

Tesis de Posgrado

Origen de la variación del cariotipo en especies de Oxalis sudamericanas

De Azkue, Daniel

1986

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

De Azkue, Daniel. (1986). Origen de la variación del cariotipo en especies de Oxalis sudamericanas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1954_DeAzkue.pdf

Cita tipo Chicago:

De Azkue, Daniel. "Origen de la variación del cariotipo en especies de Oxalis sudamericanas". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1986. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1954_DeAzkue.pdf

ORIGEN DE LA VARIACION DEL CARIOTIPO
EN ESPECIES DE OXALIS SUDAMERICANAS

por

Daniel de Azkue

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en
Ciencias Biológicas en la Facultad de Ciencias Exactas
y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

año 1986

Registro

1986

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Arturo Martínez por el estímulo y supervisión continuos recibidos en el desarrollo de esta tesis como así también por su interés en mi formación científica. También a la Dra. María A. Del Pero por la lectura crítica del manuscrito y sus inestimables sugerencias. Al Ing. Agr. Daniel Ginzo por su ayuda en el análisis estadístico de los datos. Al Ing. Agr. Sergio Ochatt por su colaboración en el cultivo in vitro de tejidos. Al Dr. Carlos Alvarez por haber permitido utilizar el microdensitómetro de la sala de Oncología del Hospital Militar Central. A todos aquellos que por donación de material o por haberme acompañado en diversos viajes de colección permitieron incrementar el número de especies estudiadas: Ing. Agr. O. Boelcke; Sr. Gert Hatschbäch; Lic. A. M. Molina; Ing. Agr. A. Krapovickas; Sra. I. Inzaurrealde; Sr. K. Hagellund; Sr. A. Schinini; Prof. N. Bacigalupo y al Sr. A. García. A los señores L. Millara y A. Fusaro por el revelado y copiado del material fotográfico. Por último a todo el personal de apoyo, compañeros y amigos del Centro de Estudios Farmacológicos y Principios Naturales, que ya sea por la ayuda técnica, los consejos académicos o el apoyo humano hicieron posible el desarrollo de esta tesis.

Indice

	Pag.
Capítulo 1, Introducción	10
1.1 Antecedentes citológicos	10
1.2. Contenido de ADN	11
1.3. Distribución geográfica y variación morfológica	12
1.4. Objetivos	14
Capítulo 2, Materiales y métodos	16
2.1. Materiales	16
2.2. Métodos	16
2.2.1. Mitosis	16
2.2.2. Meiosis	17
2.2.3. Descripción de los cromosomas	17
2.2.4. Medición del contenido de ADN	17
2.2.5. Medición del volumen cromosómico	18
2.2.6. Cultivo de tejidos	19
2.2.7. Estimación de la fertilidad	20
2.2.8. Estimación del volumen nuclear	20
2.2.9. Medición del tamaño de los estomas foliares	22
2.2.10. Medición del peso de las semillas	22
2.2.11. Medición del tamaño de los óvulos	22
2.2.12. Medición del volumen de los granos de polen	22
Capítulo 3, Descripción del cariotipo de las especies estudiadas	30
3.1. Sección Articulatae Knuth	30
3.1.1. <u>O. articulata</u> Sav.	30
3.1.2. <u>O. monticola</u> Arechavaleta	30
3.1.3. <u>O. regnelli</u> Miq.	30
3.1.4. <u>O. aff. regnelli</u> Miq.	31
3.1.5. <u>O. rubra</u> St. Hil.	31
3.1.6. <u>O. venturiana</u> Knut	31
3.1.7. <u>O. lasiophylla</u> St. Hil.	31
3.2. Sección Andicolae Knuth	32
3.2.1. <u>O. parvifolia</u> D.C.	32
3.3. Sección Austroamericanae Knuth	32
3.3.1. <u>O. comersonii</u> Pers	32
3.3.2. <u>O. cordobensis</u> Knuth	32
3.4. Sección Carnosae (Reiche) Knuth	32
3.4.1. <u>O. carnososa</u> Mol.	32

3.4.2.	<u>O. gigantea</u> Barn	33
3.4.3.	<u>O. haenkeana</u> Zucc.	33
3.5.	Sección Clematodes Knuth	33
3.5.1.	<u>O. amara</u> St. Hil.	33
3.5.2.	<u>O. dumetorum</u> Barn.	33
3.5.3.	<u>O. hepatica</u> Norlind	33
3.5.4.	<u>O. niederleini</u> Knuth	35
3.5.5.	<u>O. sarmentosa</u> Zucc.	35
3.5.6.	<u>Oxalis</u> sp N ^o 3	36
3.6.	Sección Corniculatae (Reiche) Knuth	36
3.6.1.	<u>O. subcorymbosa</u> Arechavaleta	36
3.7.	Sección Holophyllum Prog.	37
3.7.1.	<u>O. praetexta</u> Prog.	37
3.7.2.	<u>O. renifolia</u> Knuth	37
3.8.	Sección Heterophyllum Prog.	37
3.8.1.	<u>O. bupleurifolia</u> St. Hil.	37
3.8.2.	<u>O. fritillariformis</u> Knuth	38
3.9.	Sección Jonoxalis (Small) Knuth	38
3.9.1.	<u>O. lobata</u> Sims.	38
3.9.2.	<u>Oxalis</u> sp. N ^o 4	38
3.9.3.	<u>Oxalis</u> sp. N ^o 5	40
3.10.	Sección Laxae (Reiche) Knuth	40
3.10.1.	<u>O. valdiviensis</u> Barn.	40
3.11.	Sección Ortigieseae Knuth	40
3.11.1.	<u>O. pubescens</u> H.B.K.	40
3.12.	Sección Palmatifoliae Reiche	40
3.12.1.	<u>O. adenophylla</u> Gill.	40
3.13.	Sección Roseae (Reiche) Knuth	40
3.13.1.	<u>O. geminata</u> Hook.	40
3.13.2.	<u>O. roseae</u> Jacq.	41
3.14.	Sección Thamnoxys (Planch.) Prog.	41
3.14.1.	<u>O. barrelieri</u> L.	41
3.14.2.	<u>O. cratensis</u> Hook.	41
3.14.3.	<u>O. cytisoides</u> Mart et Zucc.	41
3.14.4.	<u>O. dispar</u> Brown	42
3.14.5.	<u>O. erosa</u> Knuth	42
3.14.6.	<u>O. euphorbioides</u> St. Hil.	44
3.14.7.	<u>O. frutescens</u> L.	44
3.14.8.	<u>O. glaucifolia</u> Knuth	44
3.14.9.	<u>O. hassleri</u> Knuth	44
3.14.10.	<u>O. hedysarifolia</u> Pohl.	45

3.14.11.	<u>O. linearis</u> Zucc.	45
3.14.12.	<u>O. neuwiedii</u> Zucc.	45
3.14.13.	<u>O. psoraleoides</u> H.B.K.	46
3.14.14.	<u>O. rhombeo-ovata</u> St. Hil.	46
3.14.15	<u>O. sellowii</u> Spreng. var. <u>diversifolia</u> Knuth	46
3.14.16.	<u>O. sellowii</u> Spreng. var. <u>latifolia</u> Knuth	48
3.14.17.	<u>O. sepium</u> St. Hil.	48
3.14.18.	<u>O. tenuicalyculata</u> Knuth	48
3.14.19.	<u>Oxalis</u> sp N° 1	48
3.14.20.	<u>Oxalis</u> sp N° 2	49

Capítulo 4,	Variación en el contenido de ADN y en el tamaño de los cromosomas entre las especies de la sección <u>Thamnoxys</u> y especies de secciones afines.	52
4.1.	Variación en el contenido de ADN	54
4.2.	Variación en el volúmen cromosómico	57
4.3.	Contenido de ADN en los híbridos F1, diploides y F2, tetraploides, producto del cruzamiento entre <u>O. rhombeo-ovata</u> y <u>O. psoraleoides</u> .	59
4.4.	Distribución de las diferencias en el contenido de ADN, entre especies, en el cariotipo.	61

Capítulo 5,	Variación en el contenido de ADN y en el volúmen cromosómico entre las especies afines a <u>O. amara</u>	66
-------------	--	----

Capítulo 6,	Comportamiento meiótico en especies de <u>Oxalis</u>	71
6.1.	Comportamiento meiótico en especies de la sección <u>Thamnoxys</u>	71
6.1.1.	<u>O. dispar</u>	71
6.1.2.	<u>O. psoraleoides</u>	73
6.1.3.	<u>O. erosa</u>	75
6.1.4.	<u>O. rhombeo-ovata</u>	75
6.1.5.	<u>Oxalis</u> sp N° 2	78
6.1.6.	<u>O. linearis</u>	78
6.1.7.	<u>O. barrelieri</u>	81
6.1.8.	<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u>	81
6.1.9.	<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>	81
6.2.	Comportamiento meiótico en la sección <u>Holophyllum</u>	82
6.2.1.	<u>O. renifolia</u>	82

6.3. Comportamiento meiótico en la sección Heterophyllum	82
6.3.1. <u>O. bupleurifolia</u>	82
6.4. Comportamiento meiótico en especies de las secciones Clematodes y Corniculata	84
6.4.1. <u>O. niederleinii</u>	84
6.4.2. <u>O. subcorymbosa</u>	86
Capítulo 7, Análisis de los cruzamientos interespecíficos	88
7.1. Cruzamientos entre especies de la sección Clematodes	88
7.1.1. <u>O. subcorymbosa</u> x <u>O. niederleinii</u>	88
Cariotipo	88
Comportamiento meiótico	90
7.1.2. <u>O. amara</u> x <u>O. niederleinii</u> y <u>O. amara</u> x <u>O. subcorymbosa</u>	90
7.2. Cruzamientos entre especies de la sección Thamnoxys	90
7.2.1. Cruzamientos entre especies de la sección Thamnoxys en los cuales no se obtuvieron híbridos	97
7.2.2. Cruzamientos entre especies de la sección Thamnoxys en los cuales se obtuvieron híbridos	97
7.2.2.1. <u>O. psoraleoides</u> x <u>O. erosa</u> y <u>O. erosa</u> x <u>O. psoraleoides</u>	98
Cariotipo	98
Comportamiento meiótico	98
7.2.2.2. <u>O. psoraleoides</u> x <u>O. dispar</u>	100
Cariotipo	100
Comportamiento meiótico	101
7.2.2.3. <u>O. erosa</u> x <u>O. dispar</u>	101
Cariotipo	102
Comportamiento meiótico	102
7.2.2.4. <u>O. erosa</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u>	105
Cariotipo	105
Comportamiento meiótico	106
7.2.2.5. <u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u>	108
Cariotipo	108
Comportamiento meiótico	108

7.2.2.6. (<u>O. erosa</u> x <u>O. dispar</u>) x <u>O. rhombeo-ovata</u> , cruzamiento trihíbrido	113
Cariotipo	113
Comportamiento meiótico	113
7.2.2.7. (<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u>) x (<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u>) alotetraploide artificial	118
Cariotipo	118
Comportamiento meiótico	118
7.3. Cruzamiento entre especies de la sección Heterophyllum	120
7.4. Cruzamientos entre especies de secciones diferentes	122
7.4.1. <u>O. renifolia</u> (sección Holophyllum) x <u>O. linearis</u> (sección Thamnoxys)	122
Cariotipo	124
Comportamiento meiótico	124
7.4.2. <u>O. bupleurifolia</u> (sección Heterophyllum) x <u>Oxalis</u> sp N° 2 (sección Thamnoxys)	124
Cariotipo	126
Comportamiento meiótico	126
7.5. Observaciones generales sobre los cruzamientos entre las especies de las secciones Thamnoxys, Holophyllum y Heterophyllum.	126
Capítulo 8, Asociación entre el contenido de ADN y algunos caracteres morfológicos	135
8.1. Variación en el contenido de ADN y en el tamaño nuclear	136
8.2. Variación en el contenido de ADN y en el tamaño de las células oclusivas de los estomas foliares	139
8.3. Variación en el contenido de ADN, el peso de las semillas y el tamaño de los óvulos maduros	142
8.3.1. Variación en el contenido de ADN y en el tamaño de los óvulos	146
8.3.2. Variación en el contenido de ADN y en el peso de las semillas	146
8.3.3. Variación en el contenido de ADN y el número de óvulos por carpelo	146

8.3.4. Variación en el tamaño de los óvulos y en el peso de las semillas	149
8.4. Variación en el contenido de ADN y en el volumen de los granos de polen	149
8.5. Contenido de ADN y correlación con caracteres asociados en el alotetraploide artificial	161
8.5.1. Tamaño de núcleos	161
8.5.2. Tamaño de células oclusivas de estomas	163
8.5.3. Tamaño de óvulos	163
8.5.4. Tamaño de granos de polen	163
 Capítulo 9, Variaciones cromosómicas intraespecíficas en especies de la sección <i>Thamnoxys</i>	166
9.1. Cromosomas supernumerarios	166
9.2. Inversiones cromosómicas	166
9.2.1. Inversiones que afectan a cromosomas submetacéntricos y metacéntricos (<i>O. erosa</i>)	167
9.2.2. Inversiones que afectan a cromosomas subtelocéntricos y telocéntricos	170
9.2.2.1. <i>O. erosa</i>	172
9.2.2.2. <i>O. dispar</i>	172
9.2.2.3. <i>O. neuwiedii</i>	174
9.2.2.4. <i>O. rhombeo-ovata</i>	174
9.2.2.5. Discusión sobre las inversiones que afectan a cromosomas st-t	177
9.2.3 Conclusiones	178
 Capítulo 10, discusión	179
10.1. Variación del número básico en <i>Oxalis</i>	179
10.2. Variación del cariotipo en especies de las secciones: <i>Thamnoxys</i> , <i>Heterophyllum</i> y <i>Holophyllum</i>	186
10.2.1. Tamaño de los cromosomas y diversificación	190
10.2.2. Evolución del cariotipo	182
10.3. Variación del cariotipo entre las especies afines a <i>O. amara</i>	182
10.4. Valor adaptativo de los cambios en el contenido de ADN (Interpretación)	185
10.5. Relación entre la variación cromosómica y el hábito	187
10.5.1. Especies de las secciones <i>Thamnoxys</i> , <i>Heterophyllum</i> y <i>Holophyllum</i>	187

10.5.2. Especies afines a <u>O. amara</u>	188
10.6. Distribución geográfica y su posible relación con la variación cromosómica y morfológica en el género <u>Oxalis</u> en general	189
Conclusión	203
Resultados, resumen y aporte original de los mismos	206
Bibliografía	209
Apéndice sobre los recuentos cromosómicos en <u>Oxalis</u>	217

—

CAPITULO 1

INTRODUCCION

El género Oxalis consiste en aproximadamente 800 especies concentradas en el hemisferio sur, principalmente en América y en la Región del Cabo, en Africa del Sur (Lourteig, 1983). Estas dos áreas serían los centros de diversificación más importantes del género. A diferencia del resto de los géneros de la familia Oxalidaceae, Oxalis tiene una amplia variación morfológica y ecológica reflejada en el alto número de especies y multiplicidad de formas de vida. Estas características hacen al mismo un grupo muy interesante para realizar estudios citogenéticos y evolutivos.

En esta tesis se describen los resultados del estudio citogenético efectuado en 53 especies, subespecies y variedades de América del Sur. A la luz de la información obtenida se propone una interpretación de las líneas evolutivas ocurridas en la diversificación de Oxalis y de las relaciones filogenéticas en todo el género.

1.1. Antecedentes citológicos

Oxalis es uno de los géneros con mayor variación en el número de los cromosomas en el reino vegetal. Los números básicos $x=5, 6, 7, 8, 9, 10, 11$ y 13 , descritos en las publicaciones, corresponden a 103 especies, variedades y subespecies que representan el 20% de las entidades reconocidas en el género (Heitz, 1927; Yamashita, 1935; Warburg, 1938; Mathew, 1958; Marks, 1956; Ornduff, 1965, 1966 y 1967; Brücher, 1969; Bolkhovskikh et al., 1969; Chattergee y Sharma, 1970; Ornduff, 1973; Moore, 1973 y 1976; Weller et al. 1976; Ornduff, 1980; Goldblatt, 1981; Naranjo et al., 1982; Goldblatt, 1984).

Los autores que discutieron el tema coinciden en considerar que $x=7$ es el número básico ancestral en Oxalis (Marks, 1956; Warburg, 1938; Mathew, 1958; etc) siendo el resto derivado de éste por diferentes reordenamientos estructurales. Es interesante destacar que aunque la variación en el número de los cromosomas

es muy amplia, no ocurre lo mismo en cuanto a la forma y tamaño de los mismos.

Los trabajos previos sobre citogenética en Oxalis, permitieron tener una idea general de la variación cromosómica del género pues se trata de recuentos realizados en especies pertenecientes a diferentes secciones que no están relacionadas entre sí. El presente estudio, por el contrario, trata de hacer foco en grupos de especies filogenéticamente relacionadas, con el objeto de contribuir a un mejor entendimiento del origen y naturaleza de la diversificación del cariotipo en el género.

Los estudios realizados mostraron que las especies arbustivas, en su mayoría pertenecientes a la sección Thamnoxys, poseen la mayor variación en el tamaño de los cromosomas e importantes variaciones en el número y forma. Por otro lado el grupo de especies afines a O. amara, si bien tienen poca variación en el tamaño y el mismo número de cromosomas, entre ellas se observaron variaciones en la simetría del cariotipo.

1.2. Contenido de ADN

Además de los reordenamientos estructurales propuestos por Marks (1956) como origen de la variación cromosómica en Oxalis, los diferentes tamaños y formas de los cromosomas observados sugieren, también, que en este género ha habido importantes cambios en el contenido de ADN. A pesar de que solo existen antecedentes sobre el contenido de ADN en O. acetosella (Nagl, 1979) las variaciones en el tamaño de los cromosomas de los Oxalis subarborescentes, (Heitz, 1927; Marks, 1956) son evidencias que muestran que los cambios en la cantidad de ADN podrían ser una causa importante en la diversificación del cariotipo en Oxalis.

Entre las causas que producen variación en el contenido de ADN, son dos las que parecen haber tenido capital importancia en la evolución de Oxalis. La primera es debido a la poliploidía, que implica el aumento de todo el genoma. La segunda sería la amplificación o delección de segmentos cromosómicos por incremento o pérdida del ADN repetitivo sin cambio en el número de cromosomas. Tanto el aumento del número de cromosomas, como el tamaño de los mismos son aceptados como evidencias de las diferencias en el contenido de ADN (Stebbins, 1950; Martin y Shanks, 1966;

Rees y Jones, 1967; Rothfels y Heimbürger, 1968; Jones y Rees, 1968).

En las angiospermas el contenido de ADN puede variar, a nivel 2C, hasta 600 veces. El mínimo encontrado hasta el momento es en Arabidopsis thaliana con 0,4 Pg de ADN y el máximo fue observado en Fritillaria assyriaca con 254,8 Pg (Bennett et al., 1982). Por los resultados publicados hasta el momento, la cantidad 2C de ADN es característica para cada especie y relativamente constante. Por otro lado, existen evidencias que sugieren que entre especies afines hay un aumento o disminución cuando se observa una mayor especialización relativa (Rees and Jones, 1967; Rees and Hazarika, 1967; Martínez y Ginzo, 1985). Estas relaciones hacen que esta información sea importante para poder interpretar las relaciones evolutivas entre especies vegetales. Además permite relacionar los cambios en el contenido de ADN con cambios adaptativos.

Estas asociaciones entre los cambios en el contenido de ADN y el grado de especialización se refleja en cambios en el fenotipo que parecieran estar influenciados por el monto de ADN. Bennett (1971-1972) define a estos cambios como efectos nucleotípicos y estarían determinados por la masa nuclear independientemente de la información genética. Esto es debido a que el contenido de ADN afecta la duración del período S del ciclo mitótico y meiótico (Bennett, 1971, 1977) y esto a su vez estaría relacionado con el mínimo tiempo generacional y el ciclo de vida (Bennett, 1972; Smith and Bennett, 1975). También el tamaño del grano de polen e incluso el peso de las semillas estarían influenciados por el tamaño del nucleotipo (Bennett, 1973). Además el contenido de ADN tiene relación con el grado de radiosensitividad (Baetcke et al., 1967), y con el tamaño de tejidos y órganos (Stebbins, 1950). Por último existen evidencias que indican que el contenido de ADN está correlacionado positivamente con el aumento de la latitud, esto se observó tanto en especies cultivadas como en aquellas no cultivadas (Bennett, 1976; Stebbins, 1966; Martínez y Ginzo, 1985).

1.3. Distribución geográfica y variación morfológica

Otra característica de Oxalis, además de la variación cromosómica, es la notable diversidad de las formas de vida que

presenta el género. Esta variación se refleja en el alto número de especies nucleadas en secciones, en muchos casos, definidas por distintas formas de vida (Knuth, 1930). Estas secciones, en muchos casos no presentan límites nítidos y no indican necesariamente la afinidad filogenética de las especies que la constituyen, y resultan entonces secciones artificiales. La causa de esta situación se debe atribuir a la adaptación a diferentes condiciones climáticas que encubren muchas de las relaciones de parentesco.

La forma de vida más común en Oxalis, no por el número de especies sino por la distribución geográfica, consiste en plantas de tallo aéreo simple rastrero o apollarte ramificado, anuales o perennes. Es posible que estas formas de vida deriven en otras más especializadas que consisten en modificaciones de las estructuras vegetativas que dan como resultado la actual diversidad morfológica del género.

Una de las formas de vida es la que presenta tallos lignificados, con ramas, normalmente de posición erecta; conformando subarbustos hasta arbustos leñosos. En otras especies se observa un desarrollo del tallo formando estolones o rizomas. Existen especies en las cuales el tallo forma tubérculos y también se observan estructuras subterráneas radicales tuberosas. El acortamiento de los rizomas y la adquisición de capacidad de reserva en las hojas confiere un hábito bulboso a muchas especies de Oxalis. Formas intermedias entre rizoma y bulbo son reconocibles.

También se encuentran entidades adaptadas a condiciones de extrema aridez, con tallos carnosos o leñosos y modificaciones de hojas y pecíolos. Por último existen especies en cojín adaptadas a vivir en alta montaña.

Dado que esta variación en las formas de vida responde a determinados requerimientos ecológicos, presenta en general una distribución geográfica más o menos definida. Las especies caulinares de Oxalis, de tallos decumbentes, con poco grado de especialización, se distribuyen en América del Sur, Centroamérica y América del Norte. Especies pertenecientes a Secciones caracterizadas por esta forma de vida se distribuyen por Eurasia y también son circunastrales (secciones Acetosella y Corniculata).

Las otras formas de vida, más especializadas, tienen una

distribución geográfica más limitada. Las especies subarbutivas se encuentran diseminadas en la región tropical de América del Sur y correspondería al centro de diversificación principal de los mismos. Sin embargo, algunas entidades llegan hasta América Central y del Norte, y solo una, O. barrelieri, es cosmopolita (Lourteig, 1973).

La mayoría de las especies tuberosas pertenecen a la sección Articulata y tienen una distribución principalmente en América austral: N de Argentina, S de Bolivia, S de Brasil y Uruguay. En otras secciones se encuentran, también, algunas especies con estructuras subterráneas tuberosas que no serían afines a las especies de la sección mencionada. Una de estas entidades es O. tuberosa que solo se la conoce en cultivos y tienen gran importancia económica en Bolivia y Perú (Brücher, 1977).

La forma de vida más exitosa, de acuerdo al número de especies que la poseen, es la bulbosa. Todas las especies nativas de Africa, tienen este hábito y se encuentran concentradas mayoritariamente en la Región Del Cabo (Salter, 1944). También están ampliamente representadas en América del Sur extratropical atlántica y pacífica, en América Central y Méjico donde alcanzan un gran desarrollo.

En el oeste de América del Sur, principalmente en Chile, viven numerosas especies de variados hábitos: anuales de tallos sutiles, perennes de tallos carnosos, adaptados a condiciones de extrema aridez y en las zonas más elevadas de los Andes se encuentran Oxalis con típico hábito en cojín.

1.4. Objetivos

El objetivo de este trabajo es realizar una descripción detallada de la variación en el número, forma y tamaño de los cromosomas en especies sudamericanas de Oxalis, para poder interpretar el origen y la naturaleza de la diversificación específica en el género.

Para llevar a cabo estos objetivos se realizaron las siguientes tareas:

- 1.- Análisis del número, forma y tamaño de los cromosomas en las especies.
- 2.- Medición del contenido de ADN mediante la técnica de espectrofotometría en especies de las secciones *Thamnoxys*, *Heterophyllum*, *Holophyllum* y afines a *Oxalis amara*.
- 3.- Obtención de híbridos interespecíficos entre especies de una misma sección o de secciones diferentes con igual o distinto número de cromosomas y contenido de ADN.
- 4.- En algunos casos para poder hacer germinar las semillas híbridas se debieron desarrollar técnicas de cultivo in vitro de embriones.
- 5.- Análisis del comportamiento meiótico en híbridos interespecíficos F1 y F2 y en los progenitores. Este análisis implica el estudio de la posición y frecuencia de quiasmas como así también la forma de los bivalentes.
- 6.- Determinación del porcentaje de polen coloreado con azul de algodón en padres e híbridos como estimación de la fertilidad.
- 7.- Medición del tamaño de los cromosomas, de los núcleos interfásicos de las células oclusivas de los estomas foliares, de los óvulos maduros de los granos de polen y de la masa de las semillas en varias especies y comparación con la cantidad de ADN de núcleos meristemáticos de raíz en cada especie.

CAPITULO 2

MATERIALES Y METODOS

2.1. Materiales

Los ejemplares de las distintas especies estudiadas fueron obtenidos en su mayor parte en viajes de colección efectuados a tal fin por Arturo Martínez y Daniel de Azkue, algunos fueron donaciones y su origen es a partir de viajes de colección o de cultivos.

En la Tabla N° 2.1. se mencionan las especies y variedades estudiadas, su origen, la identificación del material y el lugar donde se encuentra depositado el material de herbario. En el caso del material legado se menciona el nombre del coleccionista.

La identificación taxonómica del material se efectuó sobre la base de la monografía que sobre el género realizó Knuth (1930) y la bibliografía publicada con posterioridad sobre algunas especies de Oxalis (Cabrera, 1966, 1979; Múlgura de Romero, 1973; Lourteig, 1975, 1983). También se consultó el material depositado en diversos herbarios (BAB, CTES, MBM, MUM, PACA, R, RB, SI).

Durante el desarrollo de la tesis, y para una unificación de criterios, se utilizará para designar a los distintos taxones americanos, la nomenclatura con la que aparecen publicados en la obra de Knuth (1930).

2.2. Métodos

2.2.1. Mitosis

La observación del número y morfología de los cromosomas se hizo a partir de raíces en activo crecimiento, utilizando la técnica de aplastamiento. Los mejores resultados se obtuvieron cuando las raíces se coleccionaron al medio día. El pretratamiento de las mismas se realizó, según la especie, con colchicina en distintas concentraciones, solución de 8-hydroxi quinoleina, 0,002 M, y con solución saturada de alfa bromo naftaleno

(ABN).

Cuando se efectuaron comparaciones del tamaño de los cromosomas entre especies, el pretratamiento utilizado fue el mismo, cochicina 0,05%. Estos reactivos se utilizaron en pretratamientos de 5 horas a 18-20°C. Luego de pretratar se fijó el material en una mezcla de alcohol, ácido acético glacial (3:1) a 5°C durante toda la noche. La tinción del material se realizó mediante la reacción de Feulgen posterior a una hidrólisis de las raíces en ácido clorhídrico N a 60°C durante 10 minutos. También se obtuvieron buenos resultados si la hidrólisis se efectuaba durante 30 minutos a temperatura ambiente con ácido clorhídrico 5 N. El aplastamiento de las raíces se realizó en portaobjetos con una gota de orceína acética 4,5%.

2.2.2. Meiosis

Los pimpollos florales fueron coleccionados al medio día y en algunos casos se los fijó durante 30 minutos a una hora en (3:1). El aplastamiento de las anteras se realizó en una gota de orceína acética 4,5%. Luego de un aplastamiento inicial los preparados se dejaron durante una hora o más a temperatura ambiente dando luego un aplastamiento final.

Los preparados con células mitóticas y meióticas se hicieron permanentes usando el método de dióxido de carbono líquido para remover el cobre objetos y luego se montó en Sandeural.

2.2.3. Descripción de los cromosomas

La descripción morfológica de los cromosomas y el cálculo del índice de simetría se realizó sobre la base de la nomenclatura propuesta por Levan et al. (1964), basada en la posición que el centromero ocupa en el cromosoma, y las sugerencias que sobre el mismo publicaron Naranjo et al. (1983).

2.2.4. Medición del contenido de ADN

Las mediciones se realizaron siguiendo el método de Mc. Leish y Sunderland (1961) con algunas modificaciones propuestas

por Ayonoadu (1974) y Bennett et al. (1977). Las raíces fueron tratadas con pectinasa al 7% durante 2 horas a temperatura ambiente, pues se observó que de esta forma se facilitaba el aplastamiento. Luego se fijaron en formaldehído al 4% durante 12 minutos a 0°C. El aplastamiento se realizó en buffer fosfato a pH 7, se removió el cubreobjetos e inmediatamente se trató la preparación con gotas de alcohol absoluto. Por último, para separar los núcleos del citoplasma, se colocaron los preparados en una cámara de éter durante 30 minutos. Posteriormente se realizó la hidrólisis en HCl 5N a 20°C durante 40 minutos de acuerdo a lo descrito por Fox (1969). Se coloreó con fucsina básica durante 20 minutos a 20°C y se lavó con solución de SO₂ tres veces a intervalos de 10 minutos alternando con agua destilada. Luego los preparados se montaron en ácido acético al 45% y se sellaron con cemento sintético. Las mediciones se realizaron con un microdensitómetro Zeiss 03 en 25 núcleos por preparado, tratando de elegir telofases tardías. Se midieron tres preparados por especie y fue siempre realizada antes de los 7 días de haber sido coloreado el material. Se utilizó como testigo Allium cepa con 33,55 pg. Se realizaron 4 preparados testigo por coloración y se midieron 25 núcleos en cada uno de ellos. Luego se promediaron los valores del testigo de todos los preparados correspondientes a diferentes coloraciones. Del cociente entre el valor arbitrario obtenido y 33,55 pg, resultó un coeficiente que fue multiplicado por la media de los valores de los 10 núcleos con menor densidad de cada preparado correspondientes a las especies. Los valores que se dan de contenido de ADN corresponden a la media y error standard de los 3 preparados medidos en cada especie.

2.2.5. Medición del volumen cromosómico

El volumen cromosómico se calculó mediante la fórmula $Vol=L \pi r^2$ ($r=ancho/4$). Se consideraron a los cromosomas como cilindros adyacentes. Las mediciones se efectuaron sobre dibujos realizados con cámara clara para disminuir el error de medición. Se trató de medir cromosomas metafásicos en los cuales se observaron las dos cromátidas. El volumen de cada especie se obtuvo del promedio de por lo menos 10 placas metafásicas.

2.2.6. Cultivo de tejidos

Las semillas de los cruzamientos de Oxalis renifolia x Oxalis linearis y de los cruzamientos entre Oxalis bupleurifolia x Oxalis sp. N° 2, no germinaron, por lo que se debió desarrollar una técnica para realizar cultivo in vitro de embriones. Esta técnica luego fue aplicada con éxito en la propagación de O. erosa (Ochatt y de Azkue, 1984).

En un primer paso las semillas se lavaron en agua con Triton x-100 al 0,1% por 15 minutos. Luego se desinfectaron con solución de Na ClO (10% Cl) más Tritón x-100 al 0,1% por 15 minutos agitando continuamente, posteriormente se enjuagó con agua estéril desionizada durante 5 minutos. Una vez desinfectadas las semillas y trabajando bajo la lupa en cámara de flujo de aire estéril, se procedió a la disección. Los embriones aislados se pusieron en frascos con medio de cultivo. El medio de cultivo utilizado es una modificación de la fórmula de Murashige y Skoog's (1962) suplementadas con glicina, $2,5 \times 10^{-5}$ M; tiamina-HCl, $0,6 \times 10^{-6}$; piridoxina- HCl, $4,8 \times 10^{-6}$ M; ácido nicotínico, $8,2 \times 10^{-5}$ M; myo-inositol, $5,6 \times 10^{-4}$ M; sacarosa, $9,0 \times 10^{-2}$ M y $8,0 \text{ gl}^{-1}$ de agar. Se llevó a cabo una batería de combinaciones con hormonas, IBA y BAP en concentraciones desde 0,0 a $5,0 \times 10^{-6}$ M; GA₃ en concentraciones desde 0,0 a $2,9 \times 10^{-6}$ M. Estas hormonas se adicionaron al medio de cultivo solas o en combinación. Luego de regular el pH del medio a 5,8 con KOH 1N el mismo se repartió en tubos de 20 x 120 mm con 10 ml de medio cada uno. Posteriormente se autoclavaron a 1,013 bars durante 20 minutos. Las condiciones de cultivo fueron a $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ con un fotoperíodo de 16 horas día con tubos fluorescentes de irradiación $1,8 \text{ W} \times \text{m}^{-2}$. Luego de 7 días de cultivo se encontró una contaminación del 20%.

Los resultados fueron diferentes en el caso de uno y otro híbrido. Los embriones del cruzamiento entre O. bupleurifolia x Oxalis sp. N° 2 colocados en medio de cultivo sin hormonas a los 7 días comenzó a desarrollarse una plantulita. Luego de dos repiques, 30 días cada uno, a medios de cultivo iguales se pasó a tierra, donde se desarrolló sin necesidad de hacer rustificación. En el resto de los medios de cultivo con hormonas o no se obtuvo ningún resultado o se produjo una proliferación de tejidos indiferenciados (callo).

Los embriones producto de los cruzamientos entre O. renifolia x O. linearis y el recíproco, no se desarrollaron en plantulitas en medio de cultivo sin hormonas. Sino que se obtuvo una proliferación de callo nodular en el medio con $4,9 \times 10^{-7}$ M IBA, $2,4 \times 10^{-7}$ M de GA_3 y $2,2$ o $4,4 \times 10^{-6}$ M de BAP. Para inducir el desarrollo de yemas este material se repicó a un medio de cultivo sin IBA. Luego de 30 días en medio de cultivo suplementado con $2,2 \times 10^{-6}$ M de BAP y $2,9 \times 10^{-7}$ M de GA_3 , se produjo una proliferación del callo y desarrollo de yemas adventicias. Luego de repicar las yemas a un medio de iguales características, además de la proliferación del callo se produjo elongación del tallo y expansión de las hojas y formación de algunas raíces. En ese momento se procedió a plantar en tierra tallitos con alguna raíz limpiando de los restos de tejido indiferenciado friable. Estas plantulitas necesitaron rustificación por la endebléz de sus tallos y hojas, no obstante que muchas murieron algunas crecieron y florecieron. Posteriormente en el capítulo de híbridos se mencionan los resultados del análisis cromosómico de estos híbridos, (Fig. 2.1.).

2.2.7. Estimación de la fertilidad

La fertilidad se estimó a partir del porcentaje de polen coloreado en especies e híbridos. Los granos de polen se tiñeron durante una hora en azul de algodón (1% con igual cantidad de fenol, ácido láctico, glicerina y agua destilada). Se contaron 200 granos de polen por cada individuo examinado, y aquellos teñidos de apariencia normal en forma y tamaño fueron contados como fértiles.

2.2.8. Estimación del volumen nuclear

El microdensitómetro Zeiss 03 registra, mediante el recorrido de un cuadrado el valor de extinción total del núcleo y el número de mediciones necesarias para barrer dicho núcleo. Cada una de las mediciones es equidistante con las vecinas. Esto permite tener una estimación del tamaño del núcleo medido, puesto que el número de mediciones será proporcional a la sección de la superficie ecuatorial del núcleo.

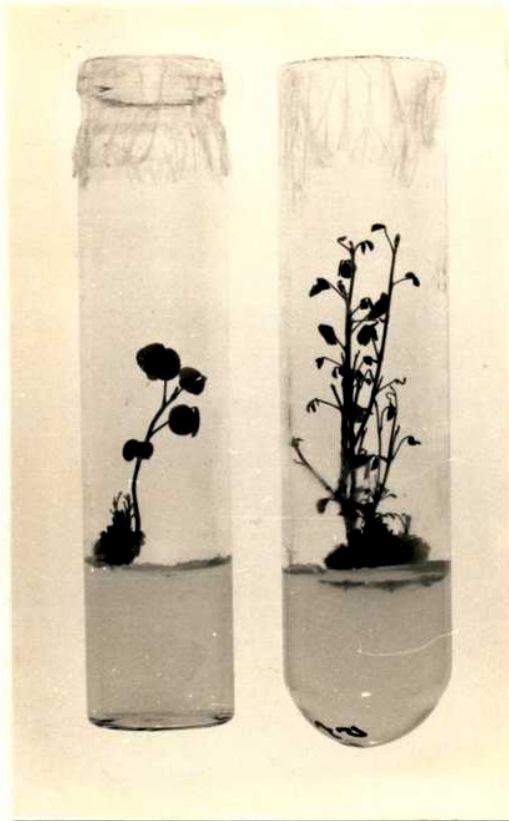


Fig. 2.1. Cultivo de tejido in vitro de híbridos entre O. renifolia y O. linearis. En la figura se observan callos y tallos ya diferenciados.

El tamaño de los núcleos se expresa en unidades arbitrarias (ua) que indica el número de mediciones necesarias para barrer dicho núcleo.

