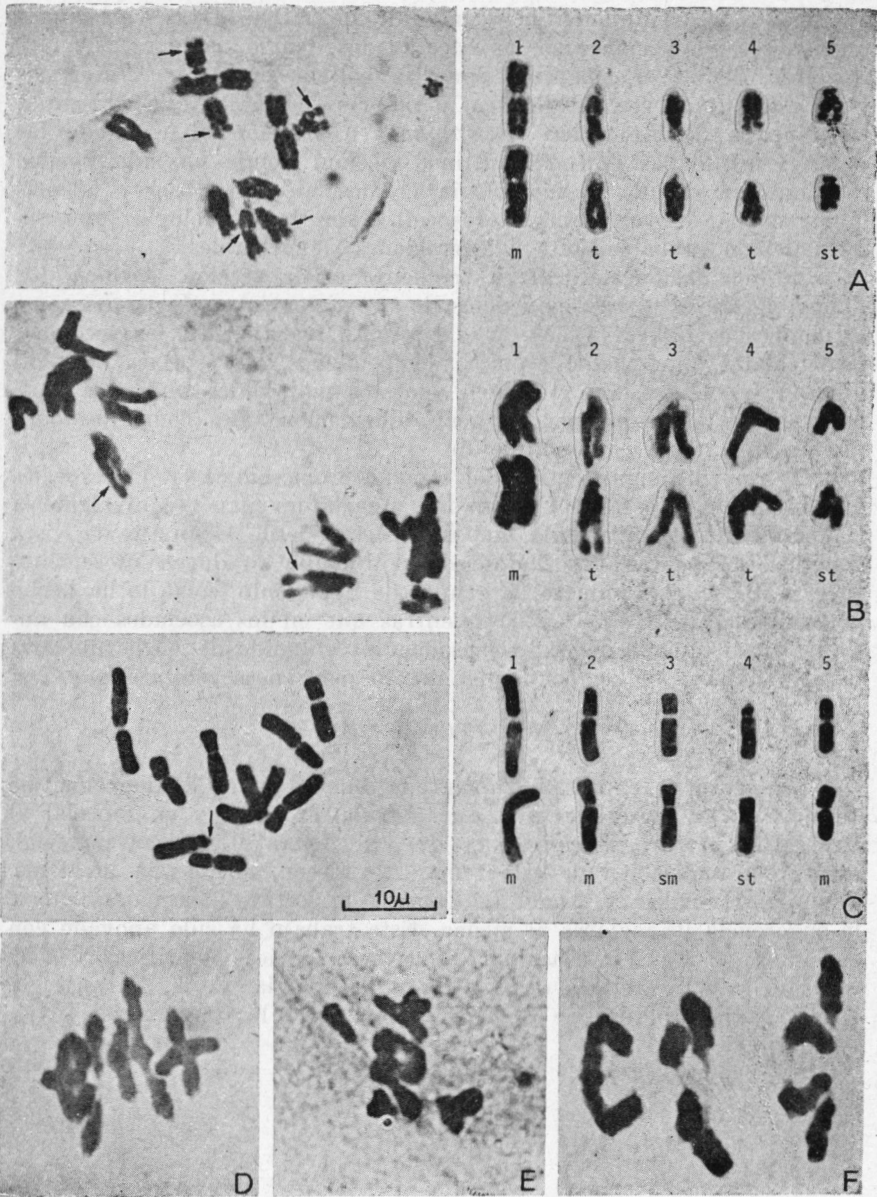
en *O. amara* var. *scabra* se corresponde con la existencia de un cariótipo más simétrico; la menor frecuencia de quiasmas totales y la mayor frecuencia de quiasmas terminales podría deberse a determinación génica de la localización de los mismos.

Estas tres especies son diploides con  $x = 5$ , poseen tamaño cromosómico semejante entre sí y notablemente mayor que el resto de las especies estudiadas en este trabajo (Figs. 2 y 3). La inclusión de *O. refracta* en esta sección en base a criterios morfológicos se ve apoyada por los resultados cromosómicos obtenidos, ya que la sección *Corniculatae* en la cual Knuth (1930) colocaba a esta especie, se caracteriza por poseer  $x = 6$  y cromosomas pequeños.

La reducción del número básico y, por lo tanto, del número de grupos de ligamiento estaría acompañada, en *Clematodes*, de un notorio aumento en el tamaño cromosómico debido, probablemente, a incremento en el contenido de ADN. El número básico  $x = 5$  es el más abajo citado para el género y ha sido postulado, además, para algunas especies poliploides pertenecientes a secciones no relacionadas con *Clematodes* y que poseen, en general, cromosomas pequeños (Marks, 1956). *O. bupleurifolia* St. Hil., que es diploide con  $x = 5$  y tiene cromosomas grandes, pertenece a la sección *Heterophyllum* Prog. y está muy relacionada con las especies arbustivas y subarbustivas de la sección *Thamnoxyis* (Planch.) Prog. que posee  $x = 6$  y cromosomas grandes (Knuth, 1930; Marks, 1956).