2.2.9. Medición del tamaño de los estomas foliares

El tamaño de los estomas foliares se determinó mediante la medición de la superficie de los mismos. Se diafanizaron hojas maduras mediante la técnica de Dizeo de Strittmatter (1973) y con la ayuda de cámara clara se dibujaron sobre cartulina 30 estomas. Se recortaron y se pesaron en una balanza analítica. Los valores en peso se transformaron a valores reales en mm^2 por comparación con un patrón conocido.

2.2.10. Medición del peso de las semillas

El peso de las semillas se expresa en gramos, por unidad. Para obtenerlo y debido al pequeño tamaño de las mismas se pesaron 30 semillas por especie y el valor obtenido se lo divide por 30.

2.2.11. Medición del tamaño de los óvulos

El tamaño de los óvulos se calculó mediante la medición de la superficie de la sección longitudinal media de los mismos. Para obtener los óvulos se disecaron flores recién abiertas durante la mañana. Estos óvulos se montaron en glicerina 100% e inmediatamente se procedió a su medición. Para medirlos se dibujaron mediante cámara clara en cartulina, se recortaron y se pesaron en balanza analítica, (Fig. 2.2). Posteriormente se transformaron estos valores en gramos a valores reales mm^2 por comparación con un patrón conocido. El valor para cada especie expresa el promedio de 20 óvulos obtenidos de distintos individuos y el error standard.

2.2.12. Medición del volumen de los granos de polen

Para poder comparar el tamaño de los granos de polen entre

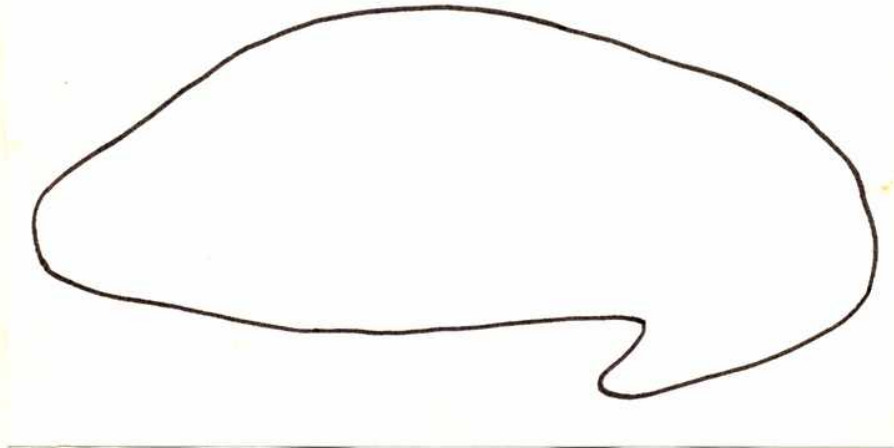
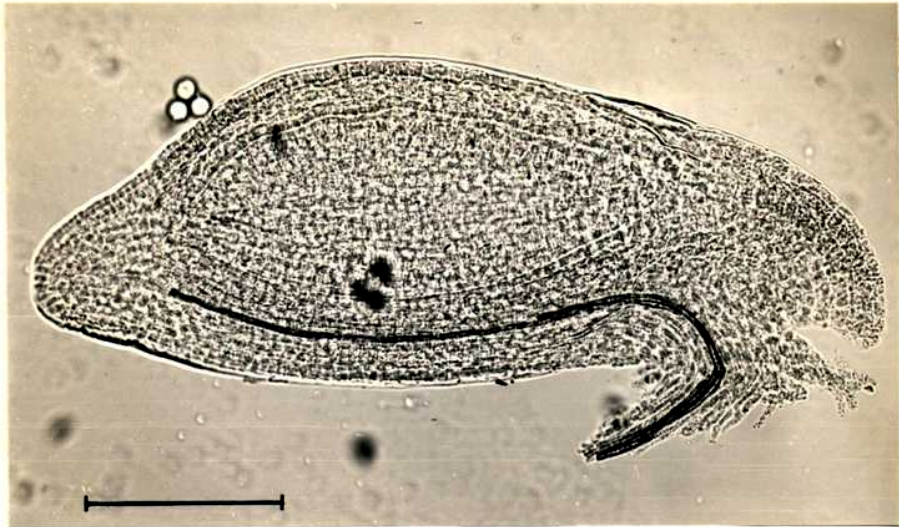


Fig. 2.2. Estimación del tamaño de los óvulos maduros mediante la superficie de la sección longitudinal media. En la figura un óvulo de O. dispar.

*Escala 75 micrones.

diferentes especies se midieron en todos los casos bajo las mismas condiciones. El material se obtuvo de plantas vivas durante la mañana, y se montaron en glicerina 100% para evitar la excesiva hidratación. Inmediatamente se midieron las longitudes de los ejes polares y ecuatoriales (granos prolatos, Fig 2.3), y el tamaño se expresa como la multiplicación de ambos ejes en Mm^2 con el valor medio y el error standard. Estas mediciones se efectuaron en 25 granos de polen por especie y por nivel de antera.

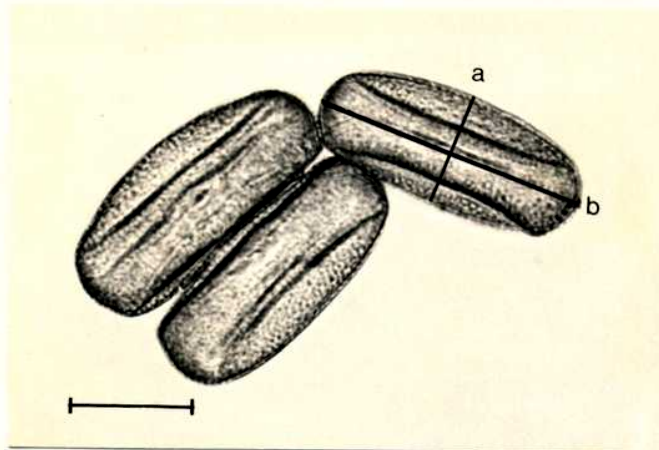


Fig. 2.3. Estimación del tamaño de los granos de polen mediante la medición de las longitudes de los ejes ecuatoriales (a) y polares (b). En la figura granos de polen Bl de O. dispar.

*Escala 50 micrones.

TABLA 2.1.

Especies estudiadas, lugar de origen, número de ejemplares analizados, identificación del material y lugar donde se encuentran depositados los ejemplares de herbario.

especie	ejemplares estudiados	lugar de origen	identificación del material	lugar donde se encuentra depositado
<u>O. adenophylla</u> Gill	2	Argentina, R. Negro, Pilcaniyeu, Ea. San Ramon	BACP 2822	BACP
<u>O. amara</u> St.Hil.	2	Argentina, Misiones, Apóstoles, Esc. Agrotécnica	BACP 2717	SI
<u>O. articulata</u> Sav.	2	Argentina, Buenos Aires, Balcarce, Balcarce	BACP 2818	BACP
<u>O. barrelieri</u> L.	1	Brasil, R. de Janeiro, R. de J., Co. Tijuca	BACP 2427	BACP
"	2	" , entre Petrópolis y Angélica	BACP 2429	BACP
"	2	" , R. de J. J. Botánico	BACP 2421	BACP
<u>O. bupleurifolia</u> St. Hil.	4	Brasil, R. de Janeiro, R. de J. Pedra da Gávea	BACP 2750	SI
<u>O. carnosa</u> Mol.	2	Chile, Elqui, La Serena	BACP 2809	BACP
"	1	" , Concepción, Pto. Talcahuano	seh	
<u>O. comersonii</u> Pers.	2	Argentina, Misiones, Apóstoles, Esc. Agrotécnica	BACP 2820	BACP
<u>O. cordobensis</u> Knuth	1	Argentina, Catamarca, Santa Rosa, Sumampa	seh	
"	1	" , Buenos Aires, Baradero, Otamendi	seh	
"	1	" , Gral. Pueyrredon, M.del Plata	seh	
<u>O. cratensis</u> Hook.	2	Brasil, Piauí, Teresina	BACP 2424	BACP
"	2	Paraguay, Amambay, Bella Vista	BACP 2635	SI
<u>O. cytisoides</u> Zucc.	3	Argentina, Misiones, San Pedro, El Moconá	BACP 2357	BACP
"	1	Brasil, R. de Janeiro, R. de J. Co. Tijuca	seh	

TABLA 2.1. (continuación)

<u>O. dispar</u> Brown	1	Planta cultivada en Jardín Botánico de Kew	BACP 2821 BACP 2747	BACP SI
<u>O. dumetorum</u> Barn.	2	Chile, Valdivia, Valdivia, Fundo Las Palmas	seh*	
<u>O. erosa</u> Knuth	9	Argentina, Salta, San Martín, Molinedo	BACP 2362 BACP 2363	SI BACP
"	1	Paraguay, Nueva Asunción, Ruta Transchaco	Schinini 16419	CTES
"	4	Argentina, Chaco	Molina 2204 Molina 2207 Molina 2141	BAB BAB BAB
<u>O. euphorbioides</u> St.Hil.	1	, Catamarca, Santa Rosa, Sumampa	seh	
	2	Brasil, Marañao, Timão	Krapóvicckas 37185 BACP 2825	CTES BACP
<u>O. fitillariformis</u> Knuth	1	Planta cultivada en Jardín Botánico de Kew	BACP 2829	BACP
<u>O. frutescens</u> L.	2	Argentina, Tucumán, Trancas	BACP 2360	BACP
<u>O. geminatta</u> Hook.	1	Chile, Cordillera, Farellones	BACP 2808	BACP
<u>O. gigantea</u> Barn	2	Chile, Elqui, La Serena	BACP 2830	BACP
<u>O. glaucifolia</u> Knuth	3	Argentina, Misiones, Eldorado	BACP 2361	BACP-SI
"	1	Brasil, Rio G. Do Sul, Foz do Iguazú	seh	
<u>O. haenkeana</u> Zucc.	2	Chile, Cordillera, Farellones	BACP 2824	BACP
<u>O. hassleri</u> Knuth	1	Brasil, Mato Grosso del Sur, Ponte Do Gregorio	Krapovicckas 34481	CNTS, BACP
"	1	Paraguay, Amambay, Bella Vista	BACP 2643	BACP, SI
"	1	Brasil, Piauí, Teresiña	Krapovicckas 37219	CNTS, BACP
<u>O. hedysarifolia</u> Pohl.	2	Brasil, R. de Janeiro, Cabo dos Buzios	BACP 2720	BACP
<u>O. hepatica</u> Norl.	2	Brasil, Paraná, Curitiba	Hatschbach s/n	MBM
<u>O. linearis</u> Zucc.	3	Paraguay, Misiones, San ignacio	BACP 2617	BACP, SI

TABLA 2.1. (continuación)

<u>O. lasiophylla</u> St. Hil.	2	Argentina, Misiones, Posadas, en cultivo	BACP 2811	BACP
<u>O. lobata</u> Sims	2	Argentina Entre Ríos	Troncoso 5279	SI
<u>O. monticola</u> Arech.	2	Planta cultivada en Inta Castelar, leg. Garcia	BACP 2819	BACP
<u>O. newiedii</u> Zucc.	4	Brasil, R. de Janeiro, R. de Janeiro, Yacarepaguá	BACP 2425	BACP
"	2	" , Espiritu Santo	seh	
<u>O. niederleinii</u> Knuth	2	Argentina, Buenos Aires, Baradero, Alcina	BACP 2712	SI
"	1	Argentina, Tucumán, Famaillá	BACP 2714	SI
"	2	Argentina, Misiones, Cerro Azul	seh	
<u>O. parvifolia</u>	2	Chile, Concepción, Pto. Talcahuano	BACP 2813	BACP
<u>O. praetexta</u> Prog.	2	Brasil, Paraná, Palmeira	Hatschbach 11719	MBM
<u>O. psoraleoides</u>	2	Argentina, Salta, San Martín	BACP 2364	BACP, SI
"	1	Bolivia, Santa Cruz	Krapovickas 34367	CNTS
<u>O. pubescens</u> Bert.	2	Peru, Machu Pichu	BACP 2832	BACP
<u>O. regnelli</u> Miq.	2	Argentina, Misiones, San Javier	BACP 2826	BACP
<u>Oxalis</u> aff. <u>regnelli</u> Miq.	2	Planta cultivada en Misiones Posadas, leg. Inzaurrealde	BACP 2814	BACP
<u>O. renifolia</u> Knuth	3	Praguay, Amambay, Bella Vista	BACP 2721	BACP, SI
<u>O. rhombeo-ovata</u> St. Hil.	6	Argentina, Misiones, Yguazú	BACP 2362	BACP
"	7	Brasil, Paraná, Cerro Azul	BACP 2420	BACP, SI
<u>O. roseae</u> Jacq.	2	Chile, Concepción, Pto. Talcahuano	BACP 2810	BACP
<u>O. rubra</u> St. Hil.	2	Argentina, Buenos Aires, Morón	BACP 2812	BACP
<u>O. sarmentosa</u> Zucc.	1	Brasil, Rio G. del Sur, Porto Alegre	BACP 2719	SI
<u>O. sellowii</u> Spreng				
var. <u>diversifolia</u> Knuth	5	Argentina, Misiones, San Ignacio	BACP 2358	BACP

TABLA 2.1. (continuación)

<u>O. sellowii</u> Spreng.				BACP 2328	SI
var. <u>latifolia</u> Knuth		Paraguay, Amambay, Ea. San Alfonso			
<u>O. sepium</u> St. Hil.	1	Brasil, Paraná Cerro Azul		BACP 2428	BACP
"	1	Brasil, R. de Janeiro, Petrópolis		BACP 2429	BACP
<u>O. subcorymbosa</u> Arech.	2	Argentina, La Pampa, Lihué Calel		BAB 91249	BAB
"	1	Uruguay, Montevideo		BACP 2715	SI
<u>O. tenuicalyculata</u> Knuth	2	Argentina, Misiones, Posadas		BACP 2359	BACP
<u>O. valdiviensis</u> Barn.	3	Argentina, Neuquén, Los Lagos		BACP 2817	BACP
<u>O. venturiana</u> Knuth	2	Argentina, Tucumán, Huasa Pampa		BACP 2815	BACP
especies no determinadas					
<u>Oxalis</u> sp N°1 (sección Thamnoxys)	1	Cultivada en Brasil, R.G. del Sur, Leg. O. Boelcke		BACP 2749	SI
<u>Oxalis</u> sp N°2 (sección Thamnoxys)	2	Brasil, Paraná, Adrianópolis		BACP 2713	BACP
<u>Oxalis</u> sp N°3 (sección Clematodes)	3	Brasil, Paraná San Jose Dos Pinhaes		BACP 2713	SI
<u>Oxalis</u> sp N°4 (sección Jonoxalis)	2	Argentina, Misiones, San Pedro, Salto Tabaí		BACP 2816	BACP
<u>Oxalis</u> sp N°5 (sección Jonoxalis)	1	Argentina, Misiones, San Pedro, Salto Tacurú		BACP 2823	BACP

* seh (sin ejemplar de herbario)

CAPITULO 3

DESCRIPCION DEL CARIOTIPO DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

En esta sección se describe el cariotipo de las 53 especies y variedades estudiadas; 37 de los recuentos efectuados son nuevos y no habían sido reportados anteriormente. Estas entidades representan a 13 de las 16 secciones en que Knuth (1930) clasifica a los Oxalis de América del Sur.

A continuación se presentan los resultados ordenados por sección y dentro de cada una; las especies de acuerdo a un orden alfabético. En la Tabla 3.1. se presentan estos resultados resumidos.

3.1. Sección Articulatae R. Knuth

3.1.1. Oxalis articulata Sav.

Los recuentos realizados en esta especie permitieron confirmar anteriores recuentos (Heitz, 1927; Marks, 1956; Naranjo et al. 1982*), ya que los individuos también tienen un cariotipo simétrico formado por $2n=14$ cromosomas en su mayoría metacéntricos (m).

3.1.2. Oxalis monticola Arech.

El cariotipo de esta especie es muy similar al de O. articulata, ya que está compuesto por $2n=14$ cromosomas pequeños, en su mayoría m.

3.1.3. Oxalis regnelli Miq.

Se observaron en O. regnelli $2n=28$ cromosomas metacéntricos y submetacéntricos (m y sm). Esta especie, que sería un te

* Naranjo et al. (1982) cita a O. articulata Sav. var. articulata.

traploide de número básico $x=7$, tiene cromosomas de mayor tamaño que las dos especies anteriores. Naranjo et al. (1982) citan el mismo número de cromosomas para esta especie.

3.1.4. Oxalis aff. regnelli Miq.

Esta especie también es un tetraploide con $2n=28$ cromosomas m y sm de tamaño similar a los de O. regnelli.

3.1.5. Oxalis rubra St. Hil.

Los resultados observados en el análisis cromosómico de esta especie están de acuerdo con lo descrito por Naranjo et al. (1982*). El cariotipo de esta especie está constituido por $2n=14$ cromosomas pequeños en su mayoría m . Heitz (1927) contó en O. rubra $2n=42$ cromosomas, lo que indicaría que en esta especie se puede encontrar poliploidía.

3.1.6. Oxalis venturiana R. Knuth

Los ejemplares estudiados de O. venturiana tienen $2n=14$ cromosomas m pequeños, pero Brücher (1969), menciona también $2n=12$ cromosomas para esta entidad.

3.1.7. Oxalis lasiophylla St. Hil.

En los ejemplares estudiados de esta especie se contaron $2n=26$ cromosomas m y sm . En meiosis se observó la formación de 13 bivalentes, por lo tanto sería un diploide de número básico $x=13$.

Hasta el presente este número básico solo había sido reportado para Oxalis latifolia (Chatterjee, 1970), especie en la cual se observan series poliploides con euploidía (Apéndice N° 1).

* Naranjo et al. (1982) cita a O. rubra St. Hil. como O. articulata Sav. var. hirsuta Prog.

3.2. Sección Andicolae R. Knuth

3.2.1. Oxalis parvifolia D.C.

En los individuos estudiados de esta especie se observaron $2n=36$ cromosomas pequeños m y sm . Esta especie sería un hexaploide de número básico $x=6$.

3.3. Sección Austroamericanae R. Knuth

3.3.1. Oxalis commersonii Pers.

El cariotipo de esta especie es muy similar al de la especie anterior, está constituido por $2n=36$ cromosomas pequeños m y sm (Fig. 3.1.). Como aquella, sería un hexaploide de número básico $x=6$.

Estos resultados concuerdan con lo publicado por Naranjo et al. (1982*) quienes en meiosis observaron 18 bivalentes.

3.3.2. Oxalis cordobensis Knuth

Marks, (1956) y Brücher, (1969) mencionan para esta especie $2n=12$ cromosomas. Posteriormente Naranjo et al. (1982*) publica los siguientes números gaméticos de cromosomas, $n=6$, 12 y 18. En los individuos analizados se observaron también diferentes grados de ploidía sobre el número básico $x=6$, pues se encontraron individuos con $2n=12$, 24, y 36 cromosomas pequeños m y sm .

3.4. Sección Carnosae (Reiche) R. Knuth

3.4.1. Oxalis carnosa Mol.

En 3 individuos pertenecientes a 2 poblaciones diferentes se encontró el mismo cariotipo, $2n=18$ cromosomas pequeños la

* Naranjo et al. (1982) citan a O. commersonii Pers. como O. sexenata Sav. y a O. cordobensis Knuth como O. chrysantha Progel.

mayoría m. Pero en Bolkhovskikh et al. (1969), se menciona para esta especie $2n=14$ cromosomas.

3.4.2. Oxalis gigantea Barn.

En los individuos de O. gigantea estudiados se encontró un cariotipo similar al de O. carnososa, $2n=18$ cromosomas pequeños en su mayoría m.

3.4.3. Oxalis haenkeana Zucc

En esta especie como en O. carnososa, O. gigantea y otras especies chilenas se contaron $2n=18$ cromosomas pequeños.

3.5. Sección Clematodes Knuth

3.5.1. Oxalis amara A. St. Hil.

Esta especie tiene $2n=10$ cromosomas grandes, que varían entre 4 y 6,5 Mm de largo. Los cromosomas del par N° 1, los más grandes del complemento son m, los del N° 2 son m-sm, los del N° 3 son sm, los del 4° son subtlococéntricos (st) y los del par N° 5, que son los más pequeños del complemento son también m, (Fig. 3.1). Estas características coinciden con la descripción realizada en O. amara var. scabra por Naranjo et al. (1982).

3.5.2. Oxalis dumetorum Barn

A pesar de pertenecer a la misma sección, O. dumetorum tiene un cariotipo diferente a la especie anterior y al resto de las especies de la Sección Clematodes estudiadas hasta el presente. En dos individuos se contaron $2n=12$ cromosomas pequeños m y sm.

3.5.3. Oxalis hepatica Norlind

O. hepatica posee también $2n=10$ cromosomas grandes, que

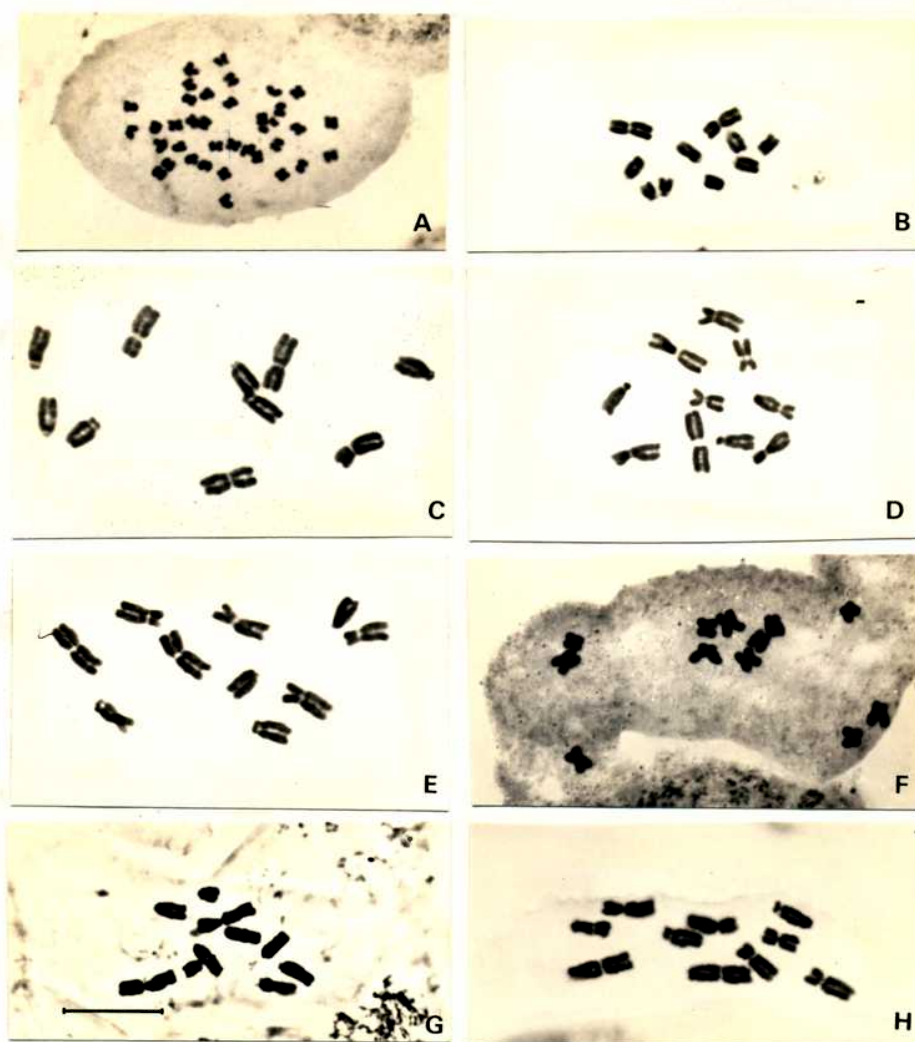


Fig. 3.1. Cromosomas de: A, O. commersonii ($2n=36$); B, O. niederleinii ($2n=10$); C, O. hepatica ($2n=10$); D, O. amara ($2n=10$); E, O. sarmentosa ($2n=10$); F, O. renifolia ($2n=12$); G, O. subcorymbosa ($2n=10$); H, O. praetexta ($2n=10$).

varían entre 4 y 6,1 Mm. Los cromosomas del par N° 1 son m y corresponden a los más grandes del complemento, los del N° 2 son sm, los de los pares N° 3 y 4 son st y los del N° 5 son telocéntricos (t), (Fig. 3.1). Los cromosomas correspondientes a los pares 3, 4 y 5 son de tamaño similar y los más pequeños del complemento.

3.5.4. Oxalis niederleinii Knuth

El cariotipo de esta especie es similar en número y tamaño de los cromosomas al de O. amara y O. hepatica, aunque es más asimétrico y los cromosomas son más pequeños. Está formado por $2n=10$ cromosomas que varían entre 2, 6 y 6,1 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes al par N° 1, son los más grandes y m, los de los pares N° 2 a 4 son st y los del par N° 5 puede ser st o t, (Fig. 3.1). Se ha encontrado variación entre individuos con respecto al brazo corto de los cromosomas del par N° 5. En 5 individuos analizados, provenientes de tres poblaciones diferentes, se observó que en un individuo los cromosomas del par N° 5 eran st mientras que en el resto estos cromosomas eran t, . Esta especie ya había sido estudiada anteriormente por Brücher (1969) y por Naranjo et al. (1982*), ambos autores reportan el mismo número de cromosomas, y la descripción del cariotipo realizada por el segundo autor coincide con lo observado en este estudio.

3.5.5. Oxalis sarmentosa Zucc.

El cariotipo de esta especie es muy similar al de O. hepatica y está constituido por $2n=10$ cromosomas grandes que varían entre 4,5 y 6,5 Mm de largo (Fig. 3.1). Los cromosomas correspondientes al par N° 1 son m, los de los N° 2 y 3 son sm, aunque los brazos cortos de los cromosomas del par N° 2 son más pequeños que aquellos del par 3. Los pares N° 4 y 5 son t y se observaron microsatélites en el brazo corto de uno de los cromosomas del par 5.

* Naranjo et al. (1982) citan a O. niederleinii Knuth como O. refracta St. Hil.

3.5.6. Oxalis sp N° 3

Esta especie no ha sido anteriormente descrita, pero tanto por su morfología, cuanto por su cariotipo y compuestos fenólicos, es afín a O. amara por lo que se la incluye en esta sección, (Del Pero de Martínez y de Azkue, 1984). El complemento cromosómico de esta especie es muy similar al de O. amara en forma y tamaño de los cromosomas. Tiene $2n=10$ cromosomas grandes que varían entre 4 y 6,5 Mm de largo. Los cromosomas del par N° 1, son m y los más grandes del complemento, los de los pares N° 2 y 3 son sm y los del N° 4 st. Los correspondientes al par N° 5 son también m pero los más pequeños del complemento, (Fig. 3.2).

3.6. Sección Corniculatae (Reiche) R. Knuth

3.6.1. Oxalis subcorymbosa Arechavaleta

Esta especie posee $2n=10$ cromosomas grandes, que varían entre 2,6 y 6 Mm de largo. Los cromosomas del par N° 1 son m y los más grandes del complemento, el resto de los cromosomas, pares 2 a 5 son t, (Fig. 3.1). Se observaron constricciones secundarias terminales en el par 2 e intersticiales en el par 3 y microsatélites en el brazo corto del par 4. Este cariotipo es similar a la descripción realizada por Naranjo et al. (1982*), aunque dichos autores encontraron constricciones solamente en uno de los pares de cromosomas t. Esta diferencia es probable que se deba a una mayor condensación de los cromosomas ya que aquellos fueron observados en anafase I.

Es interesante mencionar que el cariotipo de esta especie es muy similar al de O. niederleinii que fue descrito en la Sección Clematodes.

* Naranjo et al. (1982) citan a O. subcorymbosa Arech. como O. viscosissima (Norl.) Cabrera.

3.7. Sección *Holophyllum* Prog.

3.7.1. *Oxalis praetexta* Prog.

En esta especie se observaron $2n=10$ cromosomas grandes que varían entre 4 y 6,5 Mm de largo. Los cromosomas del par N° 1 son m y los más grandes del complemento, los de los pares N° 2 y 3 son sm, los del par N° 4 son st y los del par N° 5, que son los más pequeños, son m como los del par N° 1, (Fig. 3.1). En los cromosomas del par N° 4 se observaron microsatélites en los brazos cortos.

Es interesante señalar aquí que el cariotipo de esta especie es muy similar al de *O. amara* (3.5.1.), perteneciente a la Sección *Clematodes*.

3.7.2. *Oxalis renifolia* Knuth

En esta especie se observó un cariotipo muy diferente al observado en la especie anterior. El mismo está constituido por $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,43 y 2,08 Mm de largo. Los cromosomas de los pares N° 1, 2, 5 y 6 son m y los de los pares 3 y 4 son sm, (Fig. 3.1). Se observaron microsatélites en el brazo corto de uno de los cromosomas sm del par N° 4.

Es también importante mencionar que el cariotipo de esta especie es similar al de muchas especies de la Sección *Thamnoxys*, que se describirán luego.

3.8. Sección *Heterophyllum* Prog.

3.8.1. *Oxalis bupleurifolia* St. Hil.

Heitz, en 1927, publica el recuento cromosómico de esta especie a partir de la observación de los cromosomas meióticos. Para realizar una descripción más detallada del cariotipo se analizaron también los cromosomas mitóticos. Se confirmó con estos recuentos el número de cromosomas $2n=10$, y se vió que éstos son medianos y varían entre 2,46 y 3,57 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 a 4 son st y los corres

pondientes al par N° 5, m, y los más pequeños del complemento, (Fig. 3.2). En el brazo corto de uno de los cromosomas del par N° 2 (st) se observaron microsatélites.

3.8.2. Oxalis fritillariformis Knuth

El cariotipo de esta especie es muy similar al de la especie anterior pero los cromosomas son de menor tamaño.

Tiene $2n=10$ cromosomas que varían entre 0,85 y 1,15 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 a 4 son st o t y los del N° 5 son m, (Fig. 3.2). Estos últimos como en la especie anterior también son los más pequeños del complemento. También se observó en el par de cromosomas N° 2 de esta especie, la presencia de microsatélites.

3.9. Sección Jonoxalis (Small) R. Knuth

3.9.1. Oxalis lobata Sims

El material analizado de esta especie tiene $2n=28$ cromosomas pequeños m y sm, (Fig. 3.2). Este número de cromosomas coincide con el reportado por Naranjo et al. (1982*).

3.9.2. Oxalis sp N° 4

El número de cromosomas encontrado en esta especie $2n=22$, es poco común en el género Oxalis, (Fig. 3.1.1). Solo se reportaron hasta el presente en especies en las cuales se encuentran series poliploides y aneuploidía como O. corymbosa D.C. (Naranjo et al., 1982; Chatterjee, 1970) O. acetosella L. (Marks, 1956) y en O. dillenii Jack (Eiten, 1963). Los cromosomas de esta especie, m y sm, son de tamaño mediano.

* Naranjo et al. (1982) citan a O. lobata Sims como O. perdicaria (Mol) Bert.

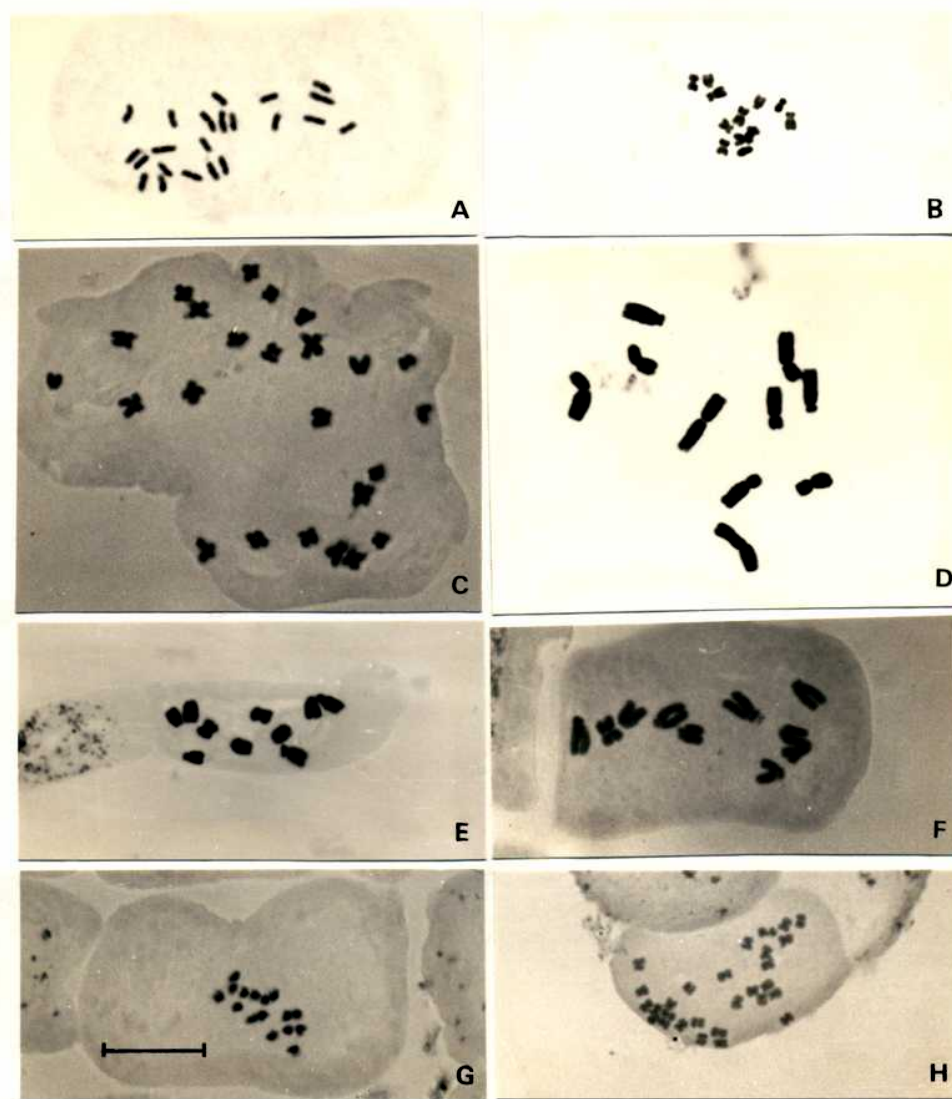


Fig. 3.2. Cromosomas de: A, Oxalis sp N^o 4 (2n=22); B, O. cratensis (2n=12); C, O. barrelieri (2n=24); D, Oxalis sp N^o 3 (2n=10); E, O. fritillariformis (2n=10); F, O. bupleurifolia (2n=10); G, O. pubescens (2n=16); H, O. lobata (2n=28).

3.9.3. Oxalis sp N° 5

Esta especie, perteneciente a la Sección Jonoxalis sería un hexaploide de número básico $x=7$, pues se contaron $2n=42$ cromosomas pequeños m y sm .

3.10. Sección Laxae (Reiche) R. Knuth

3.10.1. Oxalis valdiviensis Barn.

El resultado del recuento mitótico efectuado en esta especie coincide con los resultados publicados anteriormente (Warburg, 1938; Marks, 1956; y Naranjo et al., 1982) donde se contaron $2n=18$ cromosomas pequeños.

3.11. Sección Ortigiesae R. Knuth

3.11.1. Oxalis pubescens H.B.K.

Los individuos de esta especie que se analizaron poseen $2n=16$ cromosomas pequeños m y sm , (Fig. 3.2). El mismo número cromosómico fue reportado por Brúcher (1969) aunque Mathew (1958) reportó $2n=48$ cromosomas lo que indica que en esta especie pueden haber diploides y hexaploides de número básico $x=8$.

3.12. Sección Palmatifolia Reiche

3.12.1. Oxalis adenophylla Gill

En los individuos analizados se contaron $2n=30$ cromosomas pequeños. Dado que Heitz (1927) cita para esta especie $2n=28$ cromosomas, es probable que en esta especie existan series poliploides con variación en el número básico por aneuploidía.

3.13. Sección Roseae (Reiche) R. Knuth

3.13.1. Oxalis geminata Hook.

El análisis efectuado en esta especie, mostró que esta entidad tiene $2n=18$ cromosomas pequeños y que en meiosis forma 9 bivalentes.

3.13.2. Oxalis roseae Jacq.

Los individuos analizados pertenecientes a una misma población tienen $2n=12$ cromosomas pequeños. El mismo número cromosómico reporta Marks, (1956) para esta especie pero Heitz, (1927) encontró $2n=24$ cromosomas, por lo tanto habría diploides y poliploides de número básico $x=6$.

3.14. Sección Thamnoxys (Planch.) Prog.

3.14.1. Oxalis barrelieri L.

En todos los individuos analizados de esta especie se observaron $2n=24$ cromosomas pequeños, que varían entre 1,19 y 1,90 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1, 3, 4, 7, 10 y 11 son m, aquellos pertenecientes a los pares N° 2, 5, 6 y 9 son sm y los del N° 12 son st, (Fig. 3. 2). Se observaron microsatélites en el brazo corto de uno de los cromosomas correspondientes a uno de los pares sm.

De acuerdo a los especímenes analizados y al comportamiento meiótico de estos (6.1.7), O. barrelieri sería un alotetraploide citológico de número básico $x=6$.

3.14.2. Oxalis cratensis Hook.

Esta especie es diploide con $2n=12$ cromosomas pequeños, que varían entre 1,7 y 2,14 Mm de largo. La mayoría de los cromosomas son m, menos los integrantes de los pares N° 2 y 4 que son sm, (Fig. 3. 2).

3.14.3. Oxalis cytisoides Mart. et Zucc.

El complemento cromosómico de esta especie es similar al

de la especie anterior, está compuesto por $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,66 y 2,86 Mm de largo. El cariotipo es totalmente simétrico pues todos los cromosomas son m.

3.14.4. Oxalis dispar N E. Brown

Si bien esta entidad tiene el mismo número básico que las tres anteriores, los cromosomas son notablemente más grandes. Esta importante diferencia en el tamaño de los cromosomas coincide también con significativas diferencias en la morfología del cariotipo.

Se estudió un solo ejemplar proveniente del Jardín Botánico de Kew que probablemente sea descendiente del ejemplar estudiado por Marks (1957), el cual como aquel tiene $2n=12$ cromosomas que varían entre 6,59 y 14,84 Mm de largo. El par N° 1 está constituido por los cromosomas más grandes del complemento, $14,04 \pm 0,70$ Mm de largo y son m. El resto de los cromosomas, t o st, tienen un tamaño equivalente al de uno de los brazos de los cromosomas del par N° 1. Estos miden en promedio 7 Mm de largo. En este ejemplar se observaron dos pares de cromosomas asimétricos constituidos por un cromosoma st y otro t, (Fig. 3.3). En el brazo largo de uno de los cromosomas t se observaron microsatélites.

3.14.5. Oxalis erosa Knuth

En todos los individuos analizados de O. erosa se observó un complemento cromosómico similar al de O. dispar pero siempre los cromosomas fueron más pequeños que en esta última entidad. O. erosa tiene $2n=12$ cromosomas grandes que varían entre 4,8 y 9,6 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes al primer par son m y también los más grandes del complemento, $9,6 \pm 0,5$ Mm. Cada uno de los brazos de estos cromosomas posee una longitud similar a aquella correspondiente al resto de los cromosomas que pueden ser t o st y en promedio medir 5,3 Mm de largo, (Fig. 3.3).

Como en O. dispar, también se observaron en O. erosa pares

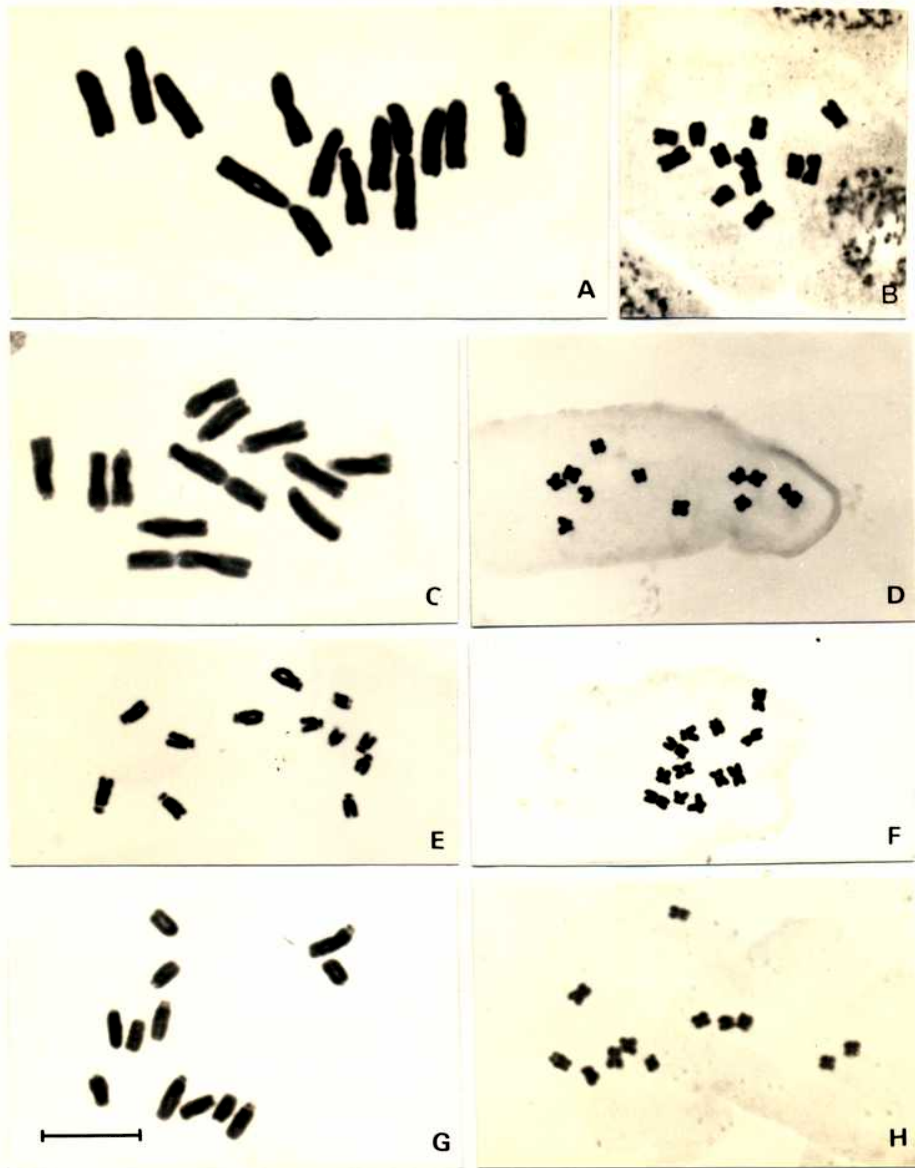


Fig. 3.3. Cromosomas de: A, *O. dispar* ($2n=12$); B, *O. frutescens* ($2n=12$); C, *O. erosa* ($2n=12$); D, *O. linearis* ($2n=12$); E, *O. hassleri* ($2n=12$); F, *O. glaucifolia* ($2n=12$); G, *O. neuwiedii* ($2n=12$); H, *O. hedysarifolia*.

de cromosomas asimétricos st-t, variando el número de cromosomas st. En un total de 15 individuos estudiados se observó que el máximo de cromosomas st que un individuo podía tener eran 3, también se observaron individuos sin cromosomas st, (punto 9.2.2.1). Además se observaron microsatélites siempre en el brazo largo de cromosomas asimétricos.

3.14.6. Oxalis euphorbioides St. Hil.

En esta especie se observó un cariotipo constituido por $2n=12$ cromosomas pequeños m y sm.

3.14.7. Oxalis frutescens L.

O. frutescens también tiene $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,66 y 2,73 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 y 2 son m y los restantes son st, (Fig. 3.3). Se observaron microsatélites en el brazo corto de uno de los cromosomas correspondientes a uno de los pares de cromosomas st.

3.14.8. Oxalis glaucifolia Knuth

El número de cromosomas de esta especie es $2n=12$ y el tamaño de los mismos es pequeño variando entre 1,07 y 2,38 Mm de largo. El cariotipo de esta especie es muy simétrico puesto que los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 a 4 son m y los de los pares 5 y 6 son sm, (Fig. 3.3).

En algunos individuos se observaron constricciones secundarias en el brazo largo del par N° 2 (m).

3.14.9. Oxalis hassleri Knuth

En esta especie se encontró que el número básico es igual que en las especies anteriores, $x=6$, pero el acriotipo es casi totalmente asimétrico y el tamaño de los cromosomas es intermedio entre lo observado en las especies con cromosomas grandes,

como O. dispar y O. erosa, y en aquellas con cromosomas pequeños, descritas en la sección *Thamnoxys*. El tamaño de los cromosomas varía entre 2,12 y 3,86 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 a 3 son telocéntricos y los correspondientes a los N° 4 a 6 son st, (Fig. 3.3).

3.14.10. Oxalis hedysarifolia Pohl

En esta especie se observaron $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,78 y 2,86 Mm de largo. A excepción de los cromosomas correspondientes a los pares N° 3 y 4 que son sm-st, el resto de los cromosomas son m, (Fig. 3.3). En esta especie se observaron microsatélites en los brazos cortos de uno de los pares de cromosomas asimétricos.

3.14.11. Oxalis linearis Zucc.

El complemento cromosómico de esta especie está compuesto por $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,57 y 2,21 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 3 y 4 son sm mientras que el resto de los pares son m, (Fig. 3.3). En uno de los pares de cromosomas sm se observaron microsatélites en ambos brazos cortos.

Esta especie tiene un cariotipo muy similar a O. renifolia (punto 3.7.2) perteneciente a la Sección *Holophyllum* con la cual se hibridó obteniéndose una F1 y F2 fértiles.

3.14.12. Oxalis neuwiedii Zucc.

En esta especie, como en O. hassleri, (punto 3.14.9) se contaron $2n=12$ cromosomas asimétricos, pero en O. neuwiedii los cromosomas son más grandes variando entre 3,80 y 5,89 Mm de largo, (Fig. 3.3).

Los cromosomas son st y t y como en O. erosa se observó variación en el número de cromosomas st, lo que constituye polimorfismos estructurales. Los distintos individuos pueden tener todos los cromosomas telocéntricos o bien uno o dos cromosomas

somas st y el resto t. En el caso de tener dos cromosomas st estos pueden ser homólogos o no, (punto 9.2.2.3).

3.14.13. Oxalis psoraleoides H.B.K.

El cariotipo de esta especie es similar en forma y tamaño al ya descrito para O. dispar y O. erosa. Tiene $2n=12$ cromosomas que varían en tamaño entre 4,5 y 10,3 Mm de largo. Los cromosomas del par N° 1 que son m y los más grandes del complemento miden $10,3 \pm 0,5$ Mm de largo y los restantes (t) miden en promedio $5,5 \pm 0,3$ Mm de largo. En los individuos analizados no se observaron cromosomas st como en O. dispar, O. erosa y O. newiedii.

3.14.14. Oxalis rhombeo-ovata St. Hil.

Esta especie tiene $2n=14$ cromosomas grandes que varían entre 4,40 y 6,14 Mm de largo. De las especies estudiadas citológicamente, O. rhombeo-ovata es el único miembro de la sección *Thamnoxys* con $x=7$. El cariotipo en la mayoría de los individuos analizados está compuesto por 7 pares de cromosomas t, (Fig. 3.4). Pero en algunos individuos se observaron 1 ó 2 cromosomas st. En este último caso pueden ser homólogos o no, constituyendo un heterocigota estructural para dos pares de cromosomas, (punto 9.2.2.4).

Este tipo de polimorfismos estructural, ya mencionado en O. dispar, O. erosa, O. psoraleoides y O. newiedii, no es exclusivo de la Sección *Thamnoxys*, puesto que en O. niederleinii de la Sección *Clematodes*, también se encontró esta variación, (punto 3.5.4).

La presencia de microsátélites en el complemento de O. rhombeo-ovata fue observada tanto en los brazos cortos como en los largos de cromosomas t.

3.14.15. Oxalis sellowii Spreng. var. diversifolia Knuth

Esta especie es un hexaploide de número básico $x=6$, los

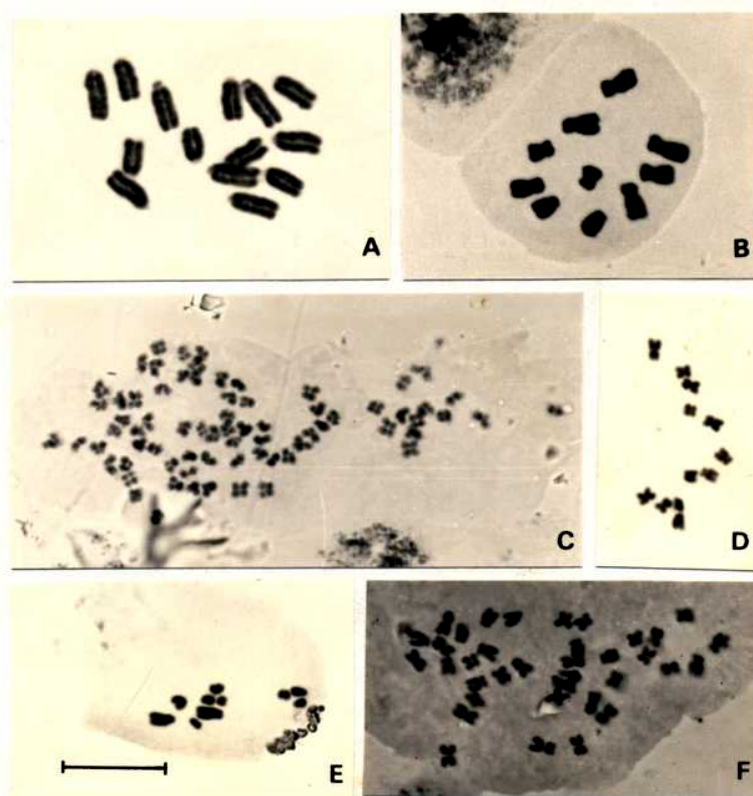


Fig. 3.4. Cromosomas de: A, O. rhombo-ovata ($2n=14$); B, Oxalis sp N° 2 ($2n=10$); C, Oxalis sellowii var. latifolia ($2n=72$); D, O. tenuicalyculata ($2n=12$); E, O. sellowii var diversifolia ($2n=36$); F, Oxalis sp. N° 1 ($2n=10$).

cromosomas son pequeños variando entre 1,42 y 2,86 Mm de largo. La mayoría de los cromosomas son m o sm y solo los cromosomas correspondientes a los pares N° 7, 8 y 9 son st, (Fig. 3. 4). En los brazos cortos de los cromosomas de este tipo se observaron microsatélites.

Esta especie es la única en la cual se observó la presencia de cromosomas supernumerarios, (punto 9.1).

3.14.16. Oxalis sellowii Spreng var. latifolia Knuth

Los individuos de esta entidad son dodecaploides de número básico $x=6$, pues tienen $2n=72$ cromosomas pequeños que varían entre 0,7 y 1,9 Mm de largo. Debido al pequeño tamaño de muchos de ellos (0,7 Mm de largo los cromosomas más pequeños) no es posible establecer en algunos casos en que región del cromosoma se encuentra el centrómero, (Fig. 3. 4). En general se observa que la mayoría de los cromosomas tienen los dos brazos más o menos de la misma longitud y unos pocos tienen un brazo algo más largo que el otro y estos últimos corresponden a los más pequeños del complemento.

3.14.17. Oxalis sepium St. Hil.

En esta especie se observaron $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,66 y 2,32 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1, 2, 5 y 6 son m y los correspondientes a los pares 3 y 4 son st.

3.14.18. Oxalis tenuicalyculata Knuth

También esta especie tiene $2n=12$ cromosomas pequeños que varían entre 1,66 y 2,38 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares 1, 2, 3 y 6 son m y los de los N° 4 y 5 son st, (Fig. 3. 4).

3.14.19. Oxalis sp. N° 1

Se estudió un solo individuo de esta entidad en la cual

se encontró a un cariotipo único para la Sección. Este complemento cromosómico está formado por $2n=10$ cromosomas pequeños que varían entre 0,95 y 2,76 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes al par N° 1 son marcadamente más grandes que el resto de los cromosomas, ya que estos miden 2,76 Mm mientras los cromosomas correspondientes a los pares 2 a 5 miden en promedio 1,3 Mm. El cariotipo es asimétrico pues los cromosomas 1 a 3 son st y los de los pares 4 y 5 son t, (Fig. 3.4).

Estas características hacen que el cariotipo de esta especie sea el más asimétrico y el que está constituido por los cromosomas más pequeños entre las especies de Oxalis Secc. Thamnoxys estudiadas hasta ahora.

3.14.20. Oxalis sp. N° 2

Esta especie también tiene $2n=10$ cromosomas, pero estos son más simétricos y más grandes que en la especie anterior. Los cromosomas de esta especie varían entre 2,40 y 4,18 Mm de largo. Los cromosomas correspondientes a los pares N° 1 a 3 son sm, los del N° 4 son st y los correspondientes al par N° 5 son m, (Fig. 3.4).

En el brazo corto de los dos cromosomas del par N° 2 (sm) se observaron microsátélites.

Es interesante mencionar acá la similitud del cariotipo de esta especie con el encontrado en las especies de la Sección Heterophyllum (3.8.) aunque en estas últimas los cromosomas son más pequeños y asimétricos.

En el punto 7.4.2. se describe el análisis del comportamiento meiótico de un híbrido entre estas especies.

TABLA 3.1.

Número de cromosomas, número básico y morfología del cariotipo de las 52 especies y variedades estudiadas de Oxalis . Las secciones, y dentro de estas las especies está ordenadas alfabeticamente.

Secciones y especies	número de cromosomas	número básico	morfología del cariotipo
Articulatae			
<u>O. articulata</u>	14	7	m y sm
<u>O. lasiophylla</u>	26	13	m y sm
<u>O. monticola</u>	14	7	m y sm
<u>O. regnelli</u>	28	7	m y sm
<u>O. aff. regnelli</u>	28	7	m y sm
<u>O. rubra</u>	14	7	m y sm
<u>O. venturiana</u>	14	7	m y sm
Andicolae			
<u>O. parvifolia</u>	36	6	m y sm
Austroamericanae			
<u>O. commersonii</u>	36	6	m y sm
<u>O. cordobensis</u>	12	6	m y sm
"	24	6	m y sm
	36	6	m y sm
Carnosae			
<u>O. carnosa</u>	18	9	m y sm
<u>O. gigantea</u>	18	9	m y sm
<u>O. haenkeana</u>	18	9	m y sm
Clematodes			
<u>O. amara</u>	10	5	4m+4sm+2st
<u>O. dumetorum</u>	12	6	m y sm
<u>O. hepatica</u>	10	5	2m+2sm+4st+2t
<u>O. niederleinii</u>	10	5	2m+8st
<u>O. sarmentosa</u>	10	5	2m+4sm+4t
<u>Oxalis</u> sp N°3	10	5	4m+4sm+2st
Corniculatae			
<u>O. subcorymbosa</u>	10	5	2m+8st
Holophyllum			
<u>O. praetexta</u>	10	5	4m+4sm+2st
<u>O. renifolia</u>	12	6	8m+4sm
Heterophyllum			
<u>O. bupleurifolia</u>	10	5	8st+2m
<u>O. fritillariformis</u>	10	5	8st+2m

TABLA 3.1. (continuación)

Jonoxalis			
<u>O. lobata</u>	28	7	m y sm
<u>Oxalis</u> sp N°4	22	11	m y sm
<u>Oxalis</u> sp N°5	42	7	m y sm
Laxae			
<u>O. valdiviensis</u>	18	9	m y sm
Ortigienseae			
<u>O. pubescens</u>	16	8	m y sm
Palamatifoliae			
<u>O. adenophylla</u>	30		
Roseae			
<u>O. geminata</u>	18	9	m y sm
<u>O. roseae</u>	12	6	m y sm
Thamnoxys			
<u>O. barrelieri</u>	24	6	12m+8sm+2st
<u>O. cratensis</u>			
<u>O. cytisoides</u>	12	6	12m
<u>O. dispar</u>	12	6	2m+10st-t
<u>O. erosa</u>	12	6	2m+10st-t
<u>O. euphorbioides</u>	12	6	m y sm
<u>O. frutescens</u>	12	6	4m+8st
<u>O. glaucifolia</u>	12	6	8m+4sm
<u>O. hassleri</u>	12	6	6st+6t
<u>O. hedysarifolia</u>	12	6	8m+4sm-st
<u>O. linearis</u>	12	6	8m+4sm
<u>O. neuwiedii</u>	12	6	12st-t
<u>O. psoraleoides</u>	12	6	2m+10t
<u>O. rhombeo-ovata</u>	14	7	14t-st
<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u>	36	6	30m-sm+6st
<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>	72	6	m-sm y st
<u>O. sepium</u>	12	6	8m+4st
<u>O. tenuicalyculata</u>	12	6	8m+4st
<u>Oxalis</u> sp N°1	10	5	6st+4t
<u>Oxalis</u> sp N°2	10	5	2m+6sm+2st
Sin clasificación			
<u>Oxalis</u> sp N°3	10	5	4m+4sm+2st

CAPITULO 4

VARIACION EN EL CONTENIDO DE ADN Y EN EL TAMAÑO DE LOS CROMOSOMAS ENTRE LAS ESPECIES DE LA SECCION THAMNOXYS Y ESPECIES DE SECCIONES AFINES

En el capítulo 3 se describieron las diferencias que existen en el tamaño, número y morfología de los cromosomas en un número representativo de especies del género Oxalis. La variación encontrada es única entre plantas pertenecientes a un mismo género y está mayoritariamente concentrada en las especies pertenecientes a la Sección Thamnoxys. Entre éstas y aquellas pertenecientes a las secciones Hollophyllum y Heterophyllum, estrechamente relacionadas, se encontraron tres números básicos diferentes y una amplia variación de la morfología de los cromosomas. En contraste con la variación del cariotipo, estas especies generalmente se distinguen solo por caracteres cuantitativos de su morfología externa. Sin embargo, la variación del cariotipo no define las secciones mencionadas, las cuales han sido establecidas sobre la base de las diferencias cualitativas de la morfología foliar (Knuth, 1930).

Con el objeto de analizar la variación cariotípica observada y aportar datos que contribuyan a su interpretación se cuantificó el ADN nuclear total en células meristemáticas de raíz mediante la técnica de microdensitometría (ver Materiales y Métodos).

Las mediciones se realizaron en 19 especies y una variedad, pertenecientes a las Secciones Thamnoxys, Holophyllum y Heterophyllum, como así también en híbridos entre algunas de estas especies. En el mismo material se midió el volumen cromosómico para determinar la relación existente entre las diferencias en el tamaño cromosómico y el contenido de ADN.

En la Tabla N° 4.1 se describen el contenido de ADN y el volumen cromosómico de 16 especies y una variedad de la Sección Thamnoxys, O. renifolia de la Sección Hollophyllum, O. bupleurifolia y O. fitillariformis, ambas de la Sección Heterophyllum. Se incluyen también los valores obtenidos en la primer filial del cruzamiento entre O. psoraleoides y O. rhombeo-ovata y en la F2, producto de la autopolinización de estos individuos, los

TABLA 4.1.

Contenido de ADN, volúmen cromosómico y número de cromosomas en 19 especies y una variedad de las secciones *Thamnoxys*, *Hetrophyllum* y *Holophyllum* y de los híbridos de la F1 y F2 entre las especies *O. psoraleoides* y *O. rhombeo-ovata*.

	contenido de ADN en pg.	volúmen cromosómico en Mm ³
<i>Oxalis</i> sp N°1	1,76 [±] 0,25	3,82 [±] 0,73
<i>O. linearis</i>	2,27 [±] 0,26	9,30 [±] 0,31
<i>O. sepium</i>	2,33 [±] 0,32	9,58 [±] 0,88
<i>O. frutescens</i>	2,36 [±] 0,04	10,22 [±] 0,53
<i>O. hedysarifolia</i>	2,60 [±] 0,32	10,92 [±] 0,99
<i>O. renifolia</i>	2,84 [±] 0,53	8,94 [±] 0,31
<i>O. glaucifolia</i>	2,96 [±] 0,26	8,93 [±] 0,99
<i>O. cratensis</i>	3,50 [±] 0,16	8,44 [±] 0,49
<i>O. fritillariformis</i>	4,60 [±] 0,20	7,69 [±] 0,26
<i>O. barrelieri</i>	5,02 [±] 0,35	14,30 [±] 0,03
<i>O. bupleurifolia</i>	5,82 [±] 0,37	21,15 [±] 0,23
<i>O. sellowii</i> var <i>diversifolia</i>	7,66 [±] 0,69	28,02 [±] 1,40
<i>Oxalis</i> sp N°2	9,50 [±] 1,23	22,27 [±] 0,52
<i>O. hassleri</i>	10,49 [±] 0,89	20,99 [±] 0,80
<i>O. neuwiedii</i>	13,00 [±] 1,35	28,47 [±] 0,90
<i>O. sellowii</i> var. <i>latifolia</i>	14,96 [±] 1,08	35,90 [±] 1,09
<i>O. rhombeo-ovata</i>	19,04 [±] 1,59	42,01 [±] 1,08
<i>O. erosa</i>	26,20 [±] 2,08	65,33 [±] 2,56
<i>O. psoraleoides</i>	27,29 [±] 1,29	66,11 [±] 1,01
<i>O. dispar</i>	33,01 [±] 2,34	85,54 [±] 2,52
<i>O. psoraleoides</i> x F1	23,72 [±] 0,85	43,12 [±] 1,60
<i>O. rhombeo-ovata</i> x F2		
<i>O. psoraleoides</i> x		
<i>O. rhombeo-ovata</i> x		
<i>O. psoraleoides</i> x		
<i>O. rhombeo-ovata</i>		

cuales son alotetraploides.

En esta tabla tanto las especies como las variedades están ordenadas de acuerdo al orden creciente en el contenido de ADN. Al final de la misma se describen los valores para los híbridos de la F1 y de la F2 del cruzamiento O. psoraleoides x O. rhombeo-ovata.

4.1. Variación en el contenido de ADN

El rango en el contenido de ADN varía entre 1,76 pg en Oxalis sp. N° 1 y 33,01 en O. dispar, lo que implica una diferencia del 1800%. Este rango en el contenido de ADN es el más amplio conocido entre especies pertenecientes a un mismo género de dicotiledóneas, solo en el género Crepis se encontró un rango aproximado (Bennett and Smith, 1976) y entre las monocotiledóneas solo Scilla supera este valor (Bennett et al., 1982).

Si se comparan los valores del contenido de ADN por genoma haploide de estas especies, utilizando el método de comparaciones múltiples de Waller y Duncan (1969 y 1972), se pueden separar en 7 grupos significativamente diferentes ($P < 0,05$) con respecto al contenido de ADN, (Tabla 4.2).

El grupo de especies con menor contenido de ADN, que resultó ser el más numeroso, está formado por 10 especies y una variedad. Entre éstas se encuentran dos números básicos diferentes, $x=5$ y $x=6$, diploides y poliploides. La especie con menor contenido de ADN, Oxalis sp. N° 1, es la única con número básico $x=5$ ($2n=10$). El resto de las entidades, diploides y poliploides, tienen el mismo número básico $x=6$. Las especies poliploides, O. barrelieri ($2n=24$), O. sellowii var. diversifolia ($2n=36$) y O. sellowii var. latifolia ($2n=72$), también pertenecen al primer grupo. Esto se debe, no sólo a que tienen el mismo número básico y morfología de los cromosomas que el resto de las especies del grupo (excluyendo a Oxalis sp. N° 1), sino también a que el contenido de ADN por genoma haploide es similar al de estas especies. En O. barrelieri (4x) dicho contenido es de 1,255 pg, en O. sellowii var. diversifolia (6x) es de 1,276 pg y en la variedad latifolia (12x) es de 1,255 pg. En promedio, las especies

TABLA 4.2.

Grupos de especies pertenecientes a las secciones *Thamnoxys*, *Holophyllum* y *Heterophyllum* que difieren significativamente en el contenido de ADN por genoma haploide.

	contenido de ADN por genoma haploide pg.	número básico
<u>Oxalis</u> sp N°1	0,88	5
<u>O. linearis</u>	1,13	6
<u>O. sepium</u>	1,16	6
<u>O. frutescens</u>	1,18	6
<u>O. barrelieri</u> (4x)	1,25	6
<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u> (12x)	1,25	6
<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u> (6x)	1,28	6
<u>O. hedyсарifolia</u>	1,30	6
<u>O. renifolia</u>	1,42	6
<u>O. glaucifolia</u>	1,48	6
<u>O. cratensis</u>	1,75	6
<u>O. fitillariformis</u>	2,30	5
<u>O. bupleurifolia</u>	2,91	5
<u>Oxalis</u> sp. N°2	4,75	5
<u>O. hassleri</u>	5,24	6
<u>O. neuwiedii</u>	6,50	6
<u>O. rhombeo-ovata</u>	9,52	7
<u>O. erosa</u>	13,10	6
<u>O. psoraleoides</u>	13,64	6
<u>O. dispar</u>	16,50	6

* grupos significativamente diferentes en contenido de ADN por genoma haploide, definidos por el método de comparaciones múltiples de Waller y Duncan (1969 y 1972), P 0.05.

diploides con $2n=12$ cromosomas de este grupo, tienen un contenido de ADN por genoma haploide igual a $1,347 \pm 0,084$, y no se observan diferencias significativas con el de las especies poliploides como ya se mencionara.

Esto soporta la hipótesis sobre el posible origen de las especies poliploides a partir de ancestros diploides que serían citológicamente similares a las especies diploides con $2n=12$ cromosomas metacéntricos y submetacéntricos pequeños.

De las 11 entidades que integran este grupo, 10 pertenecen a la Sección *Thamnoxys* y una, *O. renifolia*, a la Sección *Holophyllum*. La relación de esta especie con el resto de las entidades del grupo con número básico $x=6$, queda demostrado no solo por el número de cromosomas sino también por el contenido de ADN. Además se obtuvieron híbridos fértiles con la especie *O. linearis*, con la cual existe una diferencia en el contenido de ADN del 25%.

El segundo grupo definido por el contenido de ADN por genoma haploide lo integran dos especies pertenecientes a la sección *Heterophyllum*, *O. bupleurifolia* y *O. fitillariformis*, que tienen $2n=10$ cromosomas de morfología similar pero se diferencian en el contenido de ADN; la primer especie tiene 2,91 y la segunda 2,30 pg por genoma haploide. En el tercer grupo, están ubicadas dos especies pertenecientes a la Sección *Thamnoxys* con diferencias no significativas en el contenido de ADN por genoma haploide, pero que se diferencian por el número básico y la forma de los cromosomas. La especie *Oxalis* sp. N° 2 perteneciente a este grupo, se hibridó con *O. bupleurifolia*, perteneciente al segundo grupo. A pesar de que ambas especies tienen un mismo número de cromosomas de morfología similar, la diferencia en el contenido de ADN entre ambas es del 63%. Los híbridos de la F1, son infértiles y tienen un comportamiento meiótico anormal, (punto 7.4.2).

En el cuarto grupo se encuentra una sola especie, *O. neuwiedii*. Esta entidad perteneciente a la Sección *Thamnoxys*, tiene un contenido de ADN por genoma haploide igual a 6,5 pg. Tanto en el número de cromosomas como en la morfología de los mismos, es muy similar a *O. hassleri* del tercer grupo, pero se diferencia por el contenido de ADN.

En el quinto grupo también se encuentra una sola especie diploide perteneciente a la Sección *Thamnoxys*. Esta entidad, *O. rhombeo-ovata*, tiene un contenido de ADN por genoma haploide igual a 9,52 pg y un número cromosómico de $2n=14$. Los últimos dos grupos, están formados por tres especies pertenecientes a la Sección *Thamnoxys* que a pesar de tener el mismo número de cromosomas y cariotipos similares, se diferencian significativamente por el contenido de ADN.

En el grupo N° 6 se encuentra *O. erosa* y *O. psoraleoides* que tienen respectivamente 13,10 y 13,64 pg de ADN por genoma haploide. En el grupo N° 7 se encuentra *O. dispar* con 16,50 pg de ADN por genoma haploide.

Estas especies son otro ejemplo de variación en el contenido de ADN entre especies con cariotipos similares, como la que ocurre entre las especies del grupo N° 1, N° 2, N° 2 y 3, N° 3 y 4, (Tabla 4.2).

4.2. Variación en el volumen cromosómico

Así como el rango en el contenido de ADN entre especies de la Sección *Thamnoxys* y especies de secciones afines tiene una diferencia de 1800%, el rango en el tamaño de los cromosomas, medido como volumen cromosómico varía entre $3,82 \text{ Mm}^3$ en *Oxalis* sp. N° 1 y $85,54 \text{ Mm}^3$ en *Oxalis dispar* lo que significa una diferencia de 1900%. Para verificar la existencia de correlación entre el contenido de ADN y el volumen cromosómico entre estas especies, se realizó un análisis de la regresión entre estos dos parámetros para todas las especies e híbridos mencionados en la Tabla N° 1. Se encontró una correlación positiva y muy significativa ($r=0,97$, $P < 0,001$). La regresión se ajusta a una función lineal que junto con la dispersión de puntos está representada en la Figura 4.1.

Entre las especies del grupo con menor contenido de ADN, la variedad dodecaploide de *O. sellowii*, si bien tiene un contenido de ADN por genoma haploide similar al resto de las especies diploides, el volumen cromosómico por genoma haploide es sensiblemente menor, incluso comparado con la variedad hexaploide de la especie. En promedio, las especies diploides con $2n=12$

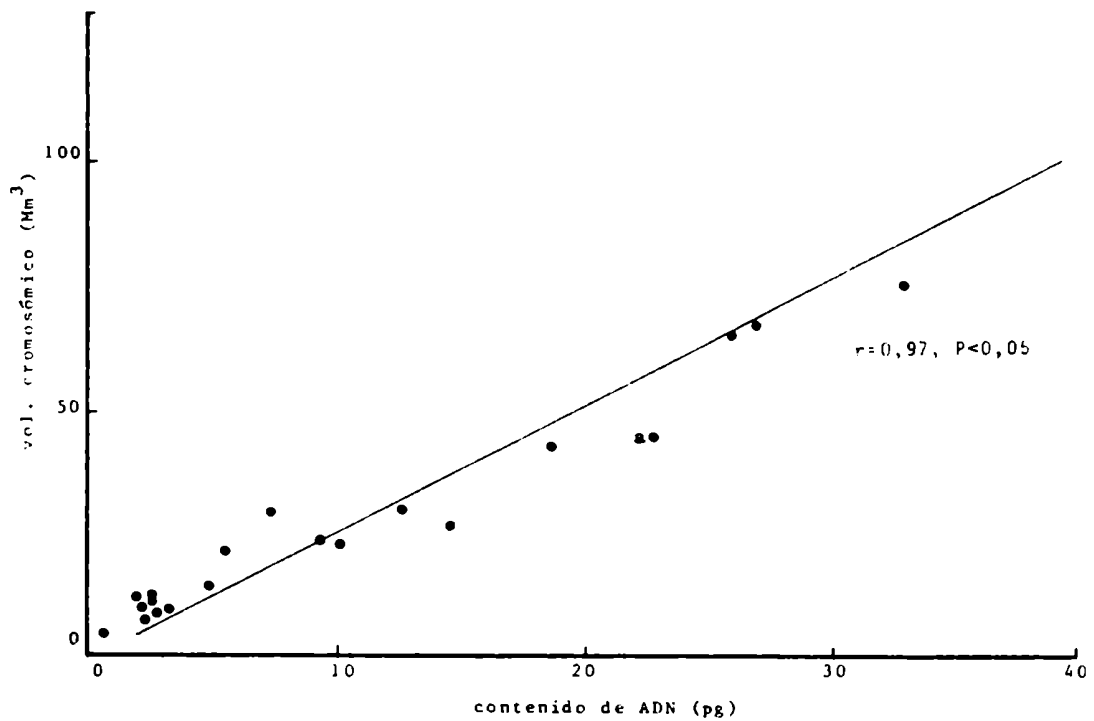


Fig. 4.1. Volumen cromosómico en función del contenido de ADN en 19 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys. a corresponde al híbrido entre O. rhombeo-ovata y O. psoraleoides (F1) y b al alotetraploide producto de la autopolinización de la F1(F2).

cromosomas del grupo N° 1, tienen un volumen cromosómico por genoma haploide de $4,66 \text{ Mm}^3$, la variedad hexaploide de O. sellowii tiene un valor de volumen cromosómico por genoma haploide de $4,67 \text{ Mm}^3$ y en la variedad dodecaploide de $2,33 \text{ Mm}^3$, (Tabla 4.3). Este valor de volumen cromosómico que no guarda proporcionalidad con el contenido de ADN, de acuerdo a la curva de regresión obtenida con todas las especies, puede deberse posiblemente a errores en la medición. Otra causa podría responder a las características metabólicas o fisiológicas del ADN en esta especie poliploide. Esta segunda posibilidad estaría apoyada en las observaciones de Bennett (1969 y 1972) en Secale y Vicia donde se encontraron variaciones intraespecíficas en el volumen cromosómico con valores constantes en el contenido de ADN, debido a cambios en el monto de las proteínas totales e histonas nucleares, en respuesta a distintos tratamientos.

4.3. Contenido de ADN de los híbridos F1, diploides y F2, tetraploides del cruzamiento entre O. rhombeo-ovata x O. psoraleoides

En la Tabla 4.1. junto a los valores del contenido de ADN de las especies de las Secciones *Thamnoxys*, *Holophyllum* y *Heterophyllum*, se describen los valores correspondientes a los híbridos de la F1 entre O. rhombeo-ovata y O. psoraleoides, y del alotetraploide artificial, producto de la autopolinización de éstos, (F2). Los híbridos de la F1 tienen un contenido de ADN igual a $23,72 \text{ pg}$, valor que no muestra diferencias significativas con lo esperado de acuerdo a la suma del contenido de ADN por genoma haploide de cada una de las especies progenitoras ($P < 0,05$). O. rhombeo-ovata y O. psoraleoides tienen respectivamente $9,52$ y $13,64 \text{ pg}$ de ADN por genoma haploide ($23,16$ sumados). La situación no es la misma en los alotetraploides producto de autopolinización con $2n=26$ cromosomas, puesto que en éstos el contenido de ADN, $37,81 \text{ pg}$. es significativamente diferente a lo que se esperaría ($P < 0,05$) de acuerdo a la suma de los valores de contenido de ADN de las especies parentales, ($47,44 \text{ pg}$). Lo observado en estos poliploides, no está de acuerdo con lo registrado en los autotetraploides de Chrysanthemum obtenidos mediante tratamiento con colchicina por Dowrick y El Bayoumi (1969), donde el contenido de ADN está en concordancia con lo

TABLA 4.3.