Los resultados hallados en este trabajo, conjuntamente con los de otros autores, permiten establecer hipótesis acerca de los procesos que han sido importantes en la diversificación del género. *Oxalis* posee un amplio rango de números básicos,  $x = 5, 6, 7, 8, 9$  y  $11$ . Marks (1956) ha considerado al número básico predominante  $x = 7$  como el primitivo y los demás habrían derivado por fragmentación o fusión cromosómica. Esto último podría interpretarse como fisión y fusión céntrica; otro mecanismo para explicar el origen de distintos números básicos podría ser translocación a cromosomas supernumerarios. De las cinco secciones estudiadas en este trabajo cuatro estarían caracterizadas por un solo número básico, diferentes entre sí (Tabla 1). Esto indica la existencia de correlación entre los diferentes números básicos y los caracteres morfológicos considerados para agrupar las especies en secciones diferentes.

FIG. 3. A = Metafase mitótica en meristema de hoja de *O. refracta* ( $2n = 10$ ) y su correspondiente cariograma. B = Anafase I (meiosis) de *O. viscosissima* ( $n = 5$ ) y su correspondiente cariograma. C = Metafase mitótica en meristema de hoja de *O. amara* var. *scabra* ( $2n = 10$ ) y su cariograma. D-F = Metafase I, D = *O. refracta* ( $n = 5$ ), E = *O. viscosissima* ( $n = 5$ ) y F = *O. amara* var. *scabra* ( $n = 5$ ). Todo con igual aumento. Las flechas señalan las contricciones secundarias. Explicación en el texto.



Existe variación del tamaño cromosómico debido, probablemente a aumento o disminución del contenido de ADN. Estas variaciones pueden ser pequeñas, como las encontradas dentro de la sección *Articulatae*, de mayor magnitud como la hallada entre *O. valdiviensis* y *O. micrantha* (sección *Laxae*), o notorias como las que presentan las especies de la sección *Clematodes* en relación al resto de las especies estudiadas. En esta última sección, donde ha sido posible estudiar con detalle la morfología cromosómica, se observó además la existencia de variación interespecífica en la morfología cromosómica debido probablemente a alteraciones estructurales.

La hibridación natural es frecuente en la sección *Corniculatae* (Lourteig, 1979) y hay evidencias de su existencia en *Ionoxalis* como lo demuestra Baker (1965), y el presente trabajo. En las secciones mencionadas, que poseen cromosomas pequeños, las especies poliploides son frecuentes. En el origen de estos poliploides pudieron estar involucrados procesos que implican hibridación tales como autopoliploidía interracial o aloploidía.

El aumento significativo del tamaño cromosómico en las especies que integran la sección *Clematodes* jugaría un papel equivalente a la poliploidía. Comparando ambos procesos desde el punto de vista genético, los cambios asociados con poliploidía producen incremento en el ADN y en el número de grupos de ligamiento, como lo ha hecho notar Rees *et al.* (1966: 830) mientras que en los asociados con aumento en el tamaño de los cromosomas el contenido de ADN aumenta pero el número de grupo de ligamiento permanece inalterado.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento por la donación de algunos de los materiales a la Lic. Nérida Troncoso y en especial al Prof. Ing. Arturo Burkart (†) que, al donar el primer material, sugirió la realización de este tema. Agradecen, además, a los Dres. Juan H. Hunziker y Ángel L. Cabrera la lectura del manuscrito y la sugerencia de mejoras al mismo. Este trabajo ha sido apoyado con subsidios del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y de la Secretaría de Ciencia y Tecnología. C. A. Naranjo, L. Poggio y M. Múlgura de Romero pertenecen a la Carrera del Investigador (CONICET).