Contenido d- ADN y volúmen cromosómico por genoma haploide, y número de cromosomas de las 9 especies y una variedad que definen por el contenido de ADN al grupo N^o1. (Tabla 4.2.).

especie			
<u>O. linearis</u>	1,13	4,65	12
<u>O. sepium</u>	1,16	4,79	12
<u>O. frutescens</u>	1,18	5,11	12
<u>O. hedysarifolia</u>	1,30	5,46	12
<u>O. renifolia</u>	1,42	4,47	12
<u>O. glaucifolia</u>	1,48	4,46	12
<u>O. cratensis</u>	1,75	4,22	12
<u>O. barrelieri</u>	1,25	3,58	24
<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u>	1,28	4,67	36
<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>	1,25	<hr/> 2,99 <hr/>	72

esperado por la duplicación cromosómica. Más bien es similar a lo observado en Tradescansia crassifolia donde se encuentran individuos 2x, 4x y 6x naturales, teniendo los poliploides menor contenido de ADN que los individuos diploides (Martínez y Ginzo, 1985).

4.4. Distribución de las diferencias del contenido de ADN en el cariotipo

A pesar que las especies pertenecientes al grupo VI, O. erosa y O. psoraleoides y aquella perteneciente al grupo VII, O. dispar tienen diferencias significativas con respecto al contenido de ADN y al volumen cromosómico total, (Tabla 4.4), poseen el mismo cariotipo formado por 12 cromosomas, 2m y 10 st y t. Además se han obtenido híbridos fértiles entre ellas con apareamiento cromosómico completo en meiosis, (punto 7.2.2). Debido a que se encontró una correlación positiva entre el volumen cromosómico y el contenido de ADN, es posible conocer como se distribuye el ADN extra en la especie con un contenido mayor, si se ordenan los cromosomas de cada entidad de acuerdo a un orden decreciente de tamaño y se comparan las diferencias de tamaño de cada uno de los cromosomas entre las especies.

En la Tabla 4.4 se comparan los valores de volumen cromosómico por cromosoma y en total como así también el contenido de ADN total para las 3 especies. Con respecto al volumen cromosómico total y por cromosomas y al contenido de ADN total, no existe diferencia significativa entre O. erosa y O. psoraleoides y sí existen entre estas dos especies y O. dispar ($P < 0,05$). Las diferencias totales entre O. erosa y O. dispar son del 26% en contenido de ADN y de 31% en volumen cromosómico y entre O. psoraleoides y O. dispar éstas son de 26 y 29% respectivamente.

A pesar del error que el método de medición del volumen cromosómico pueda tener, se observó que las diferencias tanto en el volumen cromosómico como en el contenido de ADN totales están dentro de un mismo rango, alrededor de 28%. Además, cerca no a este valor se encuentran las diferencias en volumen cromosómico entre cada uno de los cromosomas, (Tabla 4.5). Solo se puede afirmar que sean homeólogos los cromosomas pertenecientes

TABLA 4.4.

Volúmen cromosómico total y por cromosoma y contenido de ADN total en las especies:
O. erosa, O. psoraleoides y O. dispar

	v o l ú m e n c r o m o s ó m i c o e n μm^3						contenido ADN en μg .	
	P O R c r o m o s o m a *							
	I	II	III	IV	V	VI	total	
<u>O. erosa</u>	8,65 \pm 0,36	5,40 \pm 0,35	5,16 \pm 0,13	4,16 \pm 0,09	4,47 \pm 0,06	4,31 \pm 0,08	65,33 \pm 2,57	26,20 \pm 2,08
<u>O. psoraleoides</u>	8,81 \pm 0,36	5,61 \pm 0,09	5,17 \pm 0,09	4,80 \pm 0,07	4,53 \pm 0,07	4,11 \pm 0,13	66,11 \pm 0,91	27,29 \pm 1,29
<u>O. dispar</u>	10,82 \pm 0,28	7,09 \pm 0,20	6,69 \pm 0,17	6,37 \pm 0,17	6,06 \pm 0,18	5,73 \pm 0,16	85,54 \pm 2,52	33,01 \pm 2,34

* los cromosomas se ordenaron de mayor a menor.

al par N° 1, (m), ya que el resto de los cromosomas de las tres especies son t o s t e indistinguibles ante la falta de algún marcador visible. Pero como entre O. erosa y O. dispar y entre O. psoraleoides y O. dispar las diferencias en el volumen cromosómico del par N° 1 son similares a las totales, se pueden interpretar las comparaciones expresadas en la Tabla 4.5 como reales e inferir que el ADN extra de O. dispar se encuentra distribuido proporcionalmente en el complemento cromosómico existiendo una ampliación proporcional de ADN a través de todos los miembros del complemento. Consecuencia de esto sería la proporcionalidad de los cariotipos, (Fig. 4.2) y la observación de que todos los bivalentes en metafase I de los híbridos son heteromórficos, (Fig. 7.2.).

Esta interpretación es diferente a lo que se observó entre especies con diferentes contenidos de ADN, mediante la medición de los cromosomas homeólogos en bivalentes heteromórficos en meiosis de los híbridos entre especies de Festuca, (Seal y Rees, 1982; Rees et al., 1982). En éstos el ADN extra, en la especie con mayor contenido de ADN, se distribuye en forma uniforme entre los cromosomas del complemento y como consecuencia cada cromosoma se incrementa en volumen en igual cantidad, en términos absolutos, y por lo tanto los cromosomas pequeños aumentan en tamaño en mayor proporción que los más grandes.



Fig. 4.2. Cariotipos comparados de O. psoraleoides A y O. dispar B .

CAPITULO 5

VARIACION EN EL CONTENIDO DE ADN Y EN EL VOLUMEN CROMOSOMICO EN ESPECIES
AFINES A O. amara

Este grupo de especies, en las cuales se midió también el contenido de ADN y el volumen cromosómico, están íntimamente relacionadas entre sí y son afines a O. amara. Este grupo es interesante pues sus integrantes tienen cromosomas grandes y a diferencia de aquellos descritos en el capítulo 4 tienen todos el mismo número de cromosomas con variaciones en la simetría del cariotipo. También a diferencia de aquellas especies entre éstas, a pesar de la homogeneidad en el cariotipo existen marcadas diferencias en la morfología externa de las especies.

En la Tabla 5.1. se describen los valores del contenido de ADN, volumen cromosómico y morfología del cariotipo de las cinco especies estudiadas. Las cinco son diploides y con un mismo número básico $x=5$. El contenido de ADN por genoma tiene un rango de variación entre 9,25 pg. en O. niederleinii hasta 15,59 pg. en O. amara, lo que implica una diferencia del 68%. Estas diferencias son muy significativas si se consideran las especies ordenadas en forma progresiva de acuerdo al contenido de ADN en forma alternada (Tabla 5.1) ($P < 0,05$).

Como en el grupo de especies descritos en el punto anterior, la variación en el contenido de ADN está significativamente correlacionada con la variación en el volumen cromosómico, Tabla 5.1. ($r=0,81$, $P < 0,05$). Además, se observó correlación entre estos dos parámetros y la simetría del complemento cromosómico expresado como índice de simetría IS, (Materiales y Métodos). Las especies con menor contenido de ADN y volumen cromosómico, tienen mayor número de cromosomas telocéntricos y st, mientras que aquellas especies con mayor contenido de ADN y volumen cromosómico, tienen mayor número de cromosomas m y sm. Al efectuar el análisis de la regresión entre el índice centromérico y el contenido de ADN y el índice centromérico y el volumen nuclear, se encontró que en ambos casos la regresión es positiva y significativa, siendo los valores de r con un $P < 0,05$ de 0,81 y 0,9 respectivamente. En la Figura 5.1. se grafican tanto la dispersión de puntos como la curva de regresión a la que se ajustan

TABLA 5.1.

Contenido de ADN, volúmen cromosómico y cariotipo de las especies O. subcorymbosa, O. niederleinii, Oxalis sp. N°3, O. sarmentosa y O. amara.

	contenido de ADN en pg.	volúmen cromosómico en μm^3	
<u>O. subcorymbosa</u>	9,25 [±] 0,82a*	28,70 [±] 3,70	2m+2t
<u>O. niederleinii</u>	11,14 [±] 1,16ba	23,49 [±] 1,11	2m+2t
<u>Oxalis</u> sp N°3	12,15 [±] 1,12cb	37,56 [±] 1,95	4m+4sm+2st
<u>O. sarmentosa</u>	14,59 [±] 0,90dc	38,04 [±] 1,67	2m+4sm+4t
<u>O. amara</u>	15,59 [±] 0,90ed	43,20 [±] 1,03	4m+2sm-m+2sm+2st

* los valores del contenido de ADN que comparten la misma letra no presentan diferencias significativas al 5%.

TABLA 5.2.

Comparación del volúmen cromosómico correspondiente al par cromosómico N° 1 y el del genoma completo entre las especies O. subcorymbosa, O. niederleinii, Oxalis sp. N° 3 , O. sarmentosa y O. amara

	volúmen cromosómico en μm^3		índice de simetría	contenido de ADN en pg
	cromosomas del par 1	todo el genoma		
<u>O. subcorymbosa</u>	2,20 [±] 0,20	28,70	0,27	9,25
<u>O. niederleinii</u>	1,83 [±] 0,17	23,49	0,28	11,14
<u>Oxalis</u> sp N°3	2,38 [±] 0,12	37,56	0,60	12,15
<u>O. sarmentosa</u>	2,48 [±] 0,10	38,04	0,44	14,99
<u>O. amara</u>	2,92 [±] 0,20	43,20	0,62	15,59

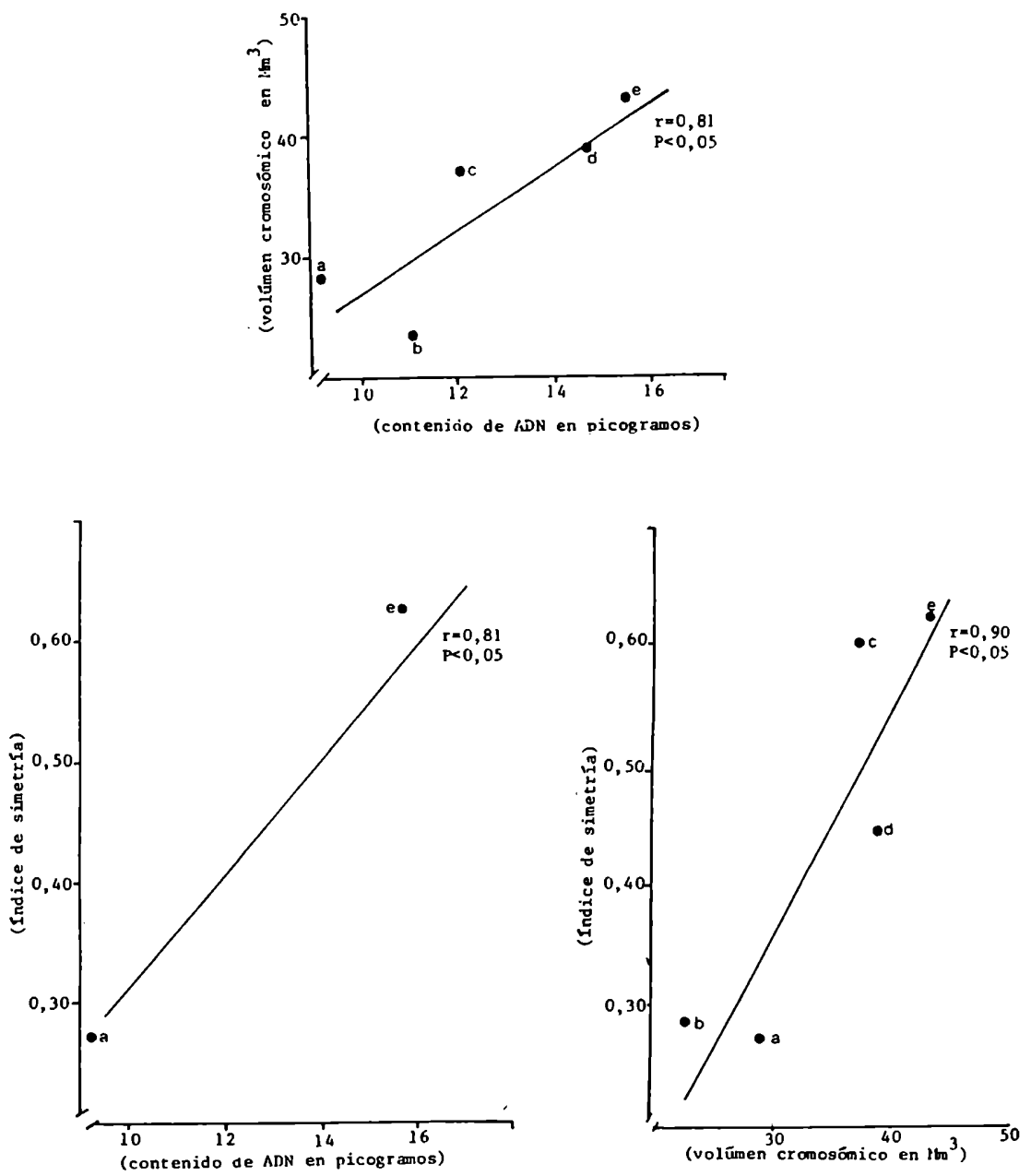


Fig. 5.1. Contenido de ADN, volúmen cromosómico e índice de simetría en *O. amara* y cuatro especies afines. A, volúmen cromosómico en función del contenido de ADN. B, índice de simetría en función del contenido de ADN. C, índice de simetría en función del contenido de ADN. a: *O. niederleinii*; b: *O. sucorymbosa*; c: *Oxalis* sp N° 3 d: *O. sarmentosa*; e: *O. amara*.

éstos para los tres análisis efectuados. Para encontrar una interpretación a estas relaciones, se compararon el tamaño de los cromosomas correspondientes al par N° 1, con el tamaño de el genoma en cada una de las especies, (Tabla 5.2). Los cromosomas correspondientes al par N° 1, no solo son metacéntricos en todas las especies, (Fig. 5.2), sino que se demostró la meología en por lo menos dos especies, O. niederleinii y subcorymbosa, mediante el análisis meiótico de los híbridos interespecíficos. Mientras este par de cromosomas se mantiene relativamente constante en forma y tamaño a través de las especies, el tamaño del resto de los cromosomas varía en correlación con el contenido de ADN (Fig. 5.2. y Tabla 5.2.).

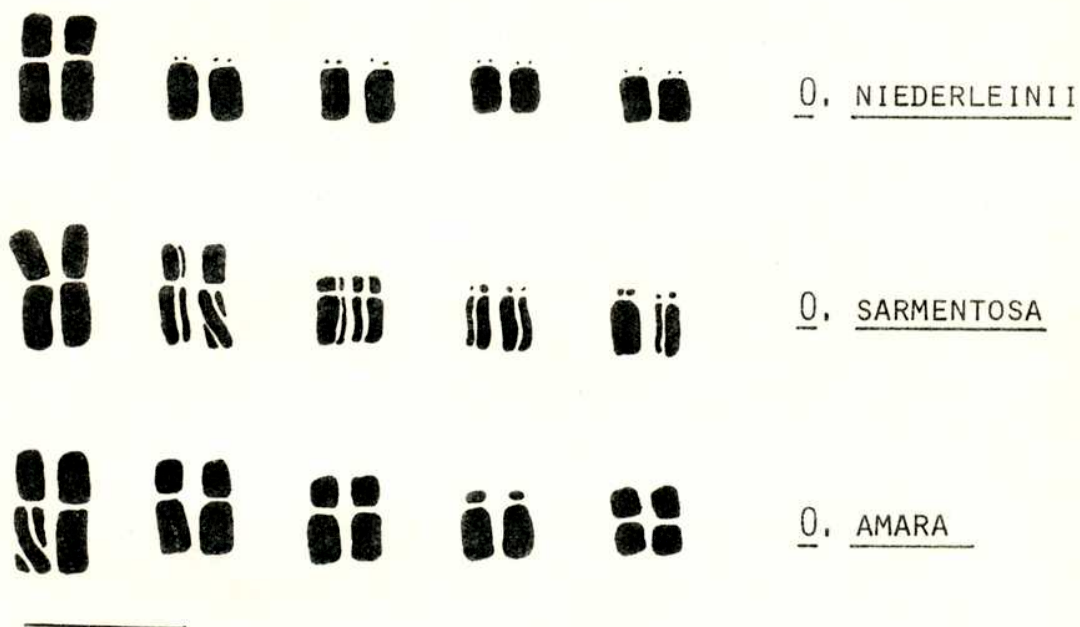


Fig. 5.2. Cariotipos comparados de *O. niederleinii*, *O. sarmentosa* y *O. amara*.

CAPITULO 6

COMPORTAMIENTO MEIOTICO EN ESPECIES DE OXALIS

Con el objeto de ampliar los estudios citológicos en Oxalis y obtener información para una mejor interpretación del análisis meiótico de los híbridos, se analizó el comportamiento meiótico en varias especies diploides de las secciones Thamnoxys, Heterophyllum, Holophyllum, Clematodes y Corniculata que participaron en cruzamientos interespecíficos. También se analizó el comportamiento meiótico en las especies poliploides de la Sección Thamnoxys para conocer el apareamiento entre los genomas de las distintas especies.

6.1. Comportamiento meiótico en las especies de la Sección Thamnoxys

Las especies diploides de la Sección Thamnoxys en las cuales se analizó el comportamiento meiótico son: O. dispar, O. psoraleoides, O. erosa, O. rhombéo-ovata, todas con cromosomas grandes, Oxalis sp. N° 2, con cromosomas medianos y O. linearis con cromosomas pequeños. Las especies poliploides que también fueron analizadas en su comportamiento meiótico, O. barrelieri, O. sellowii var. diversifolia y O. sellowii var. latifolia, son todas de cromosomas chicos.

6.1.1. Oxalis dispar

Se analizó el comportamiento meiótico en un solo individuo que probablemente es descendiente del individuo estudiado por Marks, (1957), dado que ambos proceden del Jardín Botánico de Kew. Tanto el cariotipo de este individuo $2n=12$ ($2m + 8t + 2st$) y su comportamiento meiótico es similar al descrito por aquel autor. En metafase I se observó que la mayor parte de las células madres del grano de polen (CMP) tienen la configuración meiótica 6 bivalentes. Solo el 8% de las CMP poseen 5 bivalentes (II) más 2 univalentes (I) correspondientes a uno de los pares de cromosomas telocéntricos. La media de la frecuencia de quiasmas es 9,40 por CMP (Tabla 6.1). En el bivalente formado

TABLA 6.1.

Comportamiento meiótico en O. dispar.

971	quiasmas		totales		quiasmas		terminales		coeficiente de terminaliza- ción		% de QP con 511+21	QP anali- zadas
	por CNP	7-12 *	por bivalente m-m	t-t	por CNP	0-3	por bivalente m-m	t-t	CNP	m-m		
	9,40	2,28	1,42	0,2	0,71	0,19	0,11	0,11	0,08	0,08	8	25
	0,05	0,10	0,05	0,05	0,21	0,09	0,03					

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

entre los dos cromosomas m, la media de la frecuencia de quiasmas es 2,36 que es aproximadamente el doble de lo observado en los bivalentes t-t y t-s cuyo valor es 1,42.

La media del número de quiasmas terminales por CMP es de 0,71, por bivalente m-m 0,19 y por bivalente t-t y t-st aproximadamente la mitad 0,104.

Si bien las frecuencias de quiasmas totales en este individuo son similares a las reportadas por Marks (1956), la distribución de los mismos es diferente en este ejemplar ya que es muy baja la frecuencia de quiasmas terminales.

6.1.2. Oxalis psoraleoides

El análisis de la meiosis se realizó en cuatro individuos de dos localidades diferentes. En todas las CMP analizadas se observaron 6 II y la media del número de quiasmas, 8,50, varía entre 8,125 y 8,950. De los 6 bivalentes, el formado entre los dos cromosomas metacéntricos tienen una media del número de quiasmas igual a 2,19 con un rango que varía entre 2,125 y 2,400. Por bivalente entre cromosomas telocéntricos la media del número de quiasmas es igual a 1,26, con un rango que varía entre 1,19 y 1,35 (tabla 6.2.).

La localización de quiasmas es mayoritariamente intersticial puesto que el número de quiasmas terminales por CMP tiene una media igual a 1,16 y varía en un rango entre 0,687 y 1,600. El número de quiasmas promedio por bivalente m-m tiene un valor medio igual a 0,56 y varía en un rango entre 0,375 y 0,750. Por bivalente t-t el valor medio es igual a 0,1205 y varía entre 0,0625 y 0,189.

Si bien los valores de quiasmas totales son similares a los descritos para O. dispar, el número de quiasmas terminales es ligeramente superior al observado en aquella especie.

TABLA 6.2.

Comportamiento meiótico en 4 individuos de O. psoraleoides.

Individuo	quiasmas por		totales		quiasmas		terminales		coeficiente de terminalización		QMP analizado
	7-9	8,12*	m-m	t-t	por	CMP	m-m	t-t	por	CMP	
12 552A	7-9	8,12*	2-3	1-2	0-3	0-1	0-2	0-1	0,13	0,34	0,08
			2,19	1,19	1,06	0,06	0,75	0,06			
			0,10	0,04	0,25	0,03	0,25	0,03			
12 552B	7-12		1-3	1-2	0-5	1-2	1-2	0-1			
	8,95		2,20	1,35	1,60	0,63	0,63	0,19			
	0,31		0,10	0,05	0,29	0,15	0,15	0,04			
12 552C	8-12		1-3	1-2	0-2	0-1	0-1	0-1	0,08	0,18	0,05
	8,44		2,12	1,26	0,69	0,37	0,37	0,06			
	0,16		0,12	0,05	0,23	0,12	0,12	0,03			
12 714	7-10		2-4	1-2	0-3	0-2	0-2	0-1	0,16	0,21	0,13
	8,48		2,24	1,25	1,32	0,48	0,48	0,17			
	0,17		0,10	0,04	0,20	0,03	0,03	0,03			
\bar{x}	8,50		2,19	1,26	1,16	0,56	0,56	0,12	0,14	0,21	0,13

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

6.1.3. Oxalis erosa

Como las dos especies cuyo análisis meiótico se describió anteriormente O. erosa tiene $2n=12$ ($2m + 10t - st$). De esta especie se analizó el comportamiento meiótico en 2 individuos de dos localidades diferentes. Todas las CMP tienen la configuración meiótica 6 II, (Fig. 6.1) y una media del número de quiasmas igual a 10,36, con poca diferencia entre los dos individuos. Por bivalente m-m, la media en el número de quiasmas es igual a 2,305 siendo constante en el individuo 550/83 el número de 2 quiasmas por bivalente y variable con una media igual a 2,61 en el individuo 542/80. Por bivalente t-t la media en el número de quiasmas es igual a 1,575 y existe poca diferencia en este valor entre los dos individuos, (Tabla 6.3).

Si bien la localización de los quiasmas es mayoritariamente intersticial, se observó que aproximadamente el 21% de los mismos tiene posición terminal.

La media del número de quiasmas terminales por CMP es igual a 2,165 y se observó poca variación entre los individuos. Por bivalente m-m el número de quiasmas terminales tiene un valor promedio igual a 0,763, siendo mucho mayor en el individuo 542/80 (1,076) que en el individuo 550/83 (0,450). Por bivalente t-t el valor promedio del número de quiasmas terminales es igual a 0,28 y es similar en ambas individuos.

El comportamiento meiótico observado en los individuos de esta especie es similar al descrito para O. dispar y O. psoraleoides, (Tablas 6.1 y 6.2).

6.1.4. Oxalis rhombeo-ovata

El cariotipo de esta especie está formado por $2n=14$ cromosomas t y st. Se analizó el comportamiento meiótico en 7 individuos pertenecientes a dos localidades diferentes. La configuración meiótica más común es 7 II, (Fig. 6.1) pero también se observaron individuos con 6 II + 2 I. La media del número de quiasmas por CMP tiene un valor igual a 9,13 y varía dentro de un rango entre 8,61 y 9,76. La localización de los quiasmas es mayoritariamente intersticial ya que cerca del 90% de los quiasmas

TABLA 6.3.

Comportamiento meiótico en 2 individuos de O. erosa.

	quiasmas por CMP	totales		quiasmas		terminales		coeficiente de terminali- zación			QMP analit- zadas
		por m-m	por t-t	por CMP	por m-m	por bivalente m-m	por bivalente t-t	por CMP	por m-m	por bivalente t-t	
12 550(83)	9-12 10,5* 0,22	1-3 1,63 0,05	0-4 2,10 0,24	0-2 0,45 0,15	0-1 0,33 0,05	0,20	0,23	0,20	0,20	0,20	26
12 542(80)	9-13 10,23 0,36	1-3 1,52 0,08	1-3 2,23 0,26	0-2 1,08 0,13	1-3 0,23 0,05	0,21	0,28	0,20	0,18	0,15	25
	10,36	2,31	1,58	2,17	0,76	0,28	0,20	0,18	0,18	0,18	51

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

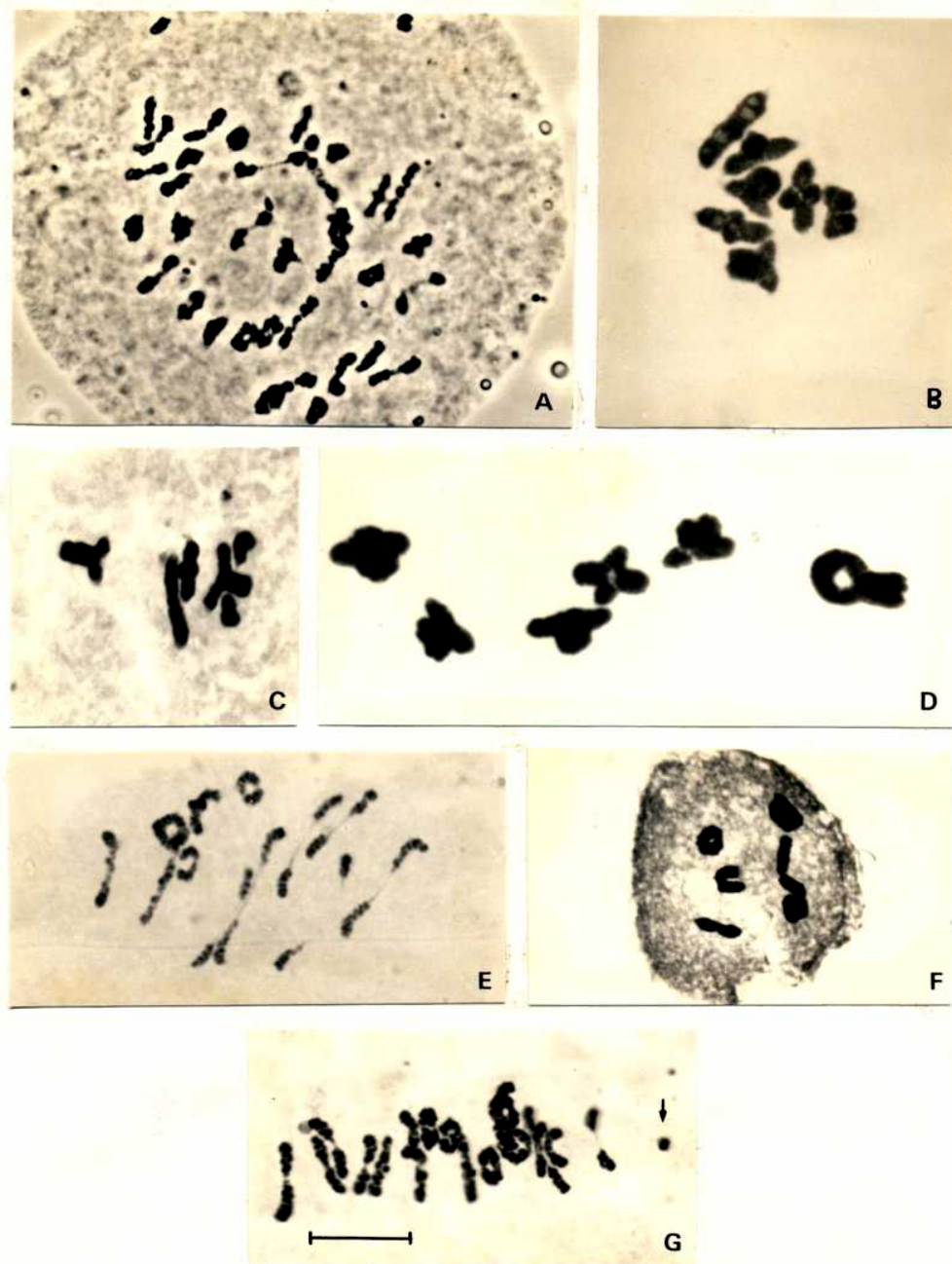


Fig. 6.1. Metafasas meióticas de: A, *O. sellowii* var. *latifolia*, $2n=72$ (35II + 2I); B, *O. rhombovata*, $2n=14$ (7II); C, *O. bupleurifolia*, $2n=10$ (5II); D, *O. psoraleoides*, $2n=12$ (6II); E, *O. barrelieri*, $2n=24$ (12II); F, *O. renifolia*, $2n=12$ (6II); G, *O. sellowii* var. *diversifolia* $2n=36$ (18II + 1 B \uparrow).

ocupan esta posición. El valor de la media del número de quiasmas intersticiales por CMP es 1,057 y varía entre 0,39 y 1,69, (Tabla 6.4).

6.1.5. Oxalis sp. N° 2

Esta especie tiene $2n=10$ cromosomas de tamaño mediano. Se analizó el comportamiento meiótico de dos individuos procedentes de la misma localidad cuyos resultados son mostrados en la Tabla 6.5. La configuración meiótica más común es 5 bivalentes (5II) pero también se observaron células con 2 y 4 univalentes (I), (Fig. 6.1). En el individuo 703A el 4% de las CMP analizadas tienen la configuración meiótica 4II + 2I y en el individuo 703B el 4% de las CMP tiene la misma configuración meiótica y el 8% tiene la configuración meiótica 3II + 4I. La media del número de quiasmas por CMP tiene un valor igual a 5,56, existiendo poca diferencia entre los dos individuos. La posición de quiasmas es intermedia entre intersticial y terminal pues la media del número de quiasmas terminales por CMP es 2,52 lo que implica aproximadamente el 50%. Existe en el complemento de esta especie un solo par de cromosomas metacéntricos y la frecuencia con que este se observa cerrado es de 0,6 en el individuo 703A y de 0,4 en el individuo 703B.

6.1.6. Oxalis linearis

De esta especie con $2n=12$ cromosomas ($m + sm$) pequeños, se analizó el comportamiento meiótico en 2 individuos de la misma localidad. La única configuración meiótica observada consiste en 6 bivalentes con una media de número de quiasmas por CMP igual a 7,92 siendo poca la diferencia entre los dos individuos. La localización de los quiasmas es mayoritariamente terminal ya que la media del número de quiasmas terminales es igual a 7,02 lo que implica el 88%. En la mayoría de los bivalentes se observa un solo quiasma, por lo tanto la media del número de bivalentes cerrados por CMP es baja, 2,32, (Tabla 6.6).

TABLA 6.4.
Comportamiento meiótico en 7 individuos de O. rhombeo-ovata

2n	individuo	quiasmas		coeficiente de terminalización	%	CMP con 6II+2I	CMP analiza- das
		totales por CMP	terminales por CMP				
14	250A	8-13 9,56* 0,30	0-4 1,69 0,30				
14	250B	7-11 9,10 0,21	0-4 1,58 0,28				
14	250C	7-11 8,93 0,21	0-2'' 0,66 0,22	0,07			25
		7-10 8,64 0,21	0-3 1,35 0,21				
		7-10 8,61 0,17	0-2 0,33 0,11				
		6-13 9,76 0,28	0-2 0,84 0,15				
		8-11 9,33 0,21	0-2 0,90 0,17				25
		9,13	1,06			0,57	175

* el número de quiasmas se expresan con el rango la media y la desviación standard

TABLA 6.5.
Comportamiento meiótico en 2 individuos de Oxalis sp N°2

2n	individuos	quiasmas totales		quiasmas	coeficiente de terminalización	frecuencia de bivalentes m-m cerrados	%	de CMP con 4II+2I	%	de CMP con 3II+4I	CMP anali- zadas
		por CMP	por II m-m	por CMP							
		5-8 6 * 0,20	0-2 1,51 0,10	0-5 2,6 0,13	0,43	0,60				0	25
		5-6 5,12 0,16	1-2 1,40 0,10	0-5 2,52 0,28							
		5,56	1,45	2,52							

* el número de quiasmas se expresa con el rango, la media y la desviación standard

TABLA 6.6.

Comportamiento meiótico en 2 individuos de O. linearis

2n	individuos	quiasmas	quiasmas	coeficiente de terminalización	bivalentes ce- rrados por CMP*	CMP anali- zadas
		totales por CMP	terminales por CMP			
		6-11 7,72* 0,34	3-11 6,6 0,36	0,85	0-5 2,44 0,32	
		6-11 8,12 0,34	6-11 7,44 0,28		0-5 2,20 0,31	
		7,92	7,02		2,32	

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

* el número de bivalentes cerrados por CMP se expresa con el rango la media y la desviación standard

TABLA 6.7.

Comportamiento meiótico en 2 individuos de O. barrelieri.

quiasmas	quiasmas	coeficiente de terminalización	frecuencia de II cerrados por CMP	Σ de CMP con IIII+2I	CMP anali- zadas
totales por CMP	terminales por CMP				
15-21 17,92* 0,38	3-19 14,40 0,03	0,80	0,52	28	
14-21 18,44 0,38	7-18 13,96 0,38				
18,18	14,18				

* el número de quiasmas se expresa con el rango, la media y la desviación standard

6.1.7. Oxalis barrelieri

Esta especie tetraploide tiene $2n=24$ cromosomas metacéntricos y submetacéntricos con un solo par de cromosomas subteloentricos. Se analizó el comportamiento meiótico en dos individuos procedentes de una misma localidad en los cuales se observó que la configuración meiótica predominante es 12 bivalentes, (Fig. 6.1), aunque también se observaron células con la configuración 11II + 2I en el 28% de las CMP del individuo 640A y en el 12% de las CMP del individuo 640B. La media de la frecuencia de quiasmas por CMP es, en promedio para los dos individuos, de 18,18. La posición de los quiasmas es mayoritariamente terminal pues aproximadamente el 78% de los mismos son terminales. La media del número de quiasmas terminales por CMP es 4,18, siendo poca la diferencia entre ambos individuos. La frecuencia de bivalentes cerrados es de 0,52 en el individuo 640A y de 0,50 en el individuo 640B, (Tabla 6.7).

6.1.8. Oxalis sellowii var. diversifolia

Esta entidad es un hexaploide que presenta un comportamiento meiótico regular. A pesar de no haberse hecho un análisis minucioso del comportamiento meiótico de esta especie, se observó en 5 individuos que los cromosomas se aparean formando 18 bivalentes. Aunque también se observaron células con 17 bivalentes más dos univalentes, (Fig. 6.1).

En dos individuos de esta variedad de O. sellowii, se observará la presencia de un cromosoma supernumerario, cuyo comportamiento meiótico es discutido en el punto 9.1.

6.1.9. Oxalis sellowii var. latifolia

Se estudió el comportamiento meiótico de un individuo de la variedad latifolia de O. sellowii.

En esta variedad con $2n=72$ cromosomas se observó en meiosis que la mayoría de las CMP tienen la configuración meiótica de 36 bivalentes y en el 30% de las células el número de bivalentes es menor, observándose 2 y 4 univalentes por CMP, (Fig. 6.1).

La media del número de quiasmas por CMP es de 50,9 y la localización de los mismos es mayoritariamente terminal ya que la media del número de quiasmas terminales por CMP es igual a 45,81. Se observó una frecuencia de bivalentes cerrados igual a 0,44, (Tabla 6.8).

6.2. Comportamiento meiótico en una especie de la Sección *Hollophyllum*

Se analizó el comportamiento meiótico en una sola especie de la sección, O. renifolia, la cual fue hibridizada con la especie O. linearis perteneciente a la Sección *Thamnoxys*.

6.2.1. Oxalis renifolia

Igual que el complemento cromosómico de O. linearis, O. renifolia, tiene $2n=12$ cromosomas metacéntricos y submetacéntricos. El comportamiento meiótico, estudiado en dos individuos, es también similar al de aquella especie, (Fig. 6.1). Todas las CMP, tienen la configuración meiótica 6 bivalentes, con una media en el número de quiasmas por CMP igual a 8,68 en el individuo 838A y 9,48 en el individuo 838B. De estos quiasmas la mayoría están localizados en posición terminal, ya que la media del número de quiasmas por CMP es de 8,44 en el individuo 838A y 8,36 en el individuo 838B. Esta baja frecuencia en el número de quiasmas es la causa de los bajos valores observados en la frecuencia de bivalentes cerrados cuyo valor medio es en el individuo 838A de 2,68 y en el individuo 838B 3,36, (Tabla 6.9).

6.3. Comportamiento meiótico en una especie de la Sección *Heterophyllum*

Se analizó el comportamiento meiótico de la especie O. bupleurifolia, la cual fue hibridizada con la especie Oxalis sp. N° 2 perteneciente a la Sección *Thamnoxys*.

6.3.1. Oxalis bupleurifolia

Esta especie como aquella de la Sección *Thamnoxys* con la

TABLA 6.8.

Comportamiento meiótico de 1 individuo de O. sellowii var latifolia

quiasmas totales por CMP	quiasmas terminales por CMP	coeficiente de terminación	% de CMP con 35II+2I	% de CMP con 34II+4I	CMP anali- zadas
31-72 50,90* 1,77	27-63 48,51 0,32	0,9	25	5	

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

TABLA 6.9.

Comportamiento meiótico de 2 individuos de O. renifolia

quiasmas totales por CMP	quiasmas terminales por CMP	coeficiente de terminación	bivalentes cerra- dos por CMP	CMP analizadas
6-11 8,68* 0,26	6-11 8,44 0,26	0,97	0-5 2,68 0,26	
8-11 9,48 0,19	3-11 8,36 0,45		1-5 3,36 0,42	25
9,08	8,40		3,02	

* el número de quiasmas y de bivalentes cerrados por CMP se expresa con el rango, la media y la desviación standard

cual se hibridó posee $2n=10$ cromosomas, pero el cariotipo es más asimétrico que en Oxalis sp. N° 2. Casi todas las CMP tienen la configuración meiótica de 5 bivalentes pero también se observaron células con 4 bivalentes y dos univalentes en el 4% de las células del individuo 653A y en el 8% de las del individuo 653B, (Tabla 6.10) (Fig. 6.1). La media del número de quiasmas por CMP en el individuo 653A es de 6,36, y tiene un valor igual a 7,52 en el individuo 653B. El número de quiasmas por bivalente m-m tiene un valor medio igual a 1,56 en el individuo 653A y 1,92 en el individuo 653B. La posición de los quiasmas es terminal e intersticial puesto que el valor medio del número de quiasmas terminales por CMP es de 2,96 en el individuo 653A y 3,72 en el individuo 653B. Como en el complemento cromosómico de Oxalis sp. N° 2, O. bupleurifolia tiene un solo par de cromosomas metacéntricos que se observa cerrado con una frecuencia igual a 0,52 en el individuo 653A y 0,96 en el individuo 653B. A excepción de los valores con que aparece cerrado el bivalente entre los dos cromosomas metacéntricos, el comportamiento meiótico de O. bupleurifolia es muy similar al de Oxalis sp. N° 2, a pesar de las diferencias en la morfología de los cromosomas.

6.4. Comportamiento meiótico en especies de las Secciones Clematodes y Corniculata

Se analizó el comportamiento meiótico en O. niederleinii de la Sección Clematodes y en O. corymbosa de la Sección Corniculata, especies entre las cuales se obtuvieron híbridos fértiles. Ambas especies a pesar de pertenecer a secciones diferentes tienen igual cariotipo.

6.4.1. Oxalis niederleinii

Esta especie tiene $2n=10$ cromosomas, un par metacéntrico y cuatro pares telocéntricos o subteloecéntricos. Se analizó el comportamiento meiótico en 6 individuos procedentes de la misma localidad, (Tabla 6.11). La media del número de quiasmas por CMP es 6,24, y un rango que oscila entre 6,15 y 6,44. El porcentaje de CMP con univalentes tiene un valor medio igual a 12% y oscila entre 0 y 25%. No obstante se observa una fertilidad muy alta que varía en los distintos individuos entre 98 y 100%. Naranjo

TABLA 6.10.

Comportamiento meiótico en 2 individuos de O. bupleurifolia

2n individuos	quiasmas		quiasmas	coeficiente de terminalización	frecuencia de biva- lentes m-m cerrados	% de CMP con 4I+2I	CMP analizadas
	por CMP	totales por II m-m	terminales por CMP				
	5-8 6,36* 0,16	1-2 1,56 0,10	1-6 2,96 0,25	0,46	0,52	4	25
10	653B	5-9 7,52 0,20	0-2 1,92 0,08	1-6 3,72 0,25			
		6,94	1,74	3,34			

* el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

et al. (1982), encontró resultados similares en el análisis meiótico de individuos de esta especie.

6.4.2. Oxalis subcorymbosa

Como la especie anterior, O. subcorymbosa tiene $2n=10$ cromosomas, un par metacéntrico y 4 pares telocéntricos. Se analizó el comportamiento meiótico en 4 individuos de la misma localidad los cuales tienen una media del número de quiasmas por CMP igual a 5,5 con un rango que varía entre 5,20 y 5,75, (Tabla 6.12). En estos individuos se observó un alto número de CMP con univalentes con un valor medio igual a 29% y un rango que varía entre 13 y 40%. A pesar de esto la fertilidad en los individuos es alta y en ninguno es menor del 88%. El comportamiento meiótico de estos individuos difiere con respecto a lo reportado por Naranjo et al. (1982) sobre el análisis meiótico en esta especie. En aquel, la frecuencia de quiasmas es mayor debido a que no se observaron univalentes.

TABLA 6.11.

Comportamiento meiótico en 6 individuos de O. niedereleinii.

2n individuos		quiasmas	% de CMP con univalentes	CMP analizadas
10	67	6,15* 0,82	4	26
		6,16 0,98		
10	79/365	6,20 1,20		25
		6,44 0,42		18
10	100	6,12 1,09		
10	72	6,38 0,83	0	36
		6,24		154

* el número de quiasmas se expresa con la media y la desviación standard

TABLA 6.12.

Comportamiento meiótico en 4 individuos de O. subcorymbosa

2n individuos	quiasmas	% de CMP con univalentes	% de polen coloreado	CMP analizadas	
10	80/20	5,45 1,00*	34	93	25
10	76	5,20 0,93	40	88	25
10		5,75 0,82	29	90	25
10	2	5,60 0,75	13	92	25
	\bar{x}	5,49	29	92	100

* el número de quiasmas se expresa con la media y la desviación standard

CAPITULO 7

ANALISIS DE LOS CRUZAMIENTOS INTERESPECIFICOS

Con el propósito de obtener información sobre la relación evolutiva y filogenética entre algunas especies de Oxalis estudiadas, se realizaron cruzamientos interespecíficos cuyos resultados son descriptos. La mayor parte de los cruzamientos se realizaron entre especies de las Sección Thamnoxys y las secciones afines Heterophyllum y Holophyllum.

También se cruzaron especies de la Sección Clematodes y Corniculata.

7.1. Cruzamientos entre especies de las Secciones Clematodes y Corniculata.

Se realizaron cruzamientos entre 2 especies de la Sección Clematodes, O. amara y O. niederleinii, y uno de la Sección Corniculata: O. subcorymbosa

7.1.1. O. subcorymbosa x O. niederleinii

Para realizar estos cruzamientos se utilizaron varios genotipos y los resultados mostraron diferencias entre los distintos individuos de la F1, (Tabla 7.1). Se polinizaron 52 flores de las cuales 33 resultaron fecundadas produciendo en promedio 3 semillas por fruto y la germinación de las mismas fue de un 89%. La morfología de los híbridos es intermedia a la observada en los padres.

Cariotipo

En todos los híbridos se observó un cariotipo muy similar al de los padres constituido por $2n=10$ ($2m + 8t$). No es posible determinar mediante el análisis de la morfología de los cromosomas en metafase, cuales son los cromosomas correspondientes a una y otra especie, debido a que tanto la morfología como el tamaño de los mismos es similar, (Figs. 3.4/.7).

•

TABLA 7.1.

Comportamiento meiótico de O. subcorymbosa, O. niederleinii y los cuatro híbridos entre estas dos especies

especies e híbridos	número de quiasmas	% de CMP con univalentes	% de polen coloreado	ndm. de CMP analizadas
<u>O. subcorymbosa</u> (\bar{x} de 4 individuos)	5,50 [±] 0,70	13 a 70	88 a 99	104
<u>O. niederleinii</u> (\bar{x} de 5 individuos)	6,21 [±] 0,80	4 a 25	98 a 99	118
<u>O. niederleinii</u> x <u>O. subcorymbosa</u>				
59A	5,40 [±] 1,00	82	46	50
58A	5,02 [±] 0,80	46	60	41
101G	5,42 [±] 0,89	53	69	38
118A	5,25 [±] 0,93	56	48	39

Comportamiento meiótico

Aunque el comportamiento meiótico de los híbridos es muy regular, se observa una frecuencia de quiasmas distinta a la de los padres, un aumento de la frecuencia de células madres del grano de polen con univalentes, y una disminución en la fertilidad, (Tabla 7.1). El número de quiasmas por célula madre del grano de polen (CMP) en los híbridos registra valores medios inferiores a la de ambos padres, 5,27; mientras que en O. niederleinii es 5,50 y en O. subcorymbosa es de 6,21.

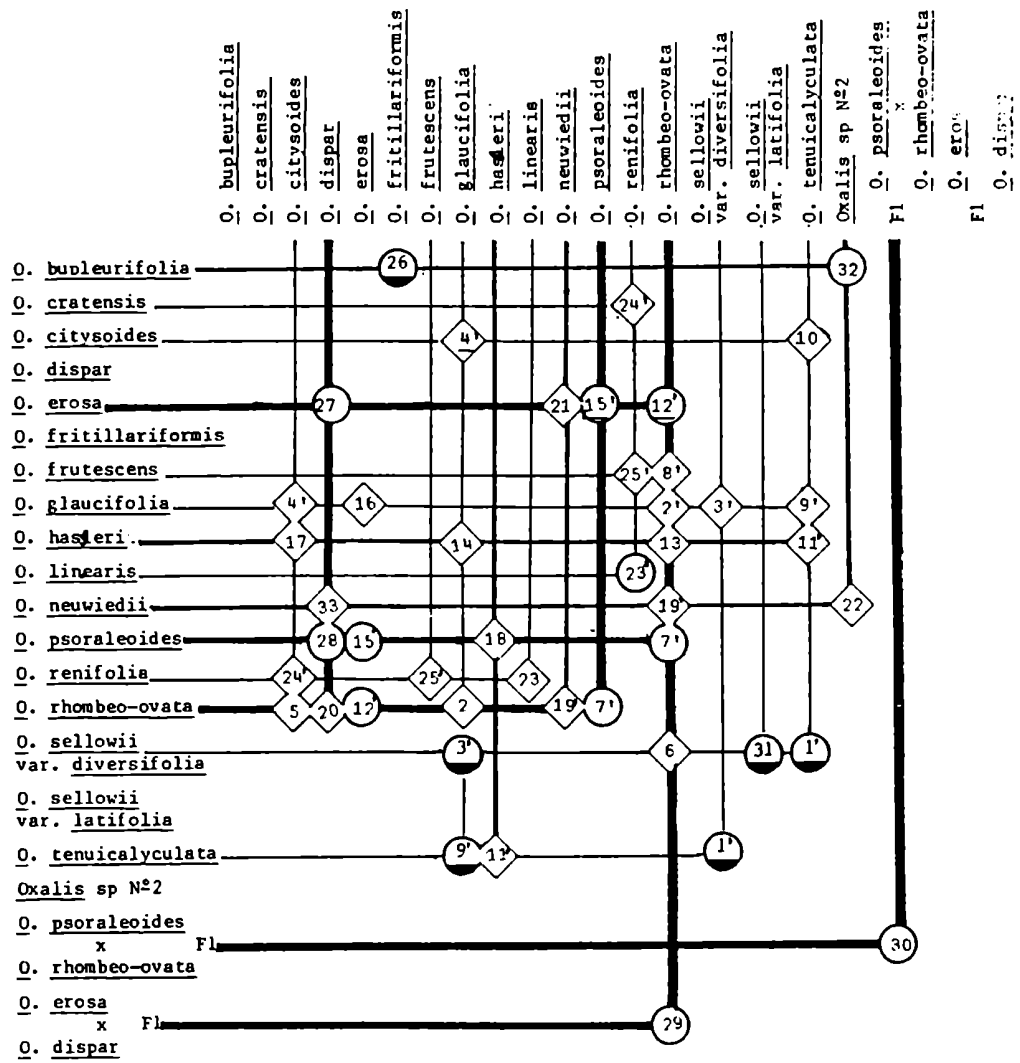
Si bien se observan células con 2 y 4 univalentes en los padres, (del 13 al 34% en O. subcorymbosa y del 4 al 25% en O. niederleinii) en los híbridos, el porcentaje es mucho mayor y varía en un rango entre 46 y 82%. La presencia de tantas CMP con univalentes es la causa de la disminución en la frecuencia de quiasmas y probablemente sea también causa de la disminución en la fertilidad, que con respecto a la de los padres, disminuye entre un 30 y un 50%.

7.1.2. O. amara x O. niederleinii y O. amara x O. subcorymbosa

Se polinizaron 30 flores de distintos individuos de O. amara con polen proveniente de varios individuos de O. niederleinii y otras 53 flores con polen proveniente de distintos individuos de O. subcorymbosa. A excepción de la obtención de dos semillas en distintos cruzamientos con O. niederleinii, las cuales no germinaron, se obtuvieron solamente frutos abortados.

7.2. Cruzamientos entre especies de la sección Thamnoxys

Entre las especies de la sección Thamnoxys y especies de secciones afines se realizaron 37 cruzamientos diferentes, (Tabla 7.2 y Fig. 7.1). Solo en algunos de estos cruzamientos se obtuvieron híbridos. En la mayoría no se obtuvieron resultados y en algunos se obtuvieron resultados parciales. En este punto se tratan tanto aquellos cruzamientos en los cuales



- cruzamientos en los que se obtuvieron híbridos
- cruzamientos en los que se obtuvieron resultados parciales
- ◊ cruzamientos en los que no se obtuvieron resultados
- entidad con cromosomas chicos
- entidad con cromosomas medianos
- entidad con cromosomas grandes

* el número dentro de cada casillero hace referencia a la descripción del mismo realizado en la Tabla 7.2., cuando aparece tildado indica que se realizó el cruzamiento recíproco.

Fig.7.1 Cruzamientos entre especies de la sección *Thamnoxys* y especies de secciones afines para la obtención de híbridos.

TABLA 7.2.

Descripción de los cruzamientos entre especies de las secciones *Thamnoxy*, *Heterophyllum* y *Holophyllum*

	flores polinizadas	flores fecundadas	cantidad de			germi nación
			frutos abortados	frutos maduros	démillas por fruto	
1.- ch x ch*						
<u>O. tenuicalyculata x O. sellowii var. diversifolia</u>	48	33	32	1	3	
1' ch x ch						
<u>O. sellowii var. diversifolia x O. tenuicalyculata</u>	77	21	21	0		
2.- gr x ch						
<u>O. rhombeco-ovata x O. glaucifolia</u>	20	0				
2' ch x gr						
<u>O. glaucifolia x O. rhombeco-ovata</u>	12	0				
3.- ch x ch						
<u>O. sellowii var. diversifolia x O. glaucifolia</u>	22	0				
3' ch x gr						
<u>O. glaucifolia x O. rhombeco-ovata</u>	27	4	0	0		
4.- ch x ch						
<u>O. citysoides x O. glaucifolia</u>	25	0				
4' ch x ch						
<u>O. glaucifolia x O. citysoides</u>	34	0				

TABLA 7.2. (continuación)

5.-	gr x ch						
	<u>O. rhombeo-ovata x O. citysoides</u>	13	0				
6.-	ch x gr						
	<u>O. sellowii var. diversifolia x O. rhombeo-ovata</u>	12	0				
7.-	gr x gr						
	<u>O. rhombeo-ovata x O. psoraleoides</u>	65	6	0	6		1
7'	gr x gr						
	<u>O. psoraleoides x O. rhombeo-ovata</u>	43	20	14	6		1
8.-	ch x gr						
	<u>O. frutescens x O. rhombeo-ovata</u>	5	0				
9.-	ch x ch						
	<u>O. glaucifolia x O. tenuicalyculata</u>	6	3		3		
9'	ch x.ch						
	<u>O. tenuicalyculata x O. glaucifolia</u>	17	0				
10.-	ch x' ch						
	<u>O. citysoides x O. tenuicalyculata</u>	14	0				
11.-	ch x m						
	<u>O. tenuicalyculata x O. hasleri</u>	17	0				
11'	m xch						
	<u>O. hasleri x O. tenuicalyculata</u>	15	0				
12.-	gr x gr						
	<u>O. erosa x O. rhombeo-ovata</u>	98	25	5	20		3

TABLA 7.2. (continuación)

21.-	gr x m								
	<u>O. erosa</u> x <u>O. newiedii</u>	23	0						
22.-	m x m								
	<u>O. newiedii</u> x <u>Oxalis</u> sp N°2	21	0						
23.-	ch x ch								
	<u>O. renifolia</u> x <u>O. linearis</u>	26	18	10	8	4			
23'	ch x ch								
	<u>O. linearis</u> x <u>O. renifolia</u>	26	15	11	4	3			
24.-	ch x ch								
	<u>O. renifolia</u> x <u>O. cratensis</u>	22	0						
24'	ch x ch								
	<u>O. cratensis</u> x <u>O. renifolia</u>	18	0						
25.-	ch x ch								
	<u>O. renifolia</u> x <u>D. frutescens</u>	15	0						
25'	ch x ch								
	<u>O. frutescens</u> x <u>O. renifolia</u>	10	0						
26.-	m x m								
	<u>O. bupleurifolia</u> x <u>O. fritillariformis</u>	53	19	16	3	1			
27.-	gr x gr								
	<u>O. erosa</u> x <u>O. dispar</u>	50	19			3			
28.-	gr x gr								
	<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. dispar</u>	45	30			3			

TABLA 7.2. (continuación)

29.-	gr x gr (<u>O. erosa</u> x <u>O. dispar</u>) x <u>O. rhombico-ovata</u> (a)	30	15	15	1
30.-	gr x gr (<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombico-ovata</u>)(autopolinizado) (b)	15	15	5	1
31.-	ch x ch <u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u> x <u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>	15	15	15	0
32.-	m x m <u>O. bupleurifolia</u> x <u>Oxalis</u> sp N°2	53	25		1
33.-	m x gr <u>O. neuwiedii</u> x <u>O. dispar</u>	33	0		

*referencia al contenido de ADN por genoma haploide:ch(entre 1,13 y 1,75 pg); m(entre 2,30 y 6,50 pg);gr(entre 9,52 y 16,50 pg).

*el desarrollo de la plantula a partir de la semilla se obtuvo mediante cultivo de tejidos.
a trihíbrido

b alotetraploide artificial

se obtuvieron semillas sin poder germinativo, o fecundación sin maduración de frutos (resultados parciales), como aquellos en los cuales se obtuvieron híbridos tanto en una F1 como en una F2.

7.2.1. Cruzamientos entre especies de la sección *Thamnoxys* entre los cuales no se obtuvieron híbridos

Estos conciernen aquellos en los cuales se obtuvo el desarrollo del fruto y aborto del mismo antes de la maduración o bien la obtención de semillas morfológicamente anormales o que presentaron dificultades para su germinación, (Fig. 7.1). Los cruzamientos en los cuales se obtuvieron alguno de estos resultados son: *O. sellowii* var. *diversifolia* x *O. tenuicalyculata* y el recíproco; *O. sellowii* var. *diversifolia* x *O. sellowii* var. *latifolia*; *O. sellowii* var. *diversifolia* x *O. glaucifolia*, y *O. tenuicalyculata* x *O. glaucifolia*.

En los cruzamientos en los cuales se utilizó a *O. tenuicalyculata* como pie femenino y a *O. sellowii* var. *diversifolia* como pie masculino se obtuvieron semillas que no germinaron. En el cruzamiento recíproco solo se obtuvo el desarrollo de frutos y el aborto de los mismos antes de la maduración. Un resultado similar se obtuvo en los cruzamientos en los cuales se utilizó a *O. sellowii* var. *diversifolia* como pie femenino y a *O. sellowii* var. *latifolia* como pie masculino. Estas tres entidades pertenecientes a la Sección *Thamnoxys* tienen un mismo número básico, $x=6$, cromosomas pequeños, y comparten caracteres morfológicos como raíces engrosadas y flores color naranja, pero se diferencian por el grado de ploidía: *O. tenuicalyculata* es diploide, *O. sellowii* var. *diversifolia* hexaploide y *O. sellowii* var. *latifolia* dodecaploide. También se obtuvo el desarrollo del fruto y su aborto antes de la maduración en los cruzamientos entre *O. sellowii* var. *diversifolia* x *O. glaucifolia* y aquellos entre *O. tenuicalyculata* x *O. glaucifolia*. *O. glaucifolia* también pertenece a la Sección *Thamnoxys* y tiene $2n=12$ cromosomas pequeños, pero no comparte los caracteres morfológicos antes mencionados en aquellas especies.

7.2.2. Cruzamientos entre especies de la Sección *Thamnoxys* en los cuales se obtuvieron híbridos

Las especies entre las cuales se obtuvieron híbridos son: O. erosa, O. psoraleoides y O. dispar con $2n=12$ cromosomas, y O. rhombeo-ovata con $2n=14$ cromosomas. A pesar de que todas estas especies tienen un alto contenido de ADN, existen diferencias entre ellas ya que este varía entre 19 y 33 pg. En los casos de diferencias extremas, como entre O. rhombeo-ovata y O. dispar, no se pudieron obtener híbridos directamente, sino que fue necesario realizar un cruzamiento trihíbrido utilizando a O. erosa como especie puente.

Los principales objetivos de la obtención y estudio de estos híbridos fueron: a) determinar si existe, entre las especies con $2n=12$ y $2n=14$ cromosomas, diferencias en el cariotipo por reordenamiento robertsoniano, puesto que tienen un mismo número fundamental $Nf=14$, y b) estudiar el grado de afinidad entre las especies mediante el análisis del comportamiento meiótico de los bivalentes heteromórficos originados por la diferencia en el contenido de ADN.

7.2.2.1. Oxalis psoraleoides x Oxalis erosa y Oxalis erosa x Oxalis psoraleoides

Se utilizaron varios genotipos para realizar cruzamientos en ambas direcciones y no se observaron diferencias entre los resultados de unos y otros cruzamientos. La morfología de los híbridos es intermedia a la observada en los padres.

Cariotipo

En todos los híbridos se observó un cariotipo muy similar al de los padres constituido por $2n=12$ ($2m + 10t$). No es posible determinar mediante el análisis de la morfología de los cromosomas en metafase cuales son los cromosomas correspondientes a una y otra especie debido a que tanto la morfología como el tamaño de los mismos son similares.

Comportamiento meiótico

Se observó en estos híbridos un comportamiento meiótico muy regular con la formación en la mayoría de los casos de 6II en metafase I. Solo en un híbrido se observó en una CMP, la configuración meiótica 5II + 2I.

TABLA 7.3.

Comportamiento meiótico y fertilidad en O. psoraleoides,
O. erosa y en 7 híbridos entre estas especies.

especies e híbridos	número de quiasmas totales			número de quiasmas terminales			por CNP	por bivalen- te m-m	por bivalen- te t-t	1 de CNP con 511+21	1 de polen colorado	CNP analizadas
	por CNP	Por bivalen- te m-m	t-t	por CNP	por bivalen- te m-m	t-t						
12 <u>O. psoraleoides</u> (\bar{x} de 4 individuos)	7-12 8,50	2-4 2,19	1-2 1,26	0-5 1,17	0-2 0,56	0-1 0,12	0,14	0,25	0,10	0	92	102
12 <u>O. erosa</u> (\bar{x} de 2 individuos)	9-13 10,36	2-3 2,30	1-3 1,57	0-4 2,16	0-2 0,76	0-1 0,28	0,20	0,32	0,18	0	85	51
12 <u>O. erosa</u> x <u>O. psoraleoides</u>												
223B	7-11* 8,56 0,20	2-3 2,28 0,10	1-2 1,26 0,04	0-2 0,71 0,14	0-1 0,52 0,11	0-1 0,05 0,02	0,08	0,22	0,04	0	99	25
242A	10-12 11,35 0,26	2-4 2,88 0,12	1-3 1,67 0,06	0-2 1,18 0,21	0-1 0,23 0,11	0-1 0,20 0,04	0,10	0,08	0,12	0	83	25
166A	7-11 9,47 0,25	2-3 2,53 0,18	0-3 1,40 0,05	0-2 0,94 0,19	0-2 0,50 0,15	0-1 0,07 0,03	0,09	0,23	0,05	5,2	—	25
	7-10 8,46 0,17	1-3 2,08 0,07	1-2 1,28 0,04	0-2 0,77 0,13	0-1 0,15 0,07	0-1 0,11 0,03	0,09	0,07	0,08	0	85	25
242B	7-12 9,70 0,90	1-3 2,29 0,08	1-2 1,48 0,04	0-3 1,11 0,15	0-2 0,38 0,09	0-1 0,14 0,02	0,11	0,16	0,09	0	91	37
12 <u>O. psoraleoides</u> x <u>O. erosa</u>												
299A	7-11 9,25 0,21	1-3 2,16 0,09	1-2 1,41 0,04	0-2 0,37 0,14	0-1 0,08 0,05	0-1 0,06 0,02	0,04	0,04	0,04	0	97	25
300A	9-11 5,60 0,02	2-3 2,31 0,12	0-1 1,45 0,06	0						0	—	25
promedio de 7 híbridos	9,40	2,36	1,42	0,72	0,27	0,09	0,07	0,11	0,06	0,7	91	187

* el número de quiasmas , en el caso de individuos, se expresa como rango, la media y la desviación standard.
en el caso de promedio de individuos , como el rango y la media.

El número de quiasmas por célula madre del grano de polen registra valores medios intermedios a los observados en los padres, 9,40, mientras que en O. erosa este parámetro tiene un valor promedio de 10,36 y en O. psoraleoides 8,50. No obstante no observarse una diferencia en el número de quiasmas totales, tanto entre los bivalentes de cromosomas metacéntricos como aquellos entre cromosomas telocéntricos, (Tabla 7.3). Se observa una disminución en el número de quiasmas terminales. En O. erosa el promedio de las medias del número de quiasmas terminales por CMP es 2,16 y en O. psoraleoides 1,17. En los híbridos en promedio el mismo parámetro registra un valor de 0,72. Esta disminución en el número de quiasmas terminales es más acentuada en los bivalentes entre cromosomas telocéntricos que entre los cromosomas metacéntricos. El número de quiasmas terminales en el bivalente m-m, tiene un valor promedio en O. erosa y O. psoraleoides de 0,76 y 0,56 respectivamente, y en los híbridos el valor promedio es de 0,27. Con respecto a los bivalentes entre cromosomas telocéntricos el valor promedio en O. erosa es de 0,28, en O. psoraleoides es de 0,12 y en los híbridos 0,09. En la Tabla 7.3 también se registran los equivalentes en términos de coeficientes de quiasmas terminales. La relativa normalidad en la meiosis de estos híbridos produce un balance génico en la segregación y formación de las gametas, que se refleja en una alta fertilidad estimada sobre la base del porcentaje de polen coloreado con azul de algodón, ya que en ninguno de los híbridos ésta es inferior al 83%.

7.2.2.2. Oxalis psoraleoides x Oxalis dispar

Los cruzamientos realizados para la obtención de estos híbridos se realizaron en una sola dirección y los individuos obtenidos muestran características morfológicas intermedias a las observadas en los padres.

Cariotipo

Como en los padres, el cariotipo de estos híbridos está constituido por $2n=12$ (2m y 10 t-st). Pero a diferencia de los híbridos descritos en el punto anterior, en el cariotipo de éstos se pueden distinguir los cromosomas provenientes de uno y otro padre por las diferencias de tamaño relativas que existen entre los cromosomas de estas especies.

El individuo de O. dispar utilizado como pie masculino tiene dos pares de cromosomas heteromórficos formados por un cromosoma con el centrómero en la región terminal y otro con el centrómero en la región subterminal (t-st), (Fig. 3.15). Los cromosomas st de O. dispar segregan independientemente en los híbridos de la F1 y es por esta razón que los individuos de la filial 1, pueden tener uno, dos o ningún cromosoma st en su complemento.

Comportamiento meiótico

En los dos individuos híbridos en los cuales se analizó el comportamiento meiótico, se observó en la mayoría de los casos la formación de 6 bivalentes y en unos pocos casos se observaron CMP con univalentes, (Tabla 7.4).

En los híbridos la media del número total de quiasmas por CMP registra un valor promedio intermedio al observado en los padres. Estos tienen un valor igual a 8,93 mientras que en O. psoraleoides es 8,50 y en O. dispar 9,40.

La localización de los quiasmas en los cromosomas del complemento no tiene valores intermedios sino que los valores observados son similares a los de O. dispar. En promedio, el número de quiasmas terminales por CMP en los híbridos es de 0,735, en O. psoraleoides 1,170, y en O. dispar 0,710.

Debido a las diferencias en el tamaño de los cromosomas de una y otra especie se observan en metafase I bivalentes heteromórficos como consecuencia del apareamiento de los cromosomas homeólogos, (punto 7.2.2.4).

A pesar de que en estos híbridos se observa un comportamiento meiótico normal, con baja frecuencia de univalentes, la disminución en la fertilidad de los mismos es importante, siendo de casi un 40%, (Tabla 7.4), probablemente por un desbalance génico debido a la segregación de los cromosomas homeólogos.

7.2.2.3. Oxalis erosa x O. dispar

Los cruzamientos realizados entre estas dos especies se realizaron en una sola dirección. En todos los casos los indi

viduos híbridos mostraron caracteres morfológicos intermedios.

Cariotipo

Se analizó el cariotipo de 10 individuos híbridos y en todos los casos se observaron como en los padres $2n=12$ cromosomas grandes ($2m + 10t$ o st).

En los cariotipos se pueden diferenciar los cromosomas de una y otra especie por las diferencias relativas en el tamaño de los mismos, (Fig. 7.2). Como en los híbridos entre O. dispar y O. psoraleoides, en estos también se puede observar que todos los cromosomas unibraquiales son t , o bien que en el cariotipo de estos se observen uno o dos cromosomas st ya que el individuo de O. dispar utilizado como pie masculino tiene dos pares de cromosomas heteromórficos $st-t$ cuyos cromosomas segregan independientemente, (punto 8.2.2.2).

Comportamiento meiótico

En la mayoría de las CMP analizadas de los 3 individuos de la filial 1 en los cuales se estudió la meiosis, se observaron 6 bivalentes en metafase I como la configuración meiótica más común, salvo algunos meiocitos en los cuales se observaron 2, 4 y 6 univalentes, (Tabla 7.5).

La media del número de quiasmas por célula madre del grano de polen en los híbridos es inferior a la observada en los padres, 8,44 en promedio, mientras que en O. erosa es de 10,36 y en O. dispar 9,40. Esta disminución en el número de quiasmas es tanto en los bivalentes entre cromosomas metacéntricos como en los bivalentes entre cromosomas telocéntricos y telocéntricos subtelo-céntricos. El número de quiasmas terminales totales (1,40) es menor que en O. erosa (2,16) pero mayor que en O. dispar (0,71). Los quiasmas terminales como los totales se distribuyen entre los bivalentes también en número inferior a lo observado en O. erosa y superior a lo observado en O. dispar. En los híbridos el número medio de quiasmas terminales por bivalente $m-m$ y por bivalente $t-t$ ó $t-st$ tienen en promedio valores de 0,42 y 0,19 respectivamente, mientras que en O. erosa tienen valores de 0,76 y 0,28 y en O. dispar 0,19 y 0,10. En la Tabla 7.5 también se expresan estos parámetros en términos

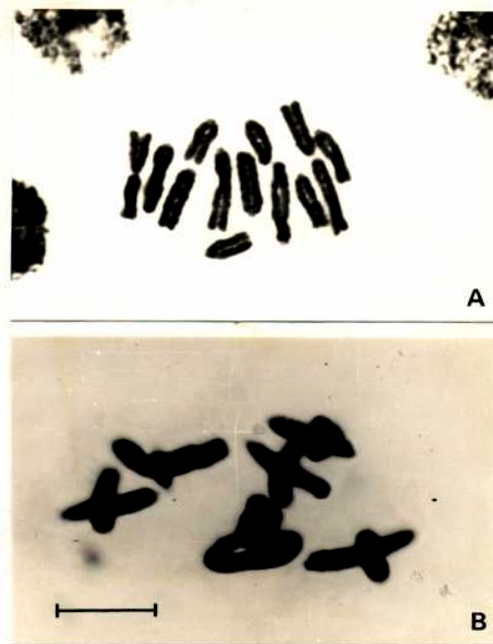


Fig. 7.2. Híbrido entre O. erosa y O. dispar ambos con $2n=12$ ($2m + 10t-st$). A, cromosomas en metafase mitótica, se pueden diferenciar los cromosomas de O. erosa que son los más chicos. B, metafase meiótica I de este híbrido donde pueden verse 6 bivalentes heteromórficos como consecuencia de las diferencias en el tamaño de los cromosomas de una y otra especie.

TABLA 7.4.

Comportamiento meiótico y ferilidad en O. psoraleoides, O. dispar y en dos híbridos entre estas especies

especies e híbridos	número de quiasmas totales			quiasmas terminales			coeficientes de terminalización			% CIP con 511+21	% polen coloreado	CIP analizadas
	por CIP	por bivalente		por CIP	por bivalente		por CIP	por bivalente				
		m-m	t-t		m-m	t-t		m-m	t-t			
12 <u>O. psoraleoides</u> (\bar{x} 4 individuos)	7-12 8,50	2-4 2,19	1-2 1,26	0-5 1,17	0-2 0,56	0-1 0,12	0,14	0,25	0,10	0	92	102
12 <u>O. dispar</u>	7-12* 9,40 0,05	2-3 2,28 0,10	0-2 1,42 0,05	0-3 0,71 0,21	0-1 0,19 0,09	0-1 0,10 0,03	0,08	0,08	0,07	8	90	25
12 <u>O. psoraleoides x O. dispar</u>												
261A												
261A												
promedio de dos híbridos												

* el número de quiasmas, en el caso de individuos, se expresa como el rango, la media y la desviación standard, en el caso de las especies como rango y media.

TABLA 7.5.

Comportamiento meiótico y fertilidad en O. erosa, O. dispar y en 3 híbridos entre estas especies

2n especies e híbridos	quiasmas totales			quiasmas terminales			coeficiente de terminalización			% de CIP con I	% de polen coloreado	CIP analizadas
	por CIP	por bivalente		por CIP	por bivalente		por CIP	por bivalente				
		m-m	t-t		m-m	t-t		m-m	t-t			
12 <u>O. erosa</u> (\bar{x} de 2 individuos)	9-13 10,36	2-3 2,30	1-3 1,57	0-1 2,16	0-2 0,76	0-1 0,28	0,20	0,32	0,18	0	85	51
12 <u>O. dispar</u>	7-12* 9,40 0,05	2-3 2,28 0,10	0-2 1,42 0,05	0-3 0,71 0,21	0-1 0,19 0,09	0-1 0,11 0,03	0,08	0,08	0,07	8	90	25
<u>O. erosa x O. dispar</u>												
12 256A	7-10 8,29 0,16	1-3 2,20 0,12	0-3 1,20 0,04	0-3 1,45 0,19	0-2 0,62 0,13	0-1 0,16 0,03	0,17	0,28	0,13	12	64	25
12 256B	7-12 9,19 0,27	2,00 1,43 0,05	1-3 1,28 0,22	0-3 1,48 0,11	0-2 0,23 0,11	0-1 0,20 0,04	0,14	0,11		0	52	25
12 269A	6-11 7,84 0,29	0-3 1,84 0,13	0-2 1,19 0,10	0-4 1,48 0,25	0-2 0,40 0,12	0-1 0,22 0,04	0,18	0,21	0,18	$\frac{8^C}{8^C/41}$ $\frac{4^C}{4^C/61}$	75	25
promedio de 3 híbridos	8,44	2,01	1,27	1,40	0,42	0,19	0,16	0,20	0,15			

* el número de quiasmas, en el caso de individuos, se expresa como el rango, la media y la desviación standard, en el caso de las especies con el rango y la media.

de coeficientes de quiasmas terminales.

También en estos híbridos se observaron bivalentes heteromórficos como consecuencia de las diferencias en el tamaño de los cromosomas entre las especies parentales, (punto 7.2.2.4).

En estos híbridos se observa una disminución en la fertilidad que curiosamente está en relación inversa al porcentaje de CMP con univalentes en metafase I. Esto indicaría que la fertilidad no está relacionada directamente con la presencia de univalentes ni con los problemas que esto podría traer en la segregación de los cromosomas. Más bien parecería que la recombinación en los bivalentes heteromórficos, produciría deficiencias y duplicaciones. Por lo tanto la disminución en la formación de quiasmas, reflejada en el aumento de univalentes, traería como consecuencia una fertilidad mayor que en el caso que se formen bivalentes heteromórficos como resultado de la recombinación.

7.2.2.4. Oxalis erosa x Oxalis rhombeo-ovata

Solo se realizaron cruzamientos en los cuales se utilizó a O. erosa como pie femenino y a O. rhombeo-ovata como pie masculino.

En los individuos de la filial 1 se observaron características morfológicas intermedias a las observadas en los padres.

Cariotipo

Las diferencias en el número, forma y tamaño de cromosomas entre las especies parentales se reflejan en los híbridos. O. erosa tiene $2n=12$ cromosomas ($2m + 10t$), y O. rhombeo-ovata tiene $2n=14$ t. Los híbridos de la F1 tienen un complemento cromosómico constituido por $2n=13$ cromosomas ($1m + 12t$). No solo se pueden distinguir los cromosomas m de O. erosa en el cariotipo de los híbridos, sino que todos los cromosomas telocéntricos restantes, puesto que son de mayor tamaño que los correspondientes al complemento cromosómico de O. rhombeo-ovata.

En algunos de los 7 cromosomas t provenientes de O. rhom-

beo-ovata, se observaron microsátélites como los mencionados al describir el cariotipo de la especie.

Comportamiento meiótico

En los 6 individuos híbridos analizados, producto de este cruzamiento, se observó un comportamiento meiótico muy irregular. La mayor parte de las CMP analizadas tienen una configuración meiótica de 13 univalentes. Pero también se observaron células con 1, 2, 3 y 4 bivalentes, formados entre un cromosoma de O. erosa y uno de O. rhombeo-ovata, (Tabla 7.6). En la Fig. 7.5., se representa mediante idiogramas la distribución de frecuencias de las CMP con distinto número de univalentes. En la gran mayoría de los casos se observó un quiasma por bivalente, y excepcionalmente dos. El número de bivalentes t-m es un 30% menor del que se esperaría si este bivalente tuviera la misma probabilidad de formarse que el resto. De un total de 139 II observados se esperaría que 2/7, considerando bivalentes formados con uno u otro brazo, correspondieran a bivalentes t-m. Este valor representaría aproximadamente 40 bivalentes, pero solo se observaron 28, lo que indicaría que la disminución en la frecuencia de quiasmas o formación de bivalentes no afecta a todos los pares de cromosomas homeólogos por igual. Esta disminución podría deberse al efecto del otro brazo del cromosoma m en el apareamiento.