## BIBLIOGRAFIA

- BAKER, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds: 147-172. In *The genetics of colonizing species* H. G. Baker & G. L. Stebbins (Edit.). Academic Press, New York.
- BOLKHOVSKIKH, Z., V. GRIF, T. MATVEJEVA and O. ZAKHARYEVA. 1969. *Chromosome numbers of flowering plants*. Ed. by A. Fedorov. 926 pp. Leningrad.
- BRÜCHER, H. 1969. Poliploidía en especies sudamericanas de *Oxalis*. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 28 (115-16): 145-178.
- CABRERA, A. L. 1966. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Parte IV (Oxalidáceas a Umbelíferas): 1-418. Col. Cient. INTA.
- CABRERA, A. L. y E. ZARDINI. 1979. *Manual de la Flora de los alrededores de Buenos Aires*, 2º ed. 755 pp. Ed. Acme. Buenos Aires.
- CAVE, M. S. (Editor) 1958-1964. *Index to plant chromosome numbers*. Vol. 1 (1-4), Vol. 2 (5-9). Calif. Bot. Soc., Berkeley; Univ. of North Carolina Press. Chapel Hill, N.C.
- DARLINGTON, C. D. and A. P. WYLIE. 1955. *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. Allend and Unwin, Ltd., London. 1-520 pp.
- DE AZKUE, D. y A. MARTÍNEZ. 1981 a. Los cromosomas de especies sudamericanas arbustivas de *Oxalis*. *Resúmenes, XVIII, Jorn. Arg. Bot.* 25. Tucumán.
- 1981 b. Relaciones cromosómicas entre especies arbustivas de *Oxalis*. V Congr. Latinoam. Genét. (Viña del Mar, Chile). *Arch. Biol. Med. Exp.* 14 (1): 51 (Resumen).
- DENTON, M. 1973. A monograph of *Oxalis*, section *Ionoxalis*, in North America. *Publ. Mus. Mich State Univ. Biol. Ser.* 4 (10): 455-615.
- DIERS, L. 1961. Der Anteil an Polyploidien in den Vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. *Zeitschr. Bot.* 49: 437-488.
- EITEN, G. 1963. Taxonomy and regional variation of *Oxalis*, Section *Corniculatae* I. Introduction, keys and synopsis of the species. *Am. Midl. Nat.* 69 (2): 257-309.
- HEITZ, E. 1927. Ueber multiple und aberrante chromosomezahlen, *Abh. Geb. Naturw.* 21: 47-57.
- HUNZIKER, J. H. 1966. Números cromosómicos y cariótipos de varias especies sudamericanas de *Agropyron* y *Elymus* (Gramineae). *Kurtziana* 3: 151-156.
- KNUTH, R. 1930. *Oxalidaceae*. *Das Pflanzenreich* 4 (130-131): 1-481. Wilhem Engelmann. Leipzig.
- LEVAN, A., K. FREDGA and A. A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LOURTEIG, A. 1979. Oxalidaceae extra-austroamericanae II. *Oxalis* L. *Sectio Corniculatae* DC. *Phytologia* 42 (2): 57-198.
- MARKS, G. E. 1956. Chromosome numbers in the genus *Oxalis*. *New Phytol.* 55: 120-129.
- MATHEW, P. M. 1958. Cytology of *Oxalidaceae*. *Cytologia* 23: 200-210.
- MOLA, L. M., L. POGGIO y C. A. NARANJO. 1979. Estudios cromosómicos en varias especies herbáceas de *Oxalis* (Oxalidaceae). *Actas IV Congr. Latinoam. Genét.* Mendoza, Vol. I: 18 (Resumen).
- MOLA, L. M., C. A. NARANJO, L. POGGIO y M. MÚLGURA DE ROMERO. 1980. Estudios cromosómicos en *Oxalis* (Oxalidaceae). *XI Congr. Arg. Genét. Mar del Plata:* 10 (Resumen).
- MOORE, R. J. (Edit.). 1973. *Index to plant chromosome numbers for 1967-71*. 1-539. Utrecht.
- 1977. *Index to plant chromosome numbers for 1973-74*, *Regnum Vegetabile* 96.
- MÚLGURA DE ROMERO, M. 1973. Sinopsis de las especies de *Oxalis* L. de la Mesopotamia Argentina. *Darwiniana* 18: 44-69.

- NARANJO, C. A., L. MOLA, L. POGGIO y M. MÚLGURA DE ROMERO. 1981. Citotaxonomía y evolución en especies herbáceas de *Oxalis*. V Congr. Latinoam. Genét. (Viña del Mar, Chile). *Arch. Biol. Med. Exp.* 14 (1): 73 (Resumen).
- NÚÑEZ, O. 1968. An Acetic-Haematoxylin squash method for small chromosomes. *Caryologia* 21 (2): 115-119.
- ORNDUFF, R. (Edit.). 1967-68-69. *Index to plant chromosome numbers for 1965-66-67*. Regnum Vegetabile 50-55-56.
- REES, H., F. M. CAMERON, M. H. HAZARIKA and G. H. JONES. 1966. Nuclear variation between diploid Angiosperms. *Nature* 211: 828-830.
- ROBERTSON, K. 1975. The *Oxalidaceae* in the southeastern United States. *Jour. Arnold Arb.* 56: 223-239.
- SÁEZ, F. A. 1960. El empleo de la hematoxilina acética o propiónica para el estudio de los cromosomas con la técnica de aplastamiento. *Com. Soc. Biol. Montevideo*. Mimeografiado.
- SCHEFFÉ, M. 1959. *The analysis of variance*. John Wiley and Sons, Inc.
- SCHNACK, B. 1978. Nuevo número básico de cromosomas en el género *Oxalis*. IX Congr. Argent. Genét. Vaquerías, Córdoba (Resumen).
- VELDKAMP, J. F. 1971. *Oxalidaceae*. En C.G.C.J. van Steenis, *Fl. Malesiana* 1 (7): 151-178.
- WARBURG, E. F. 1938. Taxonomy and relationship in the geraniales in the light of their cytology. *New Phytol.* 37: 130-159, 189-210.
- WELLER, S. G. and M. F. DENTON. 1976. Cytogeographic evidence for the evolution of distyly from tristily in the North American species of *Oxalis* section *Ionoxalis*. *Am. Jour. Bot.* 63 (1): 120-125.