En una sola célula de las 220 analizadas se observó un trivalente t-m-t, formado por el cromosoma m de O. erosa y dos cromosomas t del complemento cromosómico de O. rhombeo-ovata. En esta placa metafásica se observa el máximo de asociación entre cromosomas homeólogos con 4II tt, 1III t-m-t y 2I probablemente homeólogos, (Fig. 7.6). Para calcular la afinidad que existe entre cromosomas de una y otra especie se calculó el índice de apareamiento sobre la base del número de bivalentes totales observados en todos los individuos sobre el número total de células analizadas. Este índice, que daría como valor máximo 7 (considerando al trivalente como 2 bivalentes), tiene en este cruzamiento un valor de $0,63/7=0,09$. Esta meiosis tan irregular es correspondida con una fertilidad baja estimada en un 10%, (Tabla 7.6).

Los bivalentes entre cromosomas t son en todos los casos

TABLA 7.6.

Comportamiento meiótico en O. rhombeo-ovata , O. erosa y en 6 híbridos entre estas especies

2n	especies e híbridos	quiasmas totales	número de CMP con								índice de apareamiento	% de polen coloreado	CIP analizadas
			III	III+III (t-t)	III+III (t-m)	9I+2II (t-t)	9I+III (t-t)+III (t-m)	7I+3II (t-t)	7I+2II (t-t)+III (t-m)	5I+3II (t-t)+III (t-m)			
14	<u>O. rhombeo-ovata</u> (x̄ de 7 individuos)	7-13 * 9,10	-								1	95	200
12	<u>O. erosa</u> (x̄ de 2 individuos)	8-13 10,17									1	85	51
<u>O. erosa x O. rhombeo-ovata</u>													
13	116B	0-2 ** 0,71 0,19	6	3	3	1	1	0	0	0	0		
13	151A	0-8 1,34 0,27	12	11	3	3	1	1	3	0	1	12	
13		0-1 0,45 0,16	6	4	1	0	0	0	0	0	0		
13	216A	0-1 0,29 0,16	35	11	3	0	0	0	0	0	0		
13	221A	0-3 0,39 0,09	40	9	2	4	0	0	1	0	0		56
13	221B	0-1 0,45 0,16	23	13	3	9	3	1	2	1	0		

0,09

* el número de quiasmas se expresa con el rango y la media

** el número de quiasmas se expresa con el rango la media y la desviación standard

heteromórficos, debido a que ambos cromosomas homeólogos son de diferente tamaño. Se observaron tres tipos diferentes de bivalentes heteromórficos, probablemente debido a las diferencias en el apareamiento que se produjo en paquitene y a la posición del quiasma, (Fig. 7.3). Bivalente heteromórfico del tipo 1, aquellos en los que el tamaño del segmento comprendido entre el quiasma y el centrómero son iguales y el tamaño de los segmentos comprendidos entre el quiasma y los telómeros son distintos. Bivalente heteromórfico del tipo 2, aquellos en los que el tamaño de los segmentos comprendidos entre el quiasma y los centrómeros son diferentes y el tamaño de los segmentos comprendidos entre el quiasma y los telómeros son iguales. Bivalente heteromórfico del tipo 3, aquellos en los cuales tanto el tamaño de los segmentos comprendido entre el quiasma y los centrómeros como el tamaño de los segmentos comprendidos entre el quiasma y los telómeros son diferentes. En los bivalentes heteromórficos del tipo 1 y 3 en anafase I se observan las consecuencias de las diferencias en el tamaño de las cromátides de los cromosomas en repulsión producto de la recombinación. En los bivalentes t-m y en el trivalente t-m-t, también se observa heteromorfía entre los brazos del cromosoma m y los cromosomas telocéntricos homeólogos de cada uno de sus brazos. En la Fig. 7.3, se muestran los distintos tipos de bivalentes heteromórficos, su interpretación y su posible origen. Este tipo de bivalentes heteromórficos, que como ya se mencionara en los puntos 7.2.2.2 y 7.2.2.3 se observaron en los híbridos entre O. erosa y O. dispar y O. psoraleoides y O. dispar, podrían ser la causa de la disminución de la fertilidad en los mismos, ya que a pesar de las meiosis normales en los del tipo 1 y 3 se observan diferencias en el tamaño en las cromátides segregantes que podrían implicar deficiencias y duplicaciones.

7.2.2.5. Oxalis psoraleoides x Oxalis rhombeo-ovata

En los cruzamientos se utilizaron distintos individuos de O. psoraleoides como pie femenino. Como en el caso de los híbridos anteriores estos también muestran características morfológicas intermedias a las observadas en los padres.

Cariotipo

Estos híbridos también tienen $2n=13$ cromosomas (1m + 12t)

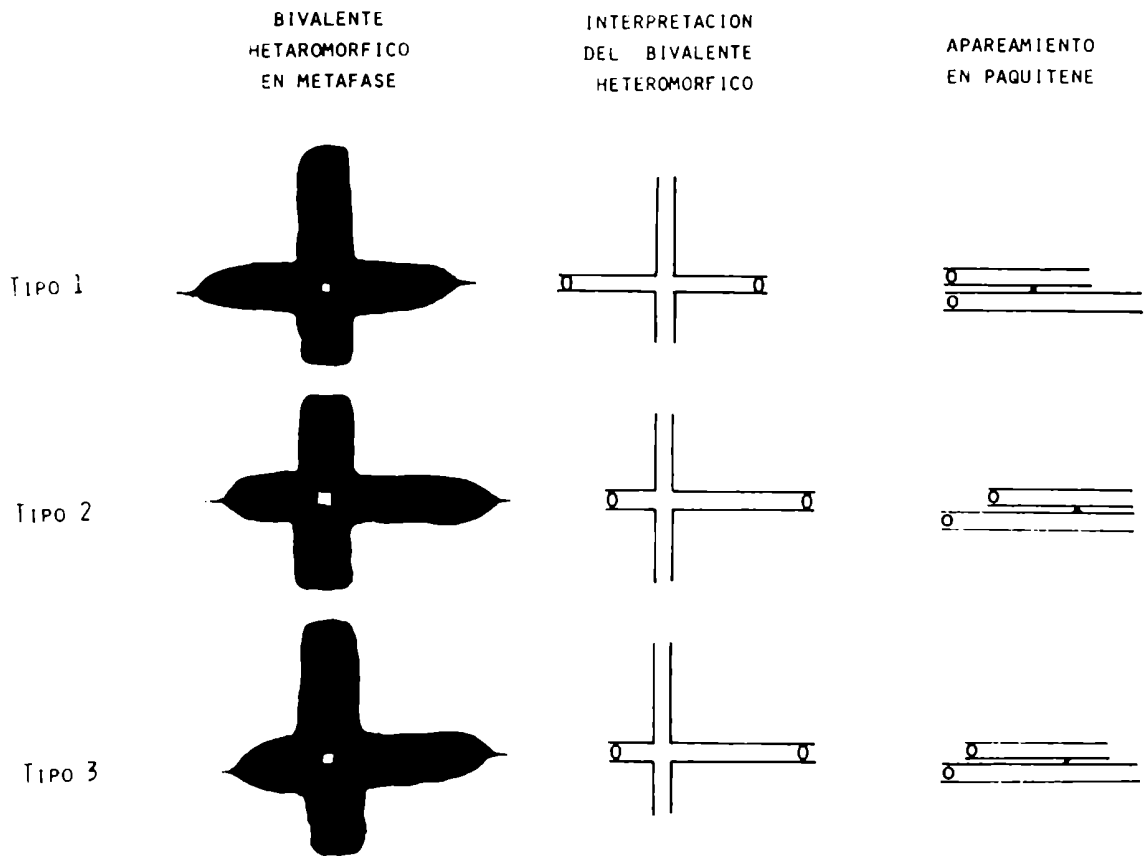


Fig. 7.3. Tipos de bivalentes heteromórficos observados en metafase I de los híbridos entre especies con diferente contenido de ADN. *O. erosa* x *O. dispar*; *O. psoraleoides* x *O. dispar*; *O. psoraleoides* x *O. rhombeo-ovata*; *O. erosa* x *O. rhombeo-ovata* y el trihíbrido (*O. erosa* x *O. dispar*) x *O. rhombeo-ovata*. Junto a cada bivalente se dibujó la representación y el posible origen a partir de el apareamiento en paquitene de dos cromosomas de diferente tamaño.

ya que la especie utilizada como pie femenino, O. psoraeloides tiene $2n=12$ cromosomas ($2m + 10t$), mientras que O. rhombeo-ovata tiene $2n=14t$.

También son distinguibles en el cariotipo de los híbridos los cromosomas de una y otra especie por las diferencias en la morfología y en el tamaño de los mismos, (Fig. 7.4). En algunas metafases se observaron microsatélites en los cromosomas t , más chicos, como los descritos en el análisis del cariotipo de Oxalis rhombeo-ovata.

Análisis del comportamiento meiótico

El comportamiento meiótico de estos híbridos es muy irregular pues la mayoría de las CMP analizadas tienen la configuración meiótica $13I$, (Tabla 7.7). En estos híbridos se observó que el 66% de las CMP tienen 13 univalentes, este alto porcentaje, como en los híbridos descritos en el punto anterior no se debería a asinapsis, sino a desinapsis como consecuencia de la baja frecuencia de quiasmas y dificultades en el apareamiento de los cromosomas homeólogos debido a diferencias en el tamaño y contenido de ADN. Resultado de esto serían las células con 1, 2 y 3 bivalentes, que en todos los casos son heteromórficos como los descritos para los híbridos entre O. erosa x O. rhombeo-ovata. Por otro lado, a pesar de que no se pudo observar paquitenes tardíos, se pudieron ver paquitenes tempranos y en estos es posible diferenciar filamentos simples y dobles, producto de un apareamiento parcial de los cromosomas. En la Fig. 7.5, se representa, mediante idiogramas, la distribución de frecuencias de los distintos números de univalentes por CMP, ya que se observaron células con 1, 2 y 3 bivalentes. En una CMP de las 149 analizadas, se observó un trivalente $t-m-t$, 2 bivalentes $t-t$ y 6 univalentes. El número de bivalentes $t-m$ es menor en un 29% a lo que se esperaría. De un total de 84II observados 17 corresponden a bivalentes $t-m$. Este valor representa un 70% de los que se esperaría observar si la formación de estos bivalentes tuviera la misma probabilidad de formarse que el resto de los bivalentes. El índice de apareamiento y la fertilidad tienen en estos híbridos valores muy bajos, que corresponden a $\frac{0,57}{7}$ (0,08) y 19% respectivamente.

En las figuras 7.4 y 7.6 se muestran algunas CMP en metafase.

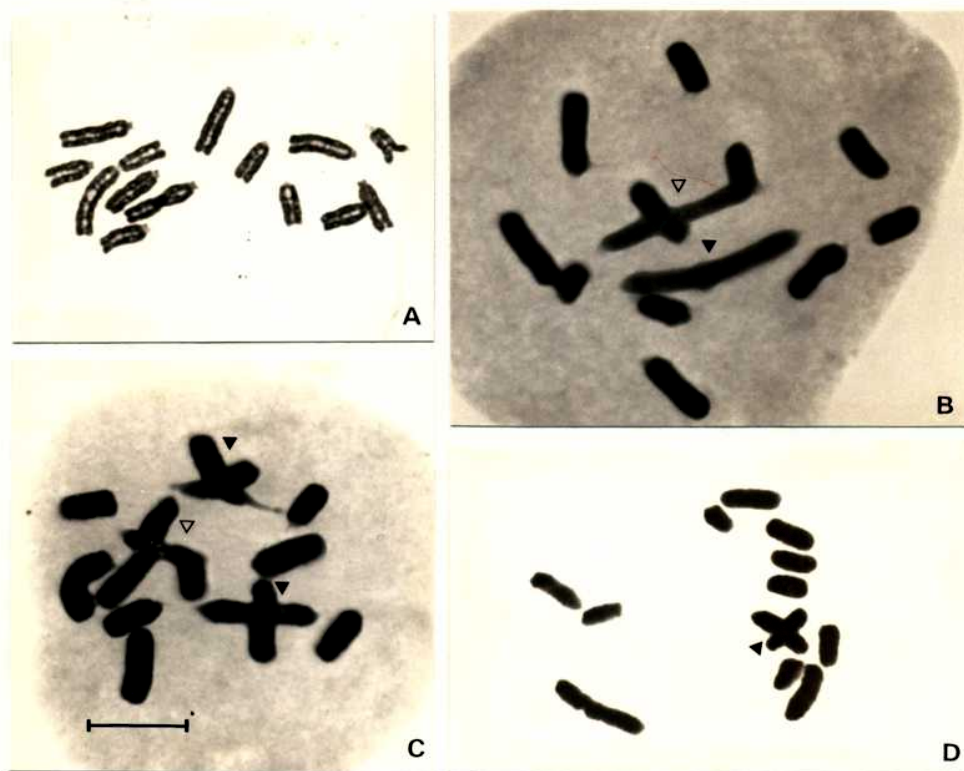


Fig. 7.4. Híbrido entre *O. psoraleoides*, $2n=12$ ($2m + 10t$) y *O. rhombeo-ovata*, $2n=14$ ($14t$). A, cromosomas en metafase mitótica ($2n=13$). Se diferencian el cromosoma submetacéntrico y los 5 cromosomas telocéntricos más grandes correspondientes al complemento cromosómico de *O. psoraleoides* y los 7 cromosomas telocéntricos más chicos correspondientes al complemento cromosómico de *O. rhombeo-ovata*. B, C y D, metafases I en el híbrido. B, $1\text{III } m-t^{\nabla} + 1\text{III } t-t^{\nabla} + 9\text{I}$; C, $1\text{III } m-t + 2\text{II } t-t + 7\text{I}$; D, $1\text{III } t-t + 11\text{I}$. En todos los casos los bivalentes son heteromórficos.

TABLA 7.7.

Comportamiento meiótico y fertilidad en O. psoraleoides, O. rhombéo-ovata y en 2 híbridos entre estas especies.

2n	especies e híbridos	quiasmas totales	número de CMP con							Índice de apareamiento	% de polen coloreado	CMP analizadas
			11I+1II (t-t)	11I+1II (t-ñ)	9I+2II (t-t)	9I+1II (t-t)+1II (t-ñ)	7I+3II (t-t)	7I+2II (t-t)+1II (t-ñ)	6I+2II (t-t)+1II (t-ñ)			
12	<u>O. psoraleoides</u> (\bar{x} de 4 individuos)	7-12* 8,50								1	92	102
14	<u>O. rhombéo-ovata</u> (\bar{x} de 7 individuos)	7-13 9,10								1	95	200
<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombéo-ovata</u>												
	29A	0-2 8,45	78	24	6	3	3	1	1	0	19	117
	29B	0-1 1,34 0,19	13	5	4	2	0	1	1	1	12	32
											0,08	

* el número de quiasmas se expresa con el rango y la media en el caso de las especies. y como el rango la media y la desviación standard en el caso de los híbridos.

7.2.2.6. (Oxalis erosa x Oxalis dispar) x Oxalis rhombeo-ovata, cruzamiento trihíbrido

Ya fueron mencionadas las dificultades existentes para obtener híbridos entre Oxalis dispar y Oxalis rhombeo-ovata. Con el propósito de poner en contacto material genético de ambas especies y analizar el comportamiento meiótico y fertilidad se realizó el siguiente cruzamiento: un individuo producto del cruzamiento entre O. erosa x O. dispar con $2n=12$ ($2m + 10t$) fue utilizado como pie femenino y cruzado con Oxalis rhombeo-ovata $2n=14t$. Del cruzamiento realizado se obtuvieron 4 individuos trihíbridos con $2n=13$ cromosomas.

Cariotipo

Los individuos trihíbridos analizados tienen un cariotipo similar al del resto de los híbridos analizados con $2n=13$ cromosomas, producto del cruzamiento entre O. erosa y O. psoraleoides con O. rhombeo-ovata. Se distingue un cromosoma m y 12 cromosomas t . Los 7 cromosomas t más pequeños corresponden al complemento cromosómico de O. rhombeo-ovata y los 5 restantes son el producto de la recombinación cromosómica en el híbrido entre O. erosa y O. dispar. Estos últimos cromosomas no se pueden diferenciar entre ellos por el tamaño. En los cromosomas telocéntricos pequeños se observaron microsatélites en el brazo largo como los mencionados en la descripción del cariotipo de O. rhombeo-ovata.

Comportamiento meiótico

En dos individuos analizados se observó un comportamiento meiótico muy irregular. El 63% de las CMP tienen la configuración meiótica 13I, pero también se observaron CMP con 1 y 2 bivalentes, (Tabla 7.8). La distribución de frecuencias de las distintas configuraciones meióticas se representan en la Fig. 7.5. Los bivalentes observados son heteromórficos como los descritos en el punto 7.2.2.4 y constituidos por un solo quiasma. El número de bivalentes $t-m$ es menor al esperado en un 54% pues, el valor de la relación entre el número de bivalentes $t-m$ sobre el de bivalentes totales, comparado al que se esperaría es de 0,46. El índice de apareamiento en estos cruzamientos

TABLA 7.8.

Comportamiento meiótico y fertilidad en O. erosa, O. dispar,
O. rhombeo-ovata y en el trihíbrido entre estas especies.

2n	especies e híbridos	quiasmas totales	número de CMP con		índice de apareamiento	% de polen coloreado	CMP analizadas
			11r+11l(t-m)	9l+21l(t-t)			
			131				
12	<u>O. dispar</u>	7-12* 9,40 0,05				90	
12	<u>O. erosa</u> (x̄ de 2 individuos)	9-13 10,36				85	
14	<u>O. rhombeo-ovata</u> (x̄ de 7 individuos)	7-13 9,10					
12	<u>O. dispar</u> x <u>O. erosa</u> (256A)	7-10 8,22					
	(256A) x <u>O. rhombeo-ovata</u>						
	301	0-2 0,33 0,11	17				
		0-2 0,50 0,12	16	8		—	

* el número de quiasmas se expresa como el rango, la media y la desviación standard en el caso de los individuos y con el rango y la media en el caso de l promedio de varios individuos.

TABLA 7.9.

Comportamiento meiótico en los híbridos O. rhombeo-ovata x O. erosa, O. rhombeo-ovata x O. psoraleoides y en el trihíbrido O. rhombeo-ovata x (O. erosa x O. dispar).

	% de CMP con						Índice de* apareamiento	número de II (t-m) sobre número de IITotales *	
	13I	11I	9I	7I	6I	5I			2I
<u>O. rhombeo-ovata</u> x <u>O. erosa</u>	57	31	10	1		0,5	0,5	0,09	0,70
<u>O. rhombeo-ovata</u> x <u>O. psoraleoides</u>	61	25	10	3				0,08	0,70
<u>O. rhombeo-ovata</u> x <u>(O. erosa x O. dispar)</u> (trihíbrido)	63	31	6					0,06	0,46

* explicación de los índices , ver en el texto

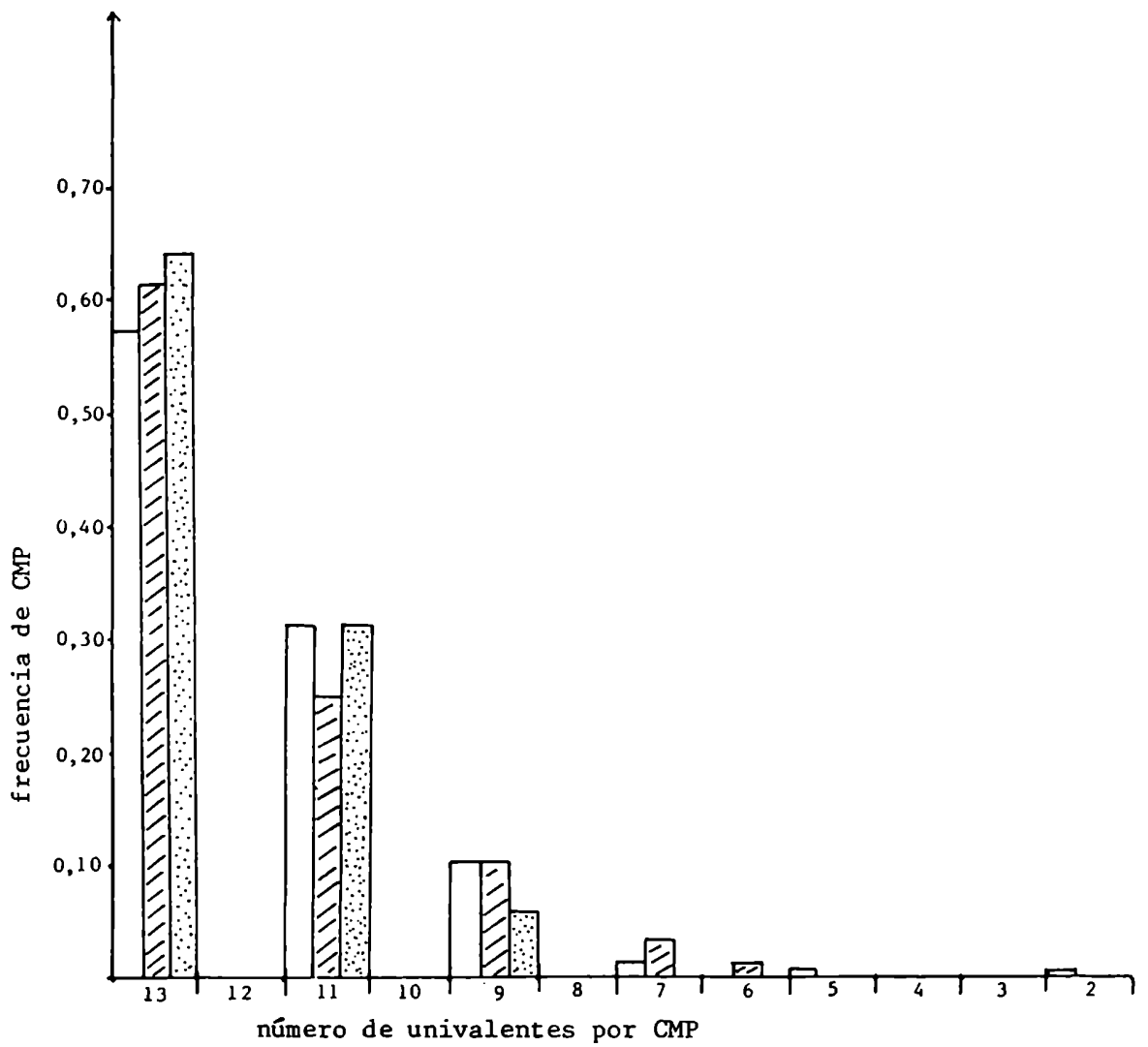


Fig. 7.5. Distribución de frecuencias de CMP con distinto número de univalentes en los híbridos: *O. erosa* x *O. rhombeo-ovata* (blanco); *O. psoraleoides* x *O. rhombeo-ovata* (rayado) y el trihíbrido (*O. erosa* x *O. dispar*) x *O. rhombeo-ovata* (punteado).

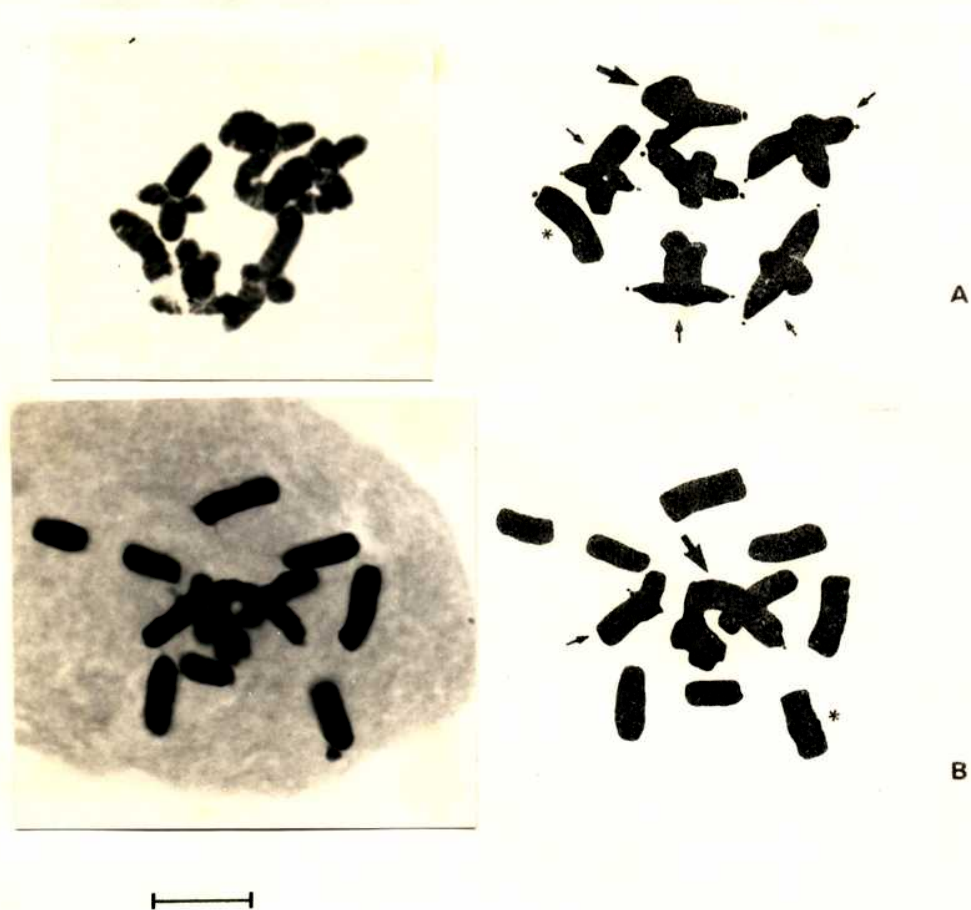


Fig. 7.6. Célula madre del grano de polen en metafase I de : A, híbrido entre O. erosa y O. rhombeo-ovata , $2n=13$ (1 sm + 12 st-t). En la misma se observan un trivalente t-sm-t (flecha gruesa), 4 bivalentes t-t (flecha fina) y un univalente (asterisco). Falta un univalente. B, híbrido entre O. psoraleoides y O. rhombeo-ovata, también con $2n=13$ cromosomas (2 sm + 12 t), en la cual se observan un trivalente t-sm-t , un bivalente t-t y 8 univalentes.

es de 0,06 y la fertilidad del 10%. También en estos híbridos se observó en las tetradas muchos núcleos de diferentes tamaños y micronúcleos.

De acuerdo a los resultados observados tanto en los híbridos entre O. psoraleoides x O. rhombeo-ovata y O. erosa x O. rhombeo-ovata, como en este trihíbrido, el comportamiento meiótico, aunque muy irregular es similar. La distribución de CMP con diferentes números de univalentes tiene valores semejantes en los tres híbridos, (Fig. 7.5). También es similar el índice de apareamiento y la frecuencia de bivalentes t-m en relación a la de bivalentes totales. Aunque estos dos últimos parámetros reflejan valores más bajos en el trihíbrido. Esto podría indicar que la afinidad de O. rhombeo-ovata es mayor con O. erosa y O. psoraleoides que con O. dispar, (Tabla 7.9).

El análisis meiótico de estos híbridos también demuestra la afinidad entre las tres especies con $2n=12$ cromosomas y la diferenciación por reordenamiento robertsoniano y cambio en el contenido de ADN entre estas tres especies y O. rhombeo-ovata.

7.2.2.7. (Oxalis psoraleoides x Oxalis rhombeo-ovata)

x

(Oxalis psoraleoides x O. rhombeo-ovata)

alotetraploide artificial

Como se mencionó en los puntos 7.2.2.4, 7.2.2.5 y 7.2.2.6, los híbridos con $2n=13$ cromosomas ($1m + 12t$ y st), producto del cruzamiento entre O. psoraleoides y O. erosa con O. rhombeo-ovata o el trihíbrido entre (O. erosa x O. dispar) x O. rhombeo-ovata, tienen meiosis muy irregulares y son casi totalmente infértiles. Mediante autopolinización de uno de estos ejemplares, producto del cruzamiento entre O. psoraleoides x O. rhombeo-ovata, se obtuvieron individuos en los cuales se encuentra duplicado el complemento cromosómico. Estos individuos, alotetraploides, probablemente tengan su origen a partir de la unión de dos gametas no reducidas. Se observa en ellos un aumento de la fertilidad y una regularización de la meiosis.

Cariotipo

El cariotipo de estos individuos está constituido por $2n=26$ cromosomas ($2m + 24t$). En metafase mitótica se pueden distinguir los cromosomas correspondientes a una y otra especie, (Fig. 7.7). Tanto los cromosomas metacéntricos como los 10 cromosomas telocéntricos más grandes, corresponden al complemento cromosómico de O. psoraleoides, y los 14 cromosomas telocéntricos más pequeños corresponden al complemento cromosómico de O. rhombeo-ovata.

Comportamiento meiótico

Con la duplicación cromosómica, se observa una regularización de la meiosis que se refleja en un aumento de la fertilidad con respecto a los híbridos de la F1. El índice de apareamiento, que en los híbridos de la F1 era de (0,081), en el aloploidio artificial analizado es de 0,71, pudiendo alcanzar un máximo de 1. Se observa un aumento en el apareamiento entre cromosomas y una disminución en el porcentaje de CMP con univalentes, (Tabla 7.10). No se observaron multivalentes posiblemente por la competencia intercromosómica ya que quedó demostrada la homeología entre los cromosomas de O. psoraleoides y los de O. rhombeo-ovata. La presencia de CMP con univalentes, pudo ser la causa de la gran cantidad de micronúcleos observados que en algunos casos llega a ser de 10 por tetrada, . La normalización de la meiosis en estos híbridos con respecto a los individuos de la F1, posibilita una segregación más normal de los cromosomas y probablemente sea la causa del aumento en la fertilidad observada, (55%).

7.3. Cruzamientos entre especies de la Sección Heterophyllum

Las especies de la Sección Heterophyllum que se cruzaron son: O. bupleurifolia y O. fritillariformis. Como se menciona en la Tabla 7.2, se utilizó en todos los cruzamientos a O. bupleurifolia como pie femenino. El único resultado obtenido hasta el presente, consiste en la formación de semillas con dificultades para la germinación. Ambas especies tienen un mismo cariotipo, pero se diferencian por el contenido de ADN.

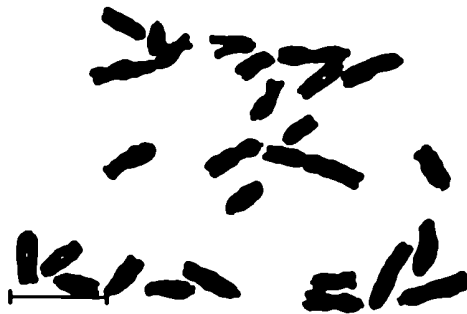


Fig. 7.7. Híbrido entre O. psoraleoides
 $2n=12(2\text{ sm} + 10\text{ t})$ y O. rhombeo-ovata,
 $2n=14\text{ t}$, autopolinizado con $2n=26$ cromosomas
($2\text{ sm} + 24\text{ t}$).

TABLA 7.10.

Comportamiento meiótico y fertilidad de O. psoraleoides, O. rhombeo-ovata y los híbridos de la F1 (diploides) y de la F2 (alotetraploides) producto del cruzamiento entre estas especies.

2n	especies e híbridos	número de CMP con					CMP analizadas	
		quiasmas totales	121I+2I	111I+4I	101I+6I	Índice de apareamiento		% de polen coloreado
12	<u>O. psoraleoides</u> (\bar{x} de 4 individuos)	7-12 8,50*				1	92	102
14	<u>O. rhombeo-ovata</u> (\bar{x} de 7 individuos)	7-13 9,10				1	95	
13	<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u> (29A)	0-2 0,45 0,16				0,08	19	117
26	<u>O. psoraleoides</u> x <u>O. rhombeo-ovata</u> (autopolinizado)	17-27 23,30 1,02	20	28	8	4	55	60

* el número de quiasmas se expresa con el rango y la media en el caso de los valores promedio y como el rango, la media y desviación standard en los individuos.

7.4. Cruzamientos entre especies de dos secciones diferentes

En un género tan multiforme como Oxalis no es fácil establecer las relaciones filogenéticas, ya que las múltiples adaptaciones ecológicas dificultan el establecimiento de éstas sobre bases morfológicas, por lo tanto la obtención de híbridos entre especies de diferentes secciones y el análisis meiótico de éstos, son de gran ayuda en el conocimiento de las posibles relaciones de parentesco.

Knuth (1930), menciona como seguras las relaciones que existen entre las especies de la sección Palamtifolia (S de Argentina y Chile), caracterizadas por tener una estructura subterránea rizomatosa, que sería una transición entre un rizoma propiamente dicho y un bulbo característico de las especies africanas y las americanas de las secciones Jonoxalis y Polyoxalis.

Por otro lado, las especies de hoja pinnada, pertenecientes todas a la sección Thamnoxys, estarían íntimamente relacionadas con aquellas de las secciones Holophyllum y Heterophyllum.

7.4.1. O. renifolia (Sec. Holophyllum) x O. linearis (Sec. Thamnoxys)

Oxalis renifolia, perteneciente a la Sección Holophyllum, se cruzó con O. cytisoides, O. frutescens y O. linearis pertenecientes a la sección Thamnoxys.

Solo se obtuvo descendencia en los cruzamientos realizados en ambas direcciones entre O. renifolia y O. linearis, (Tabla 7.2).

La diferencia morfológica más importante entre estas dos especies, que son características de las respectivas secciones a las cuales pertenecen, está dada en el tipo de hoja. O. linearis, tiene hoja pinnada trifoliolada con los folíolos basales angostamente elípticos y los superiores lineares. En cambio O. renifolia tiene hojas enteras o unifolioladas de forma arriñonada. Los híbridos de la F1 tienen una morfología intermedia y el número de folíolos por hoja varía entre 1 y 3, (Fig. 7.8).

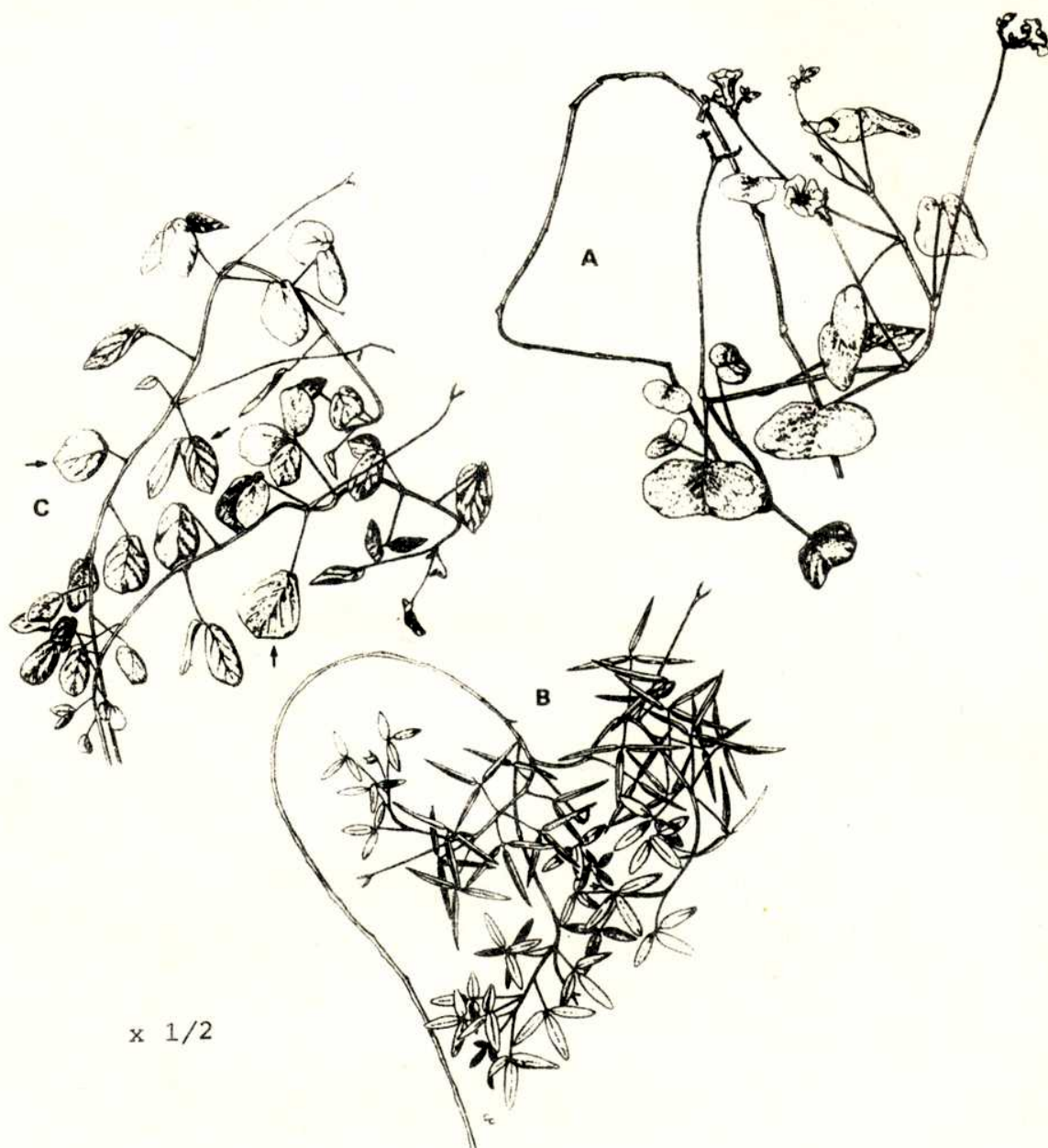


Fig. 7.8. Aspecto general de: A, O. renifolia con hoja entera característica de las especies de la sección Holophyllum; B, O. linearis con hoja pinada trifoliolada perteneciente a la sección Thamnoxys y C, el híbrido entre estas dos especies que tiene hojas con uno y dos folíolos (flechas) y con tres folíolos. Estos son más anchos que en O. linearis.

Cariotipo

A pesar de las diferencias morfológicas entre las dos especies, el cariotipo de éstas es muy similar, está constituido por $2n=12$ cromosomas pequeños entre metacéntricos y submetacéntricos. En los ejemplares híbridos, que también tienen $2n=12$ cromosomas m y sm , no se pueden diferenciar los cromosomas correspondientes a uno y otro padre.

Comportamiento meiótico

El individuo producto de este cruzamiento que se analizó, tiene un comportamiento meiótico muy regular, (Tabla 7.1 1). El número de quiasmas totales por CMP, 7,90, es similar al observado en O. linearis, 7,92, pero inferior al encontrado en O. renifolia, 9,08. También la media del número de quiasmas terminales, 7,1, es similar a la de O. linearis, 7,02, e inferior a la de O. renifolia, 8,40. Y también ocurre lo mismo con la media de bivalentes cerrados por CMP, que en el híbrido es de 2,50, en O. linearis es 2,32 y en O. renifolia, 3,02.

La única diferencia notable en el comportamiento meiótico del híbrido con respecto a lo observado en los padres es que si bien en aquellos no se observaron células con univalentes, en el híbrido se observó un 60% de células con 2 univalentes.

7.4.2. Oxalis bupleurifolia (Sec. Heterophyllum) x Oxalis sp. N° 2 (Sec. Thamnoxys)

La especie Oxalis sp. N° 2 se cruzó con O. bupleurifolia de la Sección Heterophyllum y con Oxalis neuwiedii que también pertenece a la Sección Thamnoxys. Solo se obtuvieron resultados en el cruzamiento con la especie de distinta sección.

A pesar de las diferencias morfológicas ya que carece de hoja y solo tiene filodios, O. bupleurifolia comparte con Oxalis sp. N° 2 un mismo número de cromosomas y de morfología similar. En cambio la especie O. neuwiedii se diferencia de éstas tanto por el número como por la morfología de los cromosomas.

TABLA 7.11.

Comportamiento meiótico y fertilidad en O. linearis, O. renifolia y en un híbrido entre estas especies.

2n	especies e híbridos	quiasmas totales por CMP	quiasmas terminales por CMP	quiasmas termi- nales Ct**	número de II cerrados por CMP	# de CMP	# de polen coloreado	CMP analiza- das
12	<u>O. linearis</u> (\bar{x} de 2 individuos)	6-11 7,92*	3-11 7,02	0,88	0-5 2,32*	0	95	50
12	<u>O. renifolia</u> (\bar{x} de 2 individuos)	6-11 9,08	3-11 8,40	0,92	0-5 3,02	0	97	50
12	<u>O. linearis</u> x <u>O. renifolia</u> (273A)	6-9 7,90 0,38	4-9 7,10 0,5	0,90	1-4 2,50	60	96	25

* el número de quiasmas se expresa como el rango y la media en el caso de promedio de individuos y como el rango la media y la desviación standard en el individuo.

** coeficiente de quiasmas terminales.

La morfología de los híbridos adultos, obtenidos mediante cultivo in vitro de embriones, es intermedia a la observada en ambos padres. Si bien estos tienen hojas trifolioladas, se observó que los pecíolos están aplanados, (Fig. 7.9).

Cariotipo

Mediante el análisis de los cromosomas mitóticos, se pueden diferenciar los cromosomas correspondientes a una y otra especie en el cariotipo de los híbridos. Por el largo de los brazos y el tamaño de los cromosomas, se pueden diferenciar los cromosomas correspondientes a los pares 1 a 4 de una y otra especie, y por el tamaño se pueden diferenciar los cromosomas correspondientes al par 5° de ambas especies, (Fig. 7.10). Los cuatro cromosomas st, y el cromosoma m más grande corresponden al complemento cromosómico de Oxalis sp. N° 2. Los cuatro cromosomas t y el cromosoma m, más chico, corresponde al complemento cromosómico de O. bupleurifolia.

Comportamiento meiótico

El comportamiento meiótico de los cromosomas del híbrido es altamente irregular. En el individuo analizado se observó que la mayoría de las CMP analizadas tienen 10 univalentes y solo unas pocas, el 11% tienen un bivalente formado por un quiasma y 8 univalentes, (Fig. 7.10). No fue posible determinar exactamente cual es el par de cromosomas apareados correspondientes al bivalente de cada CMP pero por el tamaño de los mismos es evidente que no siempre corresponde al mismo par de cromosomas. La determinación de la fertilidad mediante la tinción con azul de algodón indica que este híbrido es totalmente infértil, (Tabla 7.12).

7.5. Observaciones generales

Aparte de los resultados obtenidos en los cruzamientos entre las especies de la sección *Thamnoxys* y especies de secciones afines, que destacan las relaciones cromosómicas entre las mismas, a partir del comportamiento meiótico de los respectivos híbridos, es importante destacar algunas observacio-

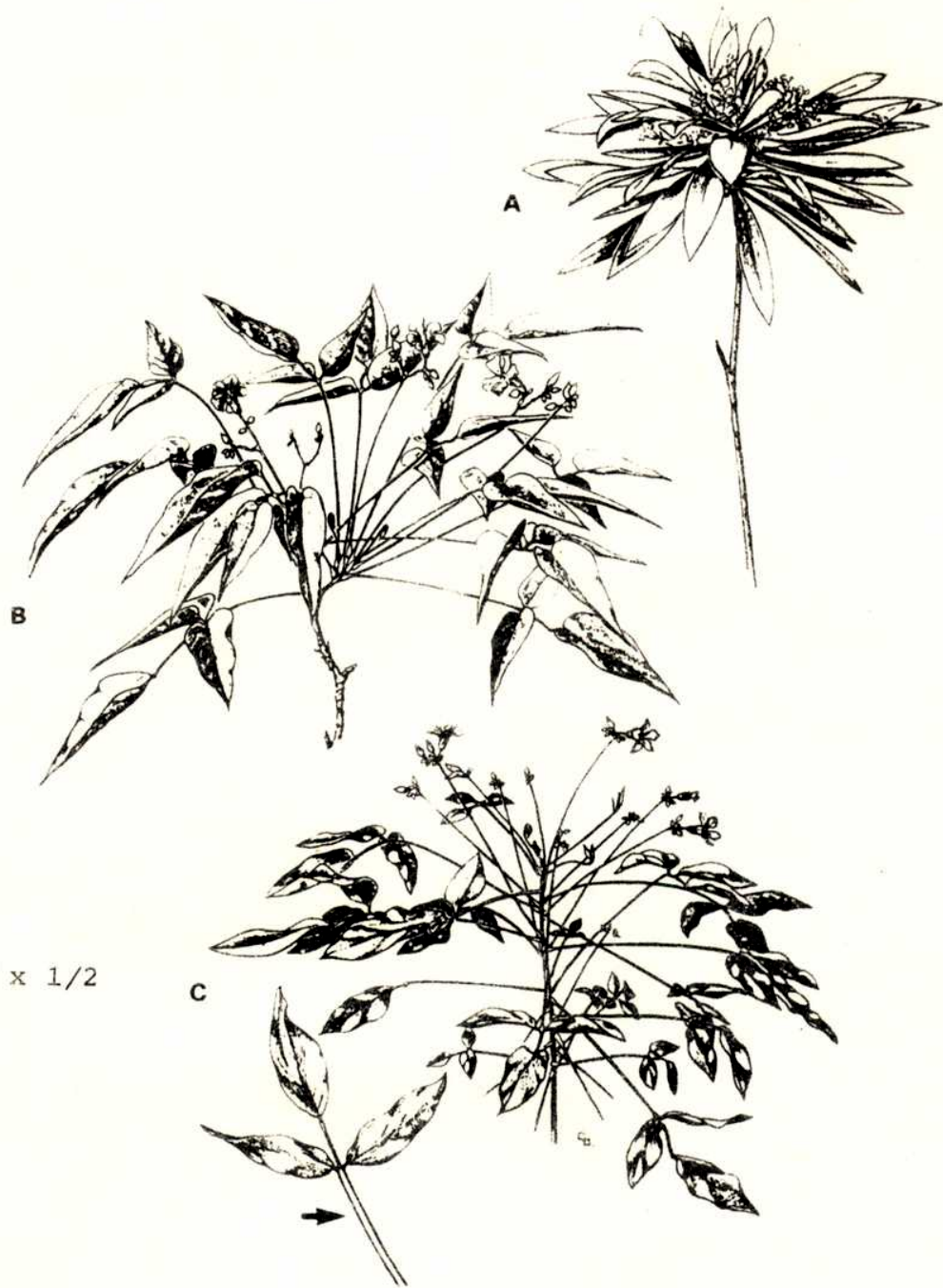


Fig. 7.9. Aspecto general de: A, *O. bupleurifolia* que presenta un desarrollo filodial de los pecíolos y no tiene lámina; B *Oxalis* sp N° 2 que tiene hoja pinada trifoliolada, típica de las especies de la sección *Thamnoxys*; C híbrido entre aquellas dos especies que si bien tiene hoja pinada trifoliolada, se observa un ensanchamiento de los pecíolos (flecha).

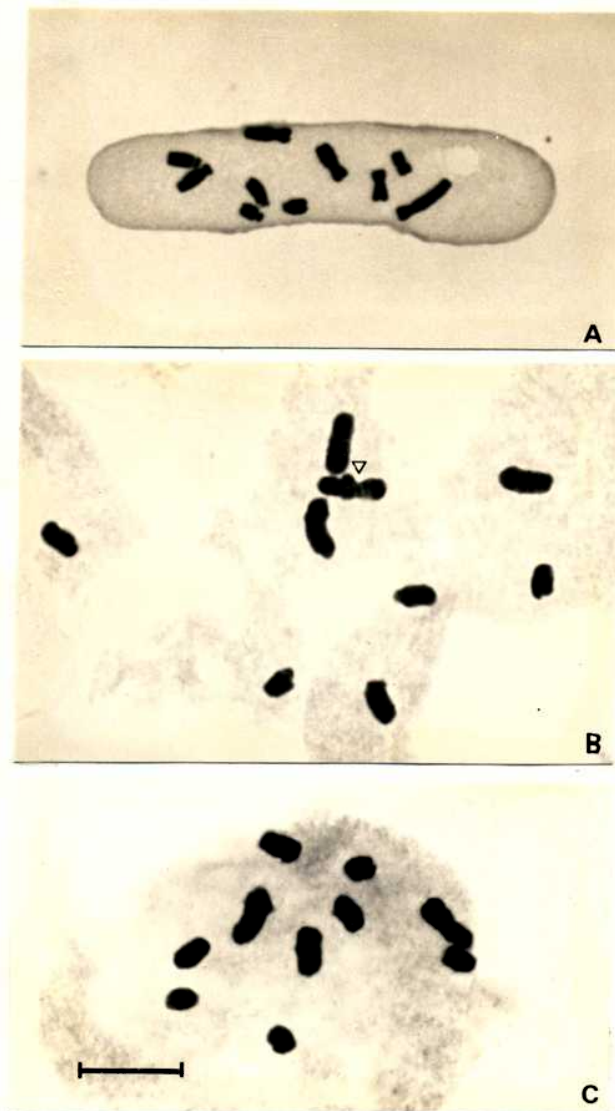


Fig. 7.10. Híbrido entre *O. bupleurifolia*, $2n=10$ y *Oxalis* sp N° 2, $2n=10$. A, cromosomas mitóticos, donde por la morfología se pueden diferenciar los cromosomas correspondientes a una y otra especie. B y C metafase I del híbrido. B, 1III t-t (heteromórfico) ∇ y 8I. En C se observan 10 univalentes.

TABLA 7.12

Comportamiento meiótico y fertilidad de O. bupleurifolia, Oxalis sp N°2 y de un híbrido entre estas especies.

2n	especies e híbridos	quiasmas totales	% de CMP con 10I	% de polen coloreado	CMP anali- zadas
10	<u>O. bupleurifolia</u> (\bar{x} de 2 individuos)	5-9 6,94*	0	89	50
10	<u>Oxalis</u> sp N°2 (\bar{x} de 2 individuos)	5-8 5,56		91	
10	<u>O. bupleurifolia</u> x <u>Oxalis</u> sp N°(268A)	0-1 0,13 0,04	71	0	52

* el número de quiasmas se expresa como el rango y la media en el caso de promedio de individuos y como el rango la media y la desviación standard en el caso del híbrido.

nes generales.

En la Tabla 7.2., se describen los resultados de los cru-
zamientos realizados entre las especies de Oxalis de las sec-
ciones Thamnoxys, Heterophyllum y Holophyllum, estos son resu-
midos en la Tabla 7.13. Al observar ésta surge a primera vis-
ta que de los 44 cruzamientos diferentes realizados, aquellos
en los cuales se obtuvieron resultados positivos, el tamaño
de los cromosomas o el contenido de ADN, de las especies cru-
zadas es similar, (Tabla 7.13). Otra observación interesante
es que de los 13 cruzamientos realizados entre especies con
cromosomas grandes, en el 69% (9 cruzamientos) de los casos
se obtuvieron resultados positivos y de 16 cruzamientos dife-
rentes realizados entre especies con cromosomas chicos, se ob-
tuvieron resultados solamente en el 6% (1 cruzamiento) de los
casos. Esto podría indicar que existen barreras al intercam-
bio génico más eficientes entre estas últimas especies que en
aquellas con mayor contenido de ADN o cromosomas más grandes.

TABLA 7.13.

Resumen de los cruzamientos entre especies de las secciones *Thamnoxys*, *Heterophyllum* y *Holophyllum* (extractado de la Tabla t.2.).

	gde x gde*	med x med	ch x ch	gde x med	gde x ch	ch x med
número de cruzamientos realizados	9	3	16	6		
cruzamientos con resultados positivos	8	2	6	0	0	0
cruzamientos con obtención de semillas	8		3			
cruzamientos con obtención de híbridos	8					

* referencia al contenido de ADN por genoma haploide de las especies parentales: ch (entre 1,13 y 1,75 pg); med (entre 2,30 y 6,50 pg); gde (entre 9,52 y 16,50 pg)

CAPITULO 8

ASOCIACION ENTRE EL CONTENIDO DE ADN Y ALGUNOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

Existen numerosos ejemplos en la literatura sobre la correlación entre el contenido de ADN y el tamaño de los cromosomas (Rothfels et al., 1966; Taper y Grant, 1972; Bennett et al., 1982; etc.). En los capítulos 4 y 5 también se mostró que esta correlación existe tanto entre las especies de la sección Thamnoxys y especies afines, como entre las especies afines a O. amara de la Sección Clematodes y especies afines.

Por otra parte, se encontró una correlación significativa entre la variación del contenido de ADN entre especies y la variación de un mismo caracter morfológico, fisiológico y/o fenológico, también a nivel interespecífico. Por ejemplo Vant off. et al. (1966) encontró una correlación positiva y significativa entre el contenido de ADN y el tiempo mínimo del ciclo celular en plantas diploides. Posteriormente Bennett (1971 y 1972) mostró que entre el contenido de ADN y la duración de la meiosis existe una correlación positiva altamente significativa. También Bennett encontró que el contenido de ADN está asociado con el tiempo mínimo de generación en plantas (1972) que sería lo que determinaría la distribución latitudinal de plantas naturales y cultivadas (Bennett, 1976).

También se observó correlación entre ciertos caracteres como tamaño de los granos de polen, masa de semillas, etc. cuya variación parece estar asociada con la variación en el contenido de ADN nuclear. Paroda y Rees, (1971), describen una correlación positiva y significativa entre el tamaño de los núcleos en interfase y el contenido de ADN entre especies relacionadas de Sorghum. También se observó correlación entre el volumen de los granos de polen maduros y el contenido de ADN en gramíneas (Bennett, 1973) y entre el contenido de ADN y el peso de las semillas en Crepis (Jones y Brown, 1976) y entre especies de Vicia (Davies, 1977). El efecto del contenido nuclear, que afecta el control del fenotipo, y que aparentemente tendría valor adaptativo, es denominado por Bennett (1971), efecto nucleotípico, para distinguirlo de aquellos efectos controlados por el genotipo.

Como en el género Oxalis y muy especialmente en las especies de la sección Thamnoxys se encuentra una amplísima variación en el contenido de ADN entre especies filogenéticamente relacionadas, se comparó la variación en el contenido de ADN nuclear medido en el meristema radicular con algunas características morfológicas. Los parámetros morfológicos estudiados son los tamaños de los núcleos interfásicos, de las células oclusivas de los estomas foliares, de los óvulos y de los granos de polen maduros, también se midió la masa de las semillas.

El objetivo de este análisis es obtener más información sobre la posible influencia de la variación del nucleotipo en el fenotipo y de esta forma entender mejor cual podría ser el efecto de esta variación en el origen y diversificación de las especies estudiadas.

8.1. Variación en el contenido de ADN y en el tamaño nuclear

Se compararon mediante un análisis de la regresión, los valores de contenido de ADN en picogramos de los núcleos 2C, con los valores estimados de tamaño de los núcleos medidos en unidades arbitrarias, (capítulo 2) para 16 especies y una variedad de la sección Thamnoxys.

Los resultados ordenados de acuerdo al orden creciente en el contenido de ADN son presentados en la Tabla 8.1. La cantidad de ADN por núcleo varía en un rango entre 1,76 y 33,01 Pg y el tamaño de los núcleos interfásicos entre 126 y 522 unidades arbitrarias (ua).

Al realizar el análisis de la regresión de las variaciones en las mediciones de contenido de ADN y tamaño nuclear observado en cada especie, se observó que ambos parámetros estaban significativamente correlacionados $P < 0,001$, (Tabla 8.1, columna 4). Cuando este análisis se efectuó a nivel interespecífico, la correlación también fue positiva y muy significativa ($r=0,89$, $P < 0,001$) y la distribución se ajusta a una función lineal, (Fig. 8.1). A pesar que las correlaciones, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico son significativas, existen excepciones a esta proporcionalidad. Por

TABLA 8.1.

Contenido de ADN en picogramos y tamaño de núcleos en unidades arbitrarias (ua), para 16 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys.

	contenido de ADN en pg.	tamaño del núcleo interfásico en unidades arbitrarias	coeficiente de correlación (r) por especie, P 0,01
<u>Oxalis</u> sp N ² 1	1,76 [±] 0,25	167 [±] 11	0,89
<u>O. linearis</u>	2,27 [±] 0,26	162 [±] 20	0,62
<u>O. sepium</u>	2,33 [±] 0,32	178 [±] 21	0,62
<u>O. frutescens</u>	2,36 [±] 0,04	169 [±] 22	0,80
<u>O. hedysarifolia</u>	2,60 [±] 0,32	126 [±] 09	0,97
<u>O. glaucifolia</u>	2,96 [±] 0,26	132 [±] 04	0,95
<u>O. cratensis</u>	3,50 [±] 0,16	189 [±] 16	0,90
<u>O. barrelieri</u>	5,02 [±] 0,35	320 [±] 04 (4x)	0,89
<u>O. sellowii</u>	7,66 [±] 0,69	241 [±] 24 (6x)	0,89
var. <u>diversifolia</u>			
<u>Oxalis</u> sp N ² 2	9,50 [±] 1,23	199 [±] 32	0,81
<u>O. hassleri</u>	10,49 [±] 0,89	292 [±] 29	0,73
<u>O. newiedii</u>	13,00 [±] 1,35	277 [±] 26	0,75
<u>O. sellowii</u>	14,96 [±] 1,08	478 [±] 14 (12x)	0,95
var. <u>latifolia</u>			
<u>O. rhombo-ovata</u>	19,04 [±] 1,59	366 [±] 57	0,87
<u>O. erosa</u>	26,20 [±] 2,08	366 [±] 15	0,76
<u>O. psoraleoides</u>	27,29 [±] 2,08	404 [±] 45	0,86
<u>O. dispar</u>	33,01 [±] 2,34	511 [±] 25	0,98

* estos valores corresponden al coeficiente de correlación encontrado en cada especie entre el contenido de ADN y el tamaño de los núcleos entre 75 núcleos meristemáticos de raíz.

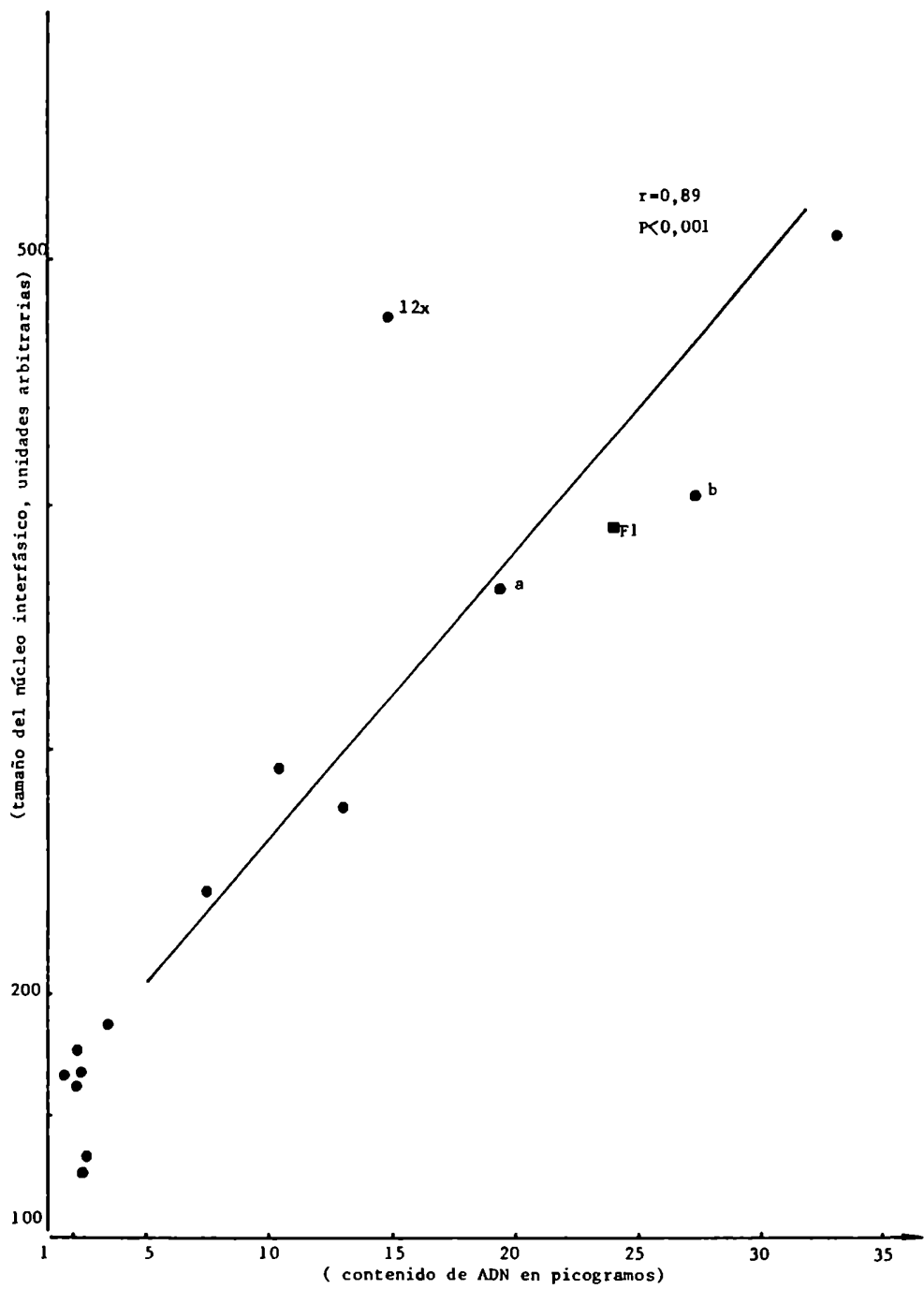


Fig. 8.1. Tamaño de los núcleos en función del contenido de ADN para 16 especies y una variedad de *Oxalis* sección *Thamnoxys*, (Tabla 8.1). a: *O. rhombeo-ovata* ; b: *O. psoraleoides*; F1 y F2 híbridos diploide y tetraploide respectivamente entre a y b.

ejemplo los núcleos de O. erosa y O. rhombeo-ovata poseen el mismo tamaño pero un contenido de ADN significativamente diferente. Las especies poliploides, por otro lado también tienen un tamaño de núcleo superior al que se esperaría de acuerdo al contenido de ADN. Estas excepciones podrían reflejar las limitaciones en la medición de ambos parámetros, sobre todo del tamaño nuclear, ya que estos podrían variar su tamaño original según la presión a que se someta durante la elaboración de los preparados. Una segunda posibilidad que explicaría esta aparente contradicción de encontrar núcleos de igual tamaño con diferente contenido de ADN sería que el tamaño del mismo no solo está determinado por el contenido de ADN, sino también por el nivel de hidratación de la cromatina, el contenido proteico etc. (Nagl, 1978). También puede deberse a que el tamaño del núcleo no solo está determinado por el contenido de ADN, sino por el grado de plegamiento controlado por proteínas, control génico, que en definitiva determina el tamaño del núcleo, (Cavalier-Smith, 1982).

8.2. Variación en el contenido de ADN y en el tamaño de las células oclusivas de los estomas foliares

Se comparó el contenido de ADN nuclear de células interfásicas de raíz (2C) medida en picogramos, con el tamaño de los estomas foliares en mm^2 , (capítulo 2) de 16 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys.

En la Tabla 8.2, se exponen los resultados de este análisis, ordenados de acuerdo al orden creciente en el contenido de ADN.

En el análisis de la regresión se encontró que existe una correlación positiva y muy significativa del tamaño de los estomas en función del contenido de ADN ($r=0,86$, $P < 0,001$). No obstante al observar la tabla se aprecian excepciones. Algunas de éstas pueden deberse a errores en la medición, pero en el caso de la entidad dodecaploide, la diferencia es muy grande como para atribuirla a esta causa. El valor del tamaño de estomas de O. sellowii var. latifolia ($2n=72$) es casi como aquel de O. erosa, a pesar de que esta especie, diploide, tiene casi

TABLA 8.2.

Contenido de ADN en picogramos y tamaño de estomas foliares en mm^2 para 16 especies y una variedad de Oxalis, sección Thamnoxys.

especie		conetnido de ADN en pg.	tamaño de estomas en $\text{mm}^2 \times 10^{-4}$
<u>Oxalis</u> sp N ^o 1	10	1,76 [±] 0,25	2,32 [±] 0,09
<u>O. linearis</u>	12	2,27 [±] 0,26	4,33 [±] 0,14
<u>O. sepium</u>	12	2,33 [±] 0,32	2,19 [±] 0,03
<u>O. frutescens</u>	12	2,36 [±] 0,04	3,52 [±] 0,86
<u>O. hedyсарifolia</u>	12	2,60 [±] 0,32	4,00 [±] 0,21
<u>O. glaucifolia</u>	12	2,96 [±] 0,26	5,22 [±] 0,15
<u>O. cratensis</u>	12	3,50 [±] 0,16	4,06 [±] 0,09
<u>O. barrelieri</u>	24	5,02 [±] 0,35	4,06 [±] 0,12
<u>O. sellowii</u>			
var. <u>diversifolia</u>	36	7,66 [±] 0,69	5,91 [±] 0,30
<u>Oxalis</u> sp N ^o 2	10	9,50 [±] 1,23	3,68 [±] 0,23
<u>O. hassleri</u>	12	10,49 [±] 0,89	4,20 [±] 0,11
<u>O. neuwiedii</u>	12	13,00 [±] 1,35	7,61 [±] 0,17
<u>O. sellowii</u>			
var. <u>latifolia</u>	72	14,96 [±] 1,08	12,52 [±] 0,16
<u>O. rhombo-ovata</u>	14	19,04 [±] 1,59	7,96 [±] 0,22
<u>O. erosa</u>	12	26,20 [±] 2,08	12,62 [±] 0,50
<u>O. psoraleoides</u>	12	27,29 [±] 1,29	10,80 [±] 0,84
<u>O. dispar</u>	12	33,01 [±] 2,34	11,07 [±] 0,53

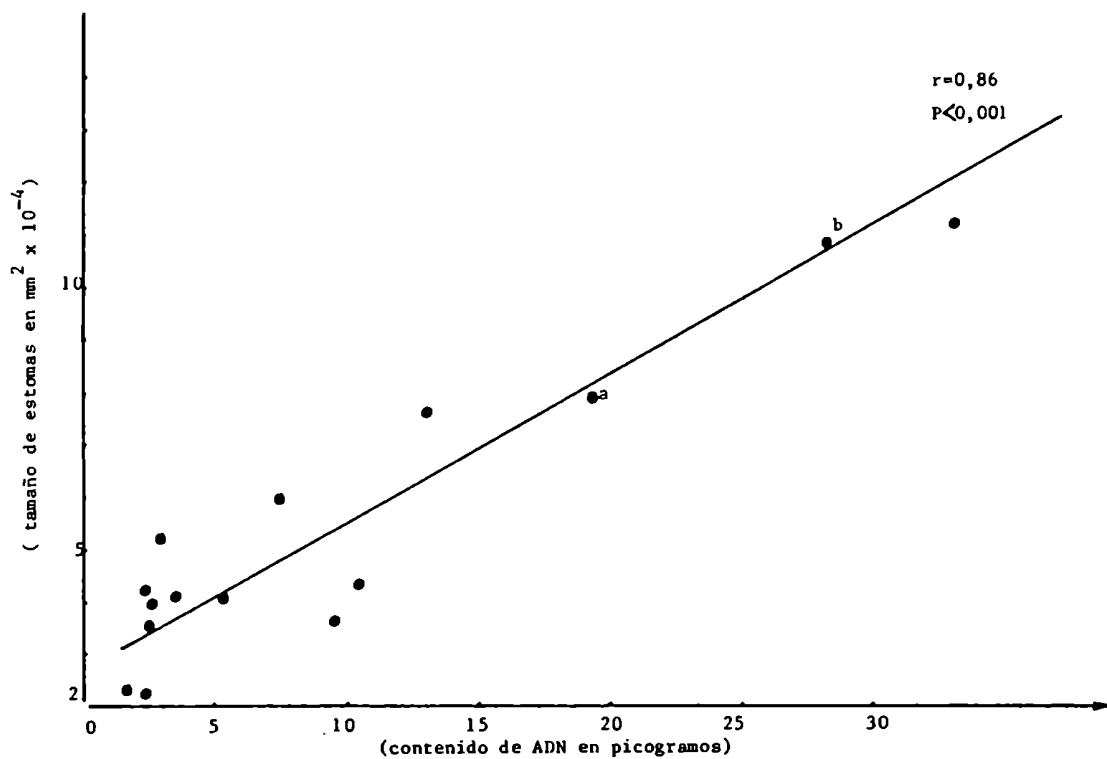


Fig. 8.2 Tamaño de estomas foliares en función del contenido de ADN en 16 especies y una variedad de *Oxalis* secc. *Thamnoxys* a: *O. rhombeo-ovata*; b: *O. psoraleoides*; F1 y F2 híbridos diploide y tetraploide respectivamente entre a y b.

el doble del contenido de ADN. Al efectuar el análisis de la regresión para las especies diploides solamente, excluyendo a las poliploides, se observa un coeficiente de correlación más alto, siendo mejor el ajuste a una función lineal ($r=0,93$, $P < 0,001$). Mediante una prueba de bondad de ajuste, χ^2 , se comprobó si el punto correspondiente a la entidad docecaploide está incluido en la curva de regresión de las especies diploides y se encontró que ésta tiene valores significativamente diferentes de lo esperado, de tamaño de estomas, según la recta de regresión de las especies diploides, ($P < 0,001$), (Fig. 8.2).

8.3. Variación en el contenido de ADN, en el peso de las semillas y en el tamaño de los óvulos maduros

Entre las especies de la sección *Thamnoxys* existen diferencias en el número de semillas por fruto y en el peso de las mismas. En algunos casos la disminución en el número de semillas por fruto está acompañado por un aumento del tamaño de las mismas. Pero también existen especies con dos semillas pequeñas por lóculo, de igual tamaño que aquellas observadas en las especies pluriseminadas. Pero aquellas especies con semillas grandes tienen en todos los casos estudiados hasta ahora, frutos pausiseminados, (Tabla 8.3).

Bennett (1973), encontró relación entre la masa de las semillas y el contenido de ADN en *Vicia*, Jones y Brawn (1976), también observaron una asociación entre el peso de las semillas y el contenido de ADN en 16 especies de *Crepis*. Davies (1977), trabajando con *Vicia* encontró que a pesar de que existe una relación entre el contenido de ADN y la masa de las semillas, la variación de este último parámetro está más significativamente relacionado con el número de células que con el aumento del tamaño de las mismas.

En *Oxalis* se observó no solo variación interespecífica en el peso de las semillas, (Fig. 8.3) sino también en el tamaño de los óvulos maduros, (Fig. 8.4), como así también en el número de los mismos por carpelo. Mediante análisis de la regresión se analizó si el tamaño de los óvulos y el número de éstos por carpelo, están relacionados con el contenido de ADN

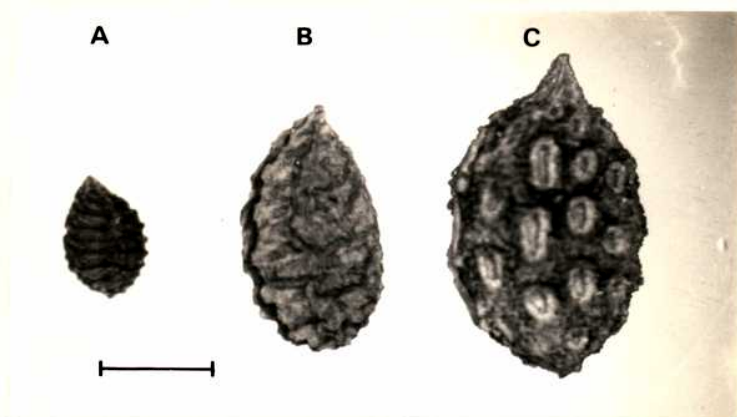


Fig. 8.3. Semillas de : A, O. glaucifolia (2,50 gr. x 10^{-4} y 2,96 pg.); B, O. neuwiedii (23,33 gr. x 10^{-4} y 13 pg.) y C, O. erosa (39 gr. x 10^{-4} y 26, 20 pg.). Entre paréntesis la masa promedio por semilla y el contenido de ADN nuclear para cada especie.

*Escala un milímetro.

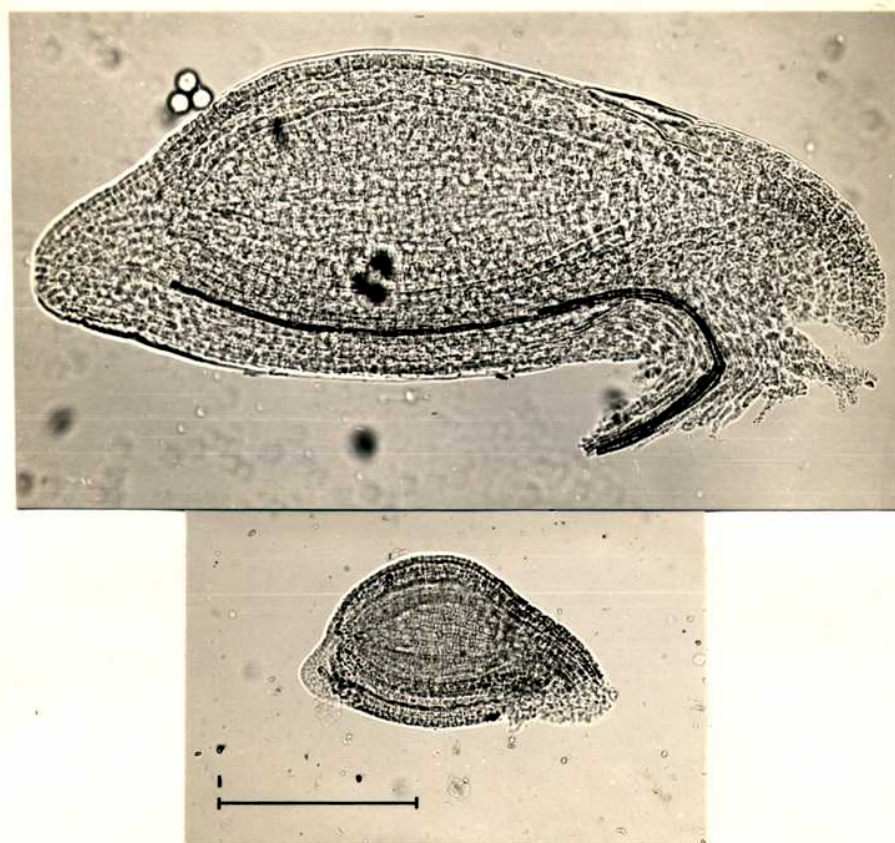


Fig. 8.4. Ovulos maduros de :A, *O. dispar* ($34,40 \text{ mm}^2 \times 10^{-4}$ y $33,01 \text{ pg.}$) y B, *O. glaucifolia* ($5,61 \text{ mm}^2 \times 10^{-4}$ y $2,96 \text{ pg.}$).

Entre paréntesis la estimación del tamaño de los óvulos y el contenido de ADN nuclear de cada especie.

*Escala 75 micrones.

TABLA 8.3.

Contenido de ADN, tamaño y número de óvulos por carpelo y masa de las semillas en 15 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys.

	contenido de ADN en pg.	tamaño de óvulos en $\text{mm}^2 \times 10^{-4}$	peso de semillas* en gramos $\times 10^{-4}$	número de óvulos por carpelo
<u>O. linearis</u>	12	2,27 [±] 0,26	6,11 [±] 0,17	2
<u>O. sepium</u>	12	2,33 [±] 0,32	5,23 [±] 0,25	2
<u>O. frutescens</u>	12	2,36 [±] 0,26	5,61 [±] 0,28	3
<u>O. hedyarifolia</u>	12	2,60 [±] 0,32	4,13 [±] 0,18	2
<u>O. glaucifolia</u>	12	2,96 [±] 0,26	5,61 [±] 0,08	4
<u>O. cratensis</u>	12	3,50 [±] 0,16	5,08 [±] 0,10	2
<u>O. barrelieri</u>	24	5,02 [±] 0,10	6,38 [±] 0,10	2
<u>O. sellowii</u>	36	7,66 [±] 0,69	12,53 [±] 0,28	2
var. <u>diversifolia</u>			14,28	
<u>Oxalis</u> sp N°2	10	9,50 [±] 1,23	13,62 [±] 0,32	1
<u>O. hassleri</u>	12	10,49 [±] 0,89	11,45 [±] 0,34	2
<u>O. newiedii</u>	12	13,00 [±] 1,35	21,00 [±] 0,71	1
<u>O. sellowii</u>	72	14,96 [±] 1,08	12,40 [±] 0,32	2
var. <u>latifolia</u>				
<u>O. rhombo-ovata</u>	14	19,04 [±] 1,59	21,66 [±] 0,82	1
<u>O. erosa</u>	12	26,20 [±] 2,08	26,70 [±] 0,35	1
<u>O. psoraleoides</u>	12	27,29 [±] 2,08	21,83 [±] 0,52	1
<u>O. dispar</u>	12	33,01 [±] 2,34	34,40 [±] 0,43	1

* promedio de 30 semillas por especie

y en qué forma. También se analizó si el peso de las semillas está relacionado con el contenido de ADN y por último si el peso de éstas está relacionado con el tamaño de los óvulos.

8.3.1. Variación en el tamaño de los óvulos y en el contenido de ADN

Se comparó la variación interespecífica en el tamaño de los óvulos maduros con el del contenido de ADN en 15 especies y una variedad de Oxalis de la sección Thamnoxys, (Tabla 8.3). El rango de variación en el tamaño de los óvulos varía entre 6,11 y 34,4 $\text{mm}^2 \times 10^{-4}$ y la del contenido de ADN entre 2,27 y 33,01 pg. Mediante el análisis de la regresión se confirmó que estos dos parámetros están correlacionados significativamente ($r=0,96$, $P < 0,005$) y que la distribución de puntos se ajusta a una función lineal, (Fig. 8.5).

8.3.2. Variación en el contenido de ADN y el peso de las semillas

En la Tabla 8.3, se describen el peso de las semillas para 9 especies diploides y 2 poliploides de Oxalis sección Thamnoxys. Como puede verse el orden creciente en el peso de las semillas de 6,50 a 30g $\times 10^{-4}$, se corresponde con el orden creciente en el contenido de ADN. Se realizó un análisis de la regresión entre los dos parámetros y se encontró una correlación positiva y muy significativa ($r=0,96$, $P < 0,001$). En la Fig. 8.6, se grafica la dispersión de puntos y la curva de distribución que representa la regresión lineal del peso de las semillas en función del contenido de ADN.

8.3.3. Variación en el contenido de ADN y el número de óvulos por carpelo.

En la Tabla 8.3, también se describe el número de óvulos por carpelo para cada especie. Al realizar el análisis de la regresión entre el número de óvulos por carpelo y el contenido de ADN y entre el número de óvulos por carpelo y el tamaño de los óvulos, se encontraron correlaciones negativas y muy sig-

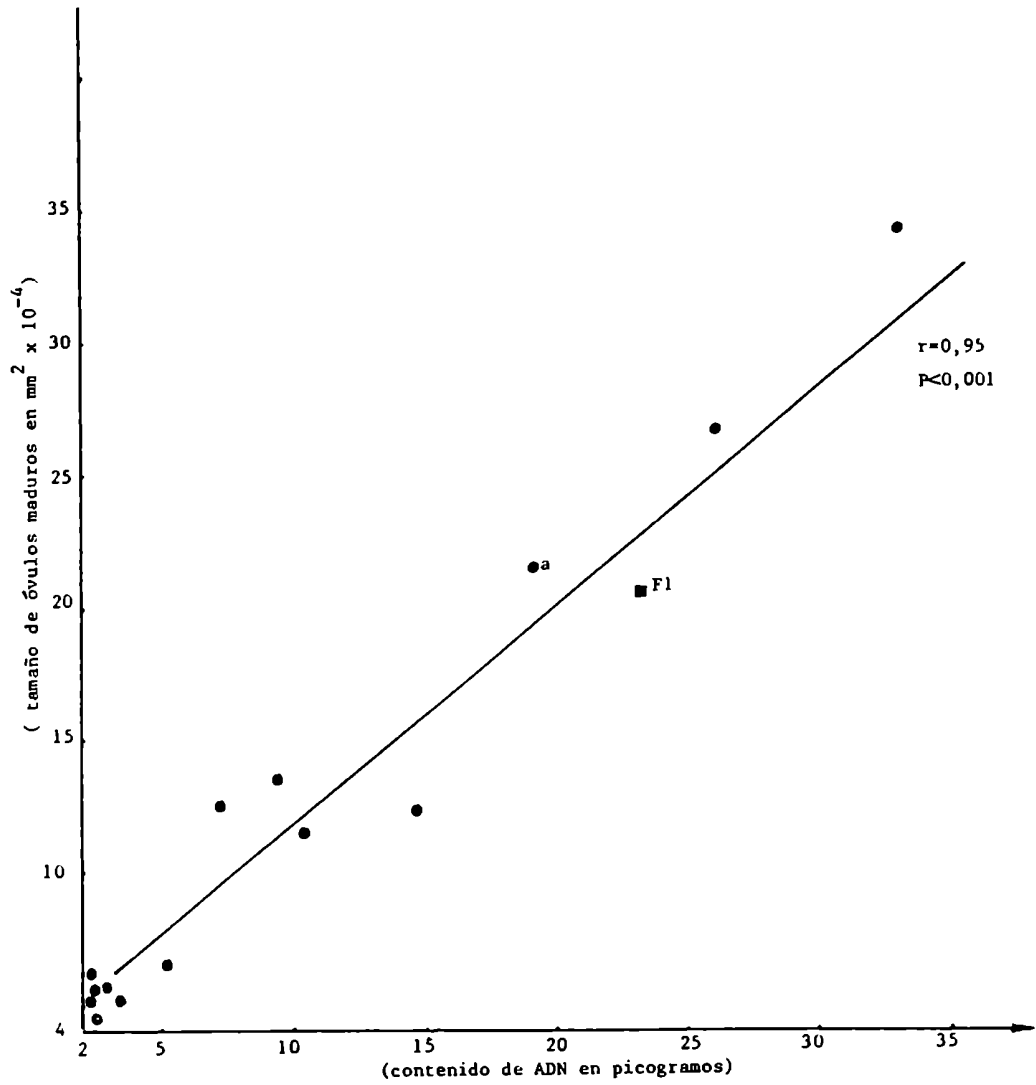


Fig. 8.5 Tamaño de óvulos maduros en función del contenido de ADN en 15 especies y una variedad de Oxalis secc. Thamnoxys. a:O. rhombeo-ovata; b:O. psoraleoides; F1 y F2: híbridos diploide y tetraploide respectivamente entre a y b.

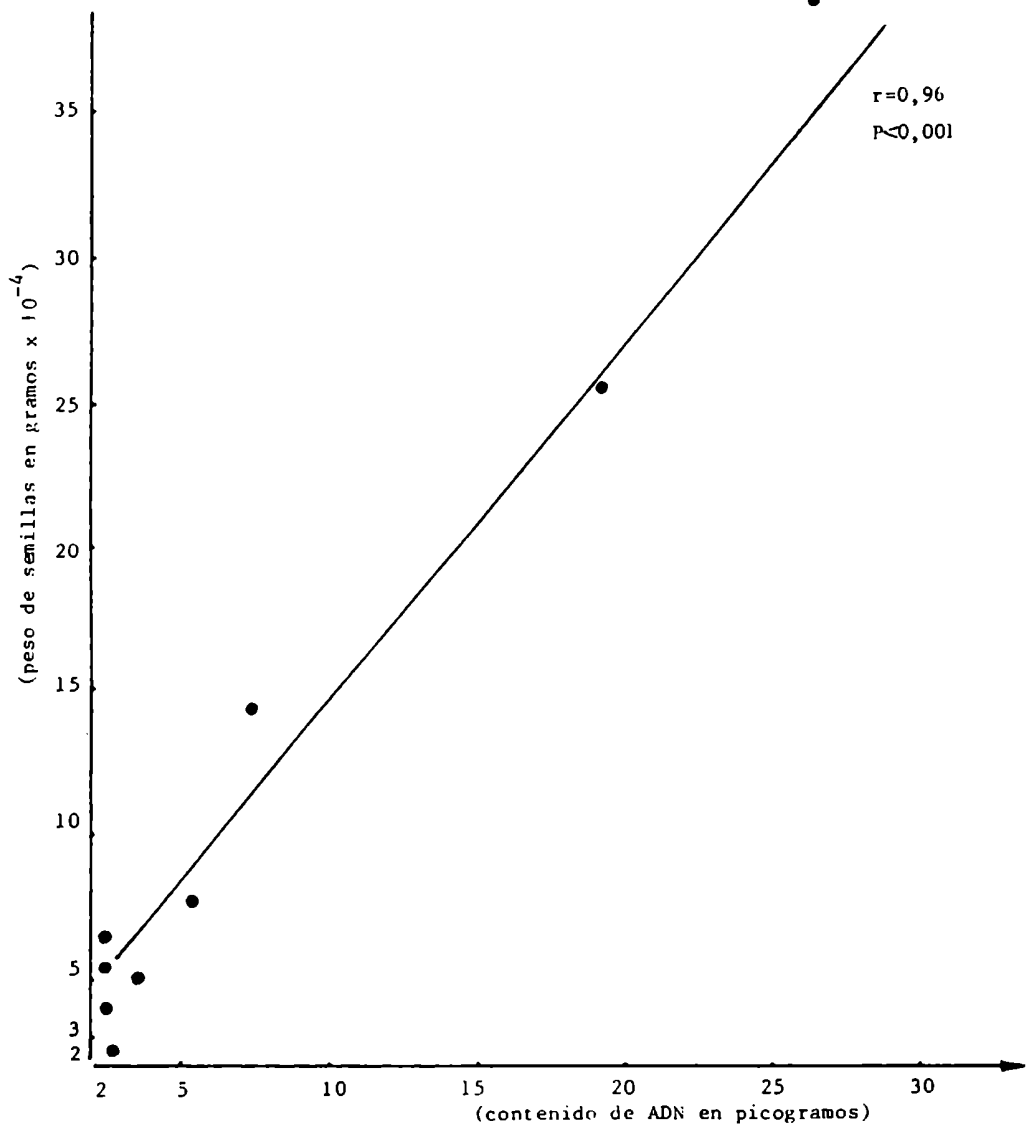


Fig. 8.6. Masa de semillas en función del contenido de ADN en 11 especies de Oxalis secc. Thamnoxys (tabla 8.3).

nificativas cuyos valores de r son respectivamente $-0,70$ y $-0,75$ ($P < 0,005$). Así se demuestra no solo que existe relación entre el contenido de ADN y el tamaño de los óvulos sino también con el número de los mismos por carpelo. Aunque en este segundo caso la relación es negativa.

8.3.4. Variación en el tamaño de los óvulos y en el peso de las semillas

Con el propósito de conocer si el tamaño del óvulo maduro tiene relación con el peso de las semillas, se realizó un análisis de la regresión con aquellas especies de las cuales se disponía de semillas.

Utilizando los datos que aparecen en la Tabla 8.3, para 11 especies diploides y poliploides, se realizó el análisis de la regresión del peso de las semillas en función del tamaño de los óvulos maduros. Se determinó un coeficiente de correlación positivo y muy significativo ($r=0,96$, $P < 0,001$) y una distribución de puntos que se ajustan a una función lineal, (Fig. 8.7). Por lo tanto, el tamaño de las semillas en Oxalis sección Thamnoxys estaría determinado, entre otras cosas, por el tamaño del óvulo maduro.

8.4. Variación en el contenido de ADN y el volumen de los granos de polen

En la literatura sobre mecanismos de reproducción en plantas se menciona que en especies hetrostílicas, el tamaño de los granos de polen varía según la posición relativa de los estambres con respecto al estilo. En general el polen de los estambres apicales tiende a ser de mayor tamaño que aquel proveniente de los basales

Esto se ha observado en muchas especies tristílicas de Oxalis donde el tamaño del polen de los estambres de nivel bajo (b) es menor que aquel proveniente de estambres de nivel medio (m) en las flores longistílicas (L). En las plantas mesostílicas (M), el polen de los estambres de nivel alto (a)

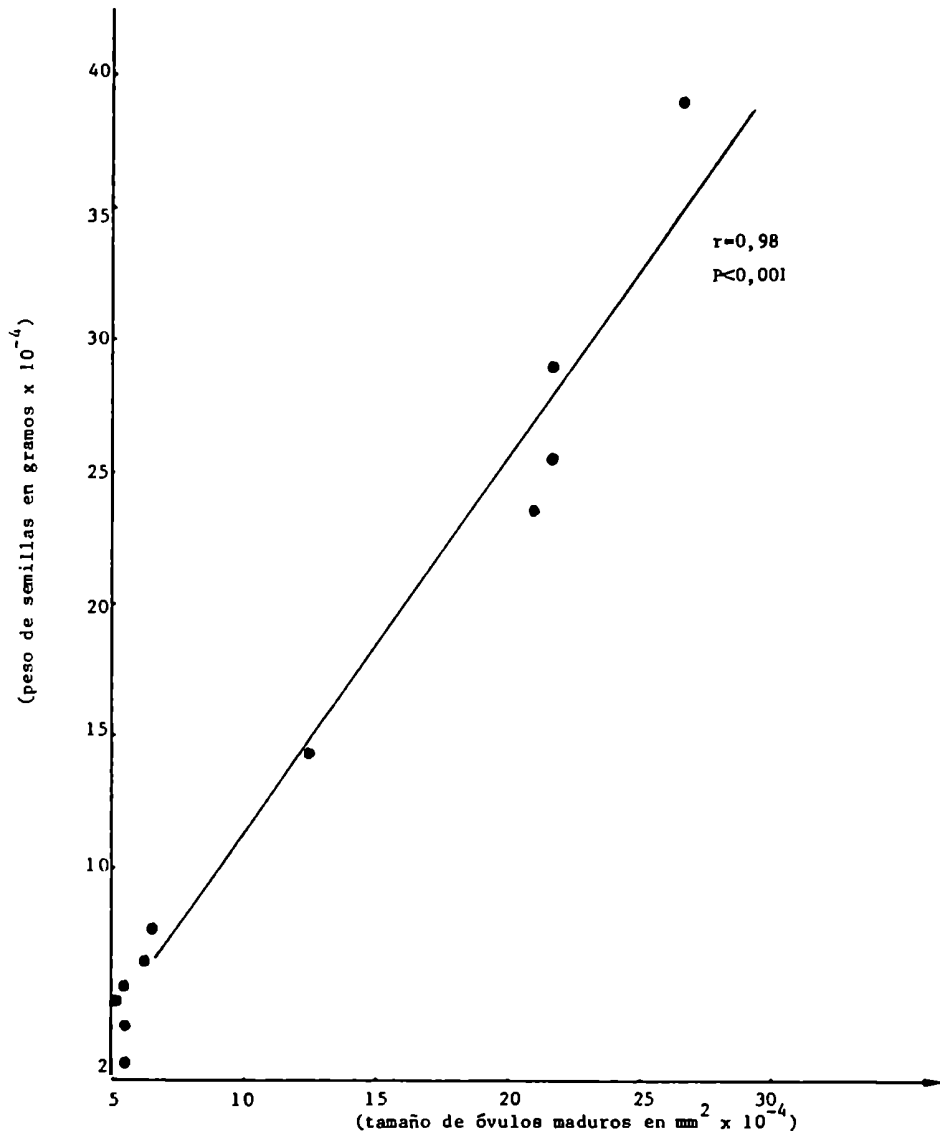


Fig. 8.7 Peso de las semillas en función del tamaño de los óvulos maduros en 11 especies de Oxalis sección Tamnoxys (tabla 8.3)

es de mayor tamaño que aquel de nivel bajo. En el caso de las plantas con flores brevistílicas (B) también existe una notable diferencia entre el polen de los estambres que se encuentran en el nivel medio con respecto a aquel de nivel alto. Además de esta variación intrafloral, se ha observado que el tamaño del polen proveniente de estambres con la misma posición relativa pero de flores con diferente longitud estilar, en una misma especie, pueden ser iguales o diferentes, (columnas Tabla 8.4). Este tipo de diferencias intraindividuales e intraespecíficas serían el producto de una combinación de condiciones genéticas y nutricionales (Stanley, 1974) y no serían consecuencia de variaciones en el contenido de ADN.

Por otro lado, y, relacionado con los efectos nucleotípicos, en Oxalis también se observaron variaciones interespecíficas en el volumen de los granos de polen asociado a la variación en el contenido de ADN tanto en especies diploides como poliploides, (Fig. 8.8).

Existen en la literatura ejemplos que demuestran una relación entre la variación en el tamaño de los granos de polen y la variación del nivel de ploidía entre especies afines (Stebbins, 1950). En varias especies se obtuvieron coeficientes de regresión altamente significativos que muestran el tamaño de los granos de polen como indicador del nivel de ploidía (Kapadia y Gould, 1964). También se encontró que el contenido de ADN está positivamente correlacionado con el volumen del polen maduro en especies del género Vicia y Ranunculus (Bennett, 1973).

Una de las razones para llevar a cabo el análisis de la variación de este carácter en función del contenido de ADN en Oxalis, es que en este grupo la variación del contenido de ADN no solo ocurre por aumento en el tamaño de los cromosomas sino también por poliploidía. Esta circunstancia permite analizar si la variación en el tamaño del polen es la misma, si la variación en el contenido de ADN es debida a poliploidía o a variación en el tamaño de los cromosomas.

En la Tabla 8.4, se muestran los valores promedio del volumen de los granos de polen de 16 especies y una variedad de Oxalis de la sección Thamnoxys. En la misma tabla se muestran

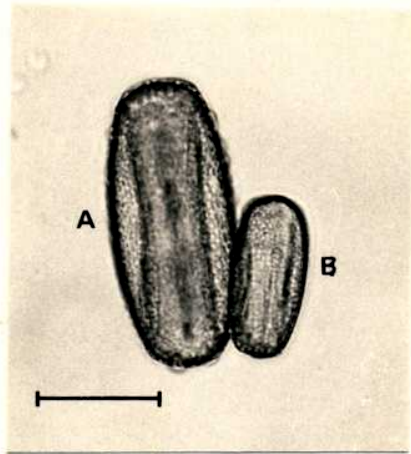


Fig. 8.8. Granos de polen Bl de : A, O. dispar
(2.146 Mm^2 y 33,01 pg) y B, O. glaucifolia
(1.084 Mm^2 y 2,96 pg.).
Entre paréntesis el tamaño de los granos de po
len y el contenido de ADN nuclear de la especie.

*Escala 50 micrones.

TABLA 8.4.

Contenido de ADN en picogramos y tamaño de los granos de polen* en Mm^2 de 16 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys.

	contenido de ADN en pg.	tamaño de planta longistífica		de granos de planta brevisiflica		de polen		Mm^2 *	significancia de las diferencias observadas entre las medias del tamaño del polen
		estambre de nivel		estambre de nivel		estambre de nivel			
		bajo	medio	medio	alto	bajo	alto		
<u>Oxalis</u> sp N ² 1	1,76 [±] 0,25	-	-	-	-	806 [±] 24	1100 [±] 28		
<u>O. linearis</u>	2,27 [±] 0,26	831 [±] 31	1070 [±] 14	-	-	-	-		
<u>O. sepium</u>	2,33 [±] 0,32	613 [±] 10	842 [±] 17	-	-	-	-		
<u>O. frutescens</u>	2,36 [±] 0,04	-	906 [±] 08	874 [±] 08	1094 [±] 07	-	-		
<u>O. hedyarifolia</u>	2,60 [±] 0,32	694 [±] 16	902 [±] 16	-	-	-	-		
<u>O. glaucifolia</u>	2,96 [±] 0,26	780 [±] 10	1006 [±] 13	981 [±] 16	1084 [±] 18	757 [±] 12	1098 [±] 30		
<u>O. cratensis</u>	3,50 [±] 0,16	620 [±] 18	727 [±] 43	704 [±] 12	894 [±] 17	549 [±] 20	878 [±] 19		
<u>O. barrelieri</u>	5,02 [±] 0,35	862 [±] 07	956 [±] 08	-	-	-	-		
<u>O. sellowii</u>	7,66 [±] 0,69	1254 [±] 32	1524 [±] 46	1425 [±] 23	1619 [±] 25	1172 [±] 17	1693 [±] 26		
var. <u>diversifolia</u>									
<u>Oxalis</u> sp N2	9,50 [±] 1,23	-	-	1269 [±] 14	1560 [±] 29	-	-		
<u>O. hassleri</u>	10,49 [±] 0,89	-	-	1323 [±] 16	1510 [±] 19	-	-		
<u>O. neuwiedii</u>	13,00 [±] 1,35	1129 [±] 27	1420 [±] 25	1320 [±] 43	1585 [±] 39	-	1590 [±] 32		
<u>O. sellowii</u>									
var. <u>latifolia</u>	14,96 [±] 1,08	1252 [±] 32	1644 [±] 44	-	-	-	-		
<u>O. rhombico-ovata</u>	19,04 [±] 1,59	1100 [±] 56	1503 [±] 41	1388 [±] 42	1765 [±] 53	-	1823 [±] 36		
<u>O. erosa</u>	26,20 [±] 2,08	1270 [±] 18	1523 [±] 23	1320 [±] 23	1761 [±] 38	-	-		
<u>O. psoraleoidea</u>	27,29 [±] 2,08	1087 [±] 28	1500 [±] 35	1393 [±] 18	1670 [±] 28	-	-		
<u>O. disper</u>	33,01 [±] 2,34	-	-	1833 [±] 38	2146 [±] 47	-	-		

* el tamaño de los granos de polen se expresa como el resultado de la multiplicación del diámetro polar x el diámetro ecuatorial.

los valores del contenido de ADN y el número de cromosomas. En el caso en que se contara con ejemplares de una especie con diferente nivel de estilo se menciona la significancia al 0,05% de las diferencias entre las medias del volumen de granos de polen provenientes de anteras de un mismo nivel, (columna N° 5).

Se efectuó el análisis de la regresión del tamaño de los granos de polen en función del contenido de ADN para los 6 tipos de polen definidos según la posición del estilo y de las anteras en la flor (Lb, Lm, Bm, Ba, Mb y Ma).

En la Tabla 8.4, se describe la variación en el tamaño de los granos de polen de cada tipo entre las especies con las cuales se disponía de ejemplares con el correspondiente nivel de estilo. En los 6 casos se observó una correlación positiva y altamente significativa del tamaño de los granos de polen en función del contenido de ADN ($P < 0,001$), al realizar el análisis de la regresión. La dispersión de los puntos referente al polen Lb, Lm, Bm y Ba se ajusta tanto a una función de tipo alométrica, $y = a x^b$, como a una de tipo logarítmica, $y = a + b \log. x$. En lo referente al polen Mb y Ma, también se ajusta a una función de tipo lineal, $y = a + bx$. Es importante remarcar que en el caso del polen proveniente de plantas mesostílicas, solo está presente una parte de la variación en el contenido de ADN, no contándose con individuos con alto contenido de ADN, (Tabla 8.4).

Según Cavalier-Smith (1982), existen evidencias que sugieren que dentro de un grupo de organismos relacionados que difieren marcadamente en el contenido de ADN, la variación en el tamaño celular en función del contenido de ADN se ajusta a una función alométrica. Lo que indica que el tamaño del genoma se incrementa relativamente más rápido que el del tamaño celular. Esto está comprobado entre algas unicelulares y en anfibios con respecto a las células sanguíneas.

En las Figs. 8.9/10, se grafican las dispersiones de puntos correspondientes a los 6 tipos de granos de polen en función del contenido de ADN y la curva de la función alométrica a la cual se ajustan. De acuerdo a estos resultados se puede afirmar que existe relación entre el contenido de ADN y el vo-

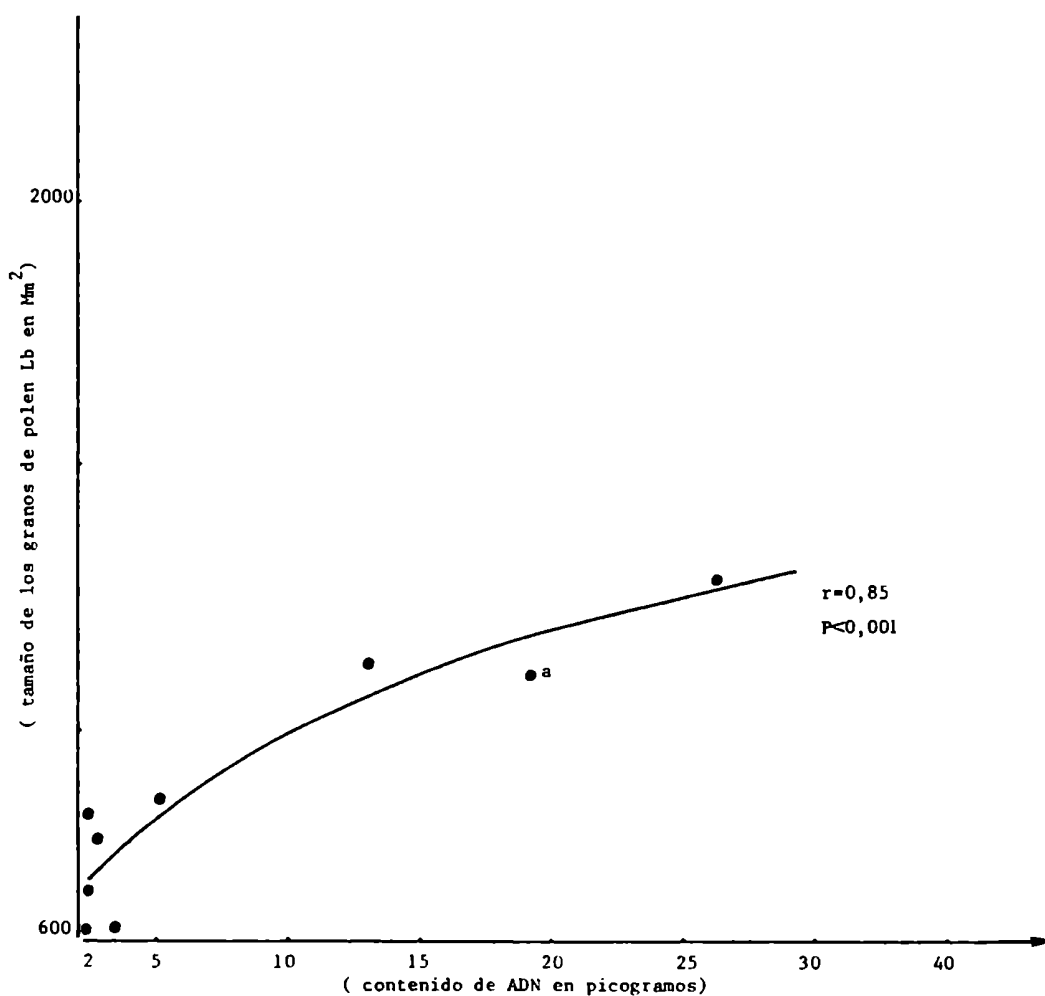


Fig. 8.9A Tamaño de granos de polen Lb en función del contenido de ADN en 12 especies de Oxalis secc. Thamnoxys. El punto F2, que no está incluido en la regresión, corresponde al híbrido alote-traploide entre O. rhombeo-ovata (a) y O. psoraleoides (b). Estos individuos son mesostílicos y el polen representado en esta figura corresponde al nivel bajo (Mb).

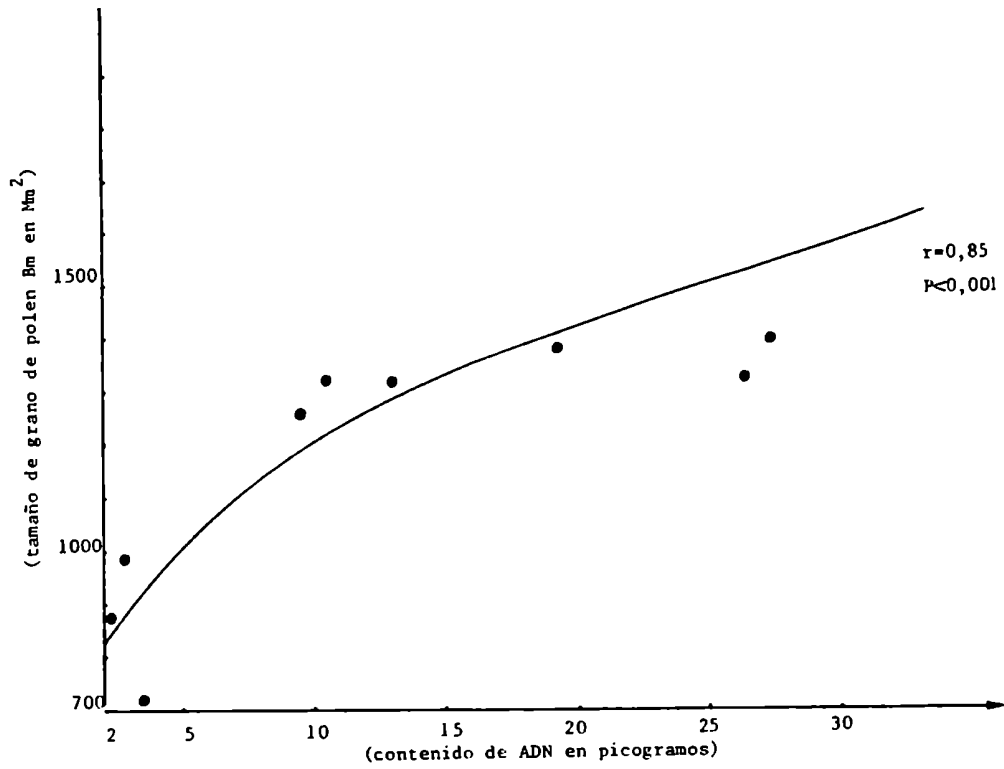


Fig. 8.9B Tamaño de granos de polen Bm en función del contenido de ADN, (tabla 8.4) en 10 especies de Oxalis secc. Thamnoxys.

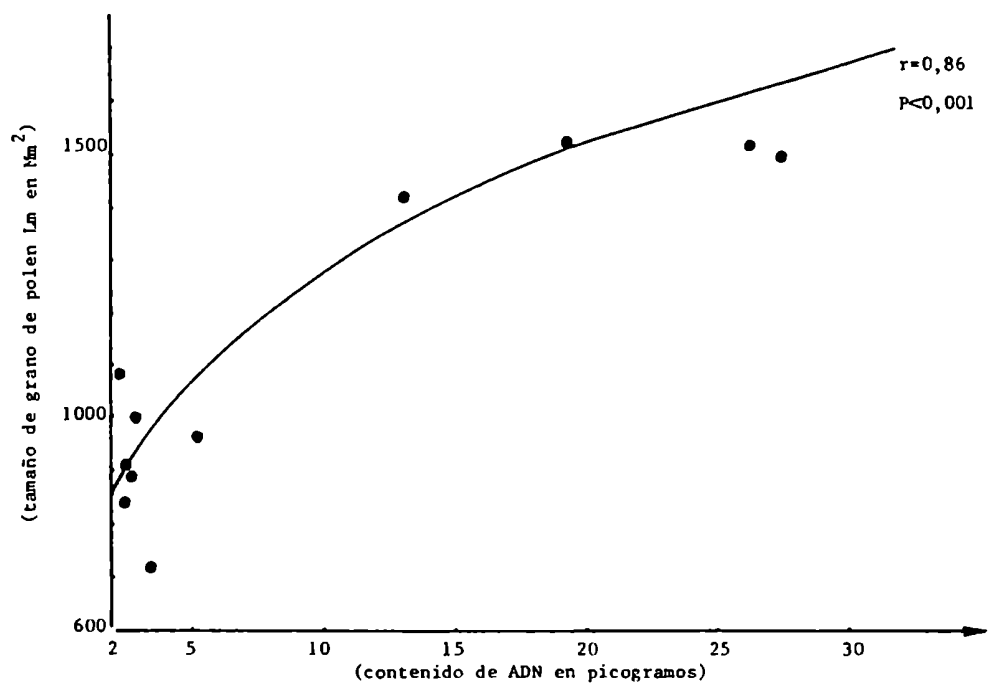


Fig. 8.9C Tamaño de granos de polen μm en función del contenido de ADN en 13 especies de Oxalis secc. Thamnoxys.

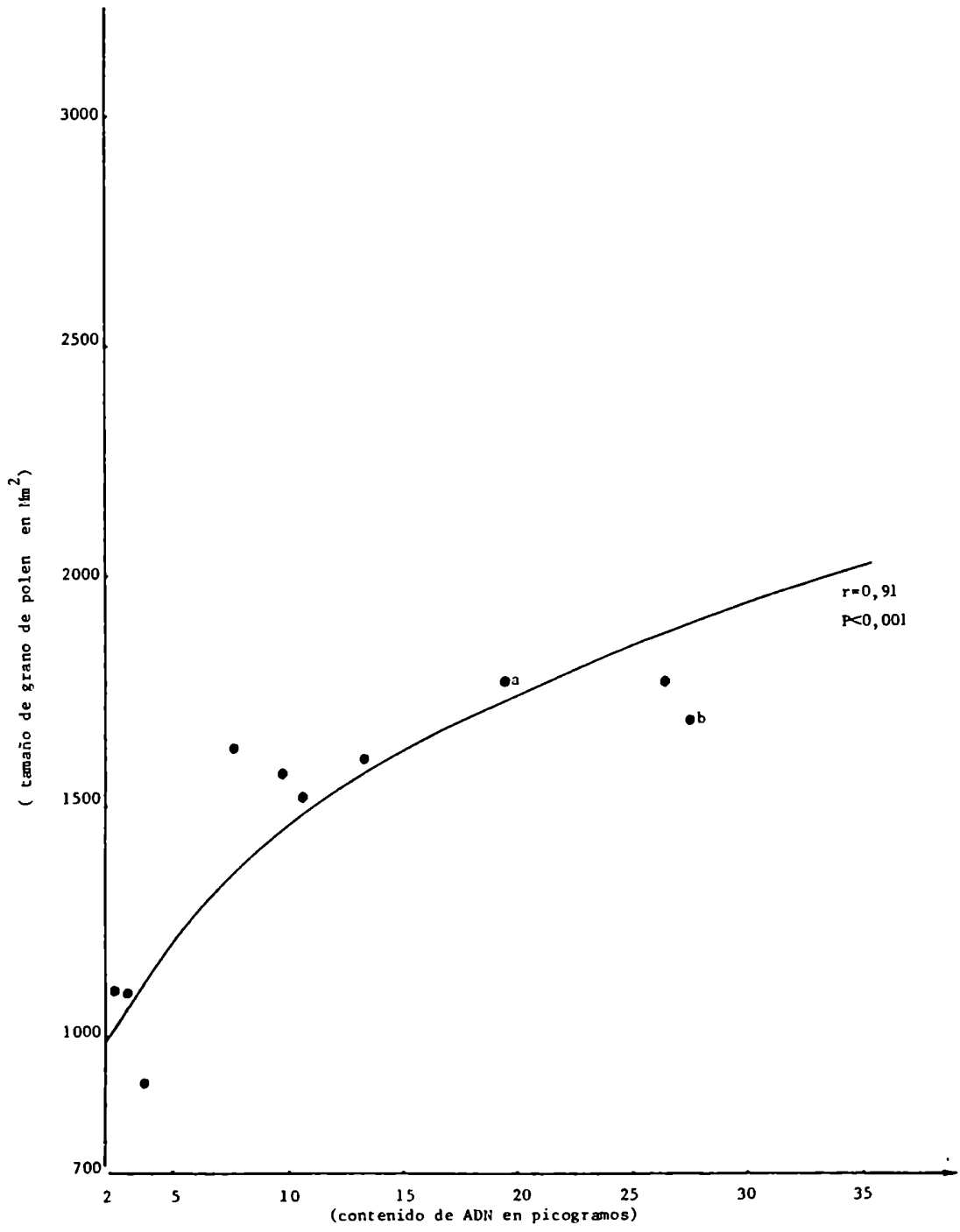


Fig. 8.10A Tamaño de los granos de polen Ba en función del contenido de ADN en 11 especies de *Oxalis* secc. *Thamnoxys*. El punto F2, que no está incluido en la regresión, representa al híbrido alotetraploide entre *O. rhombeo-ovata*(a) y *O. psoraleoides* (b). Estos individuos son mesostílicos y el polen representado corresponde al nivel alto (Ma).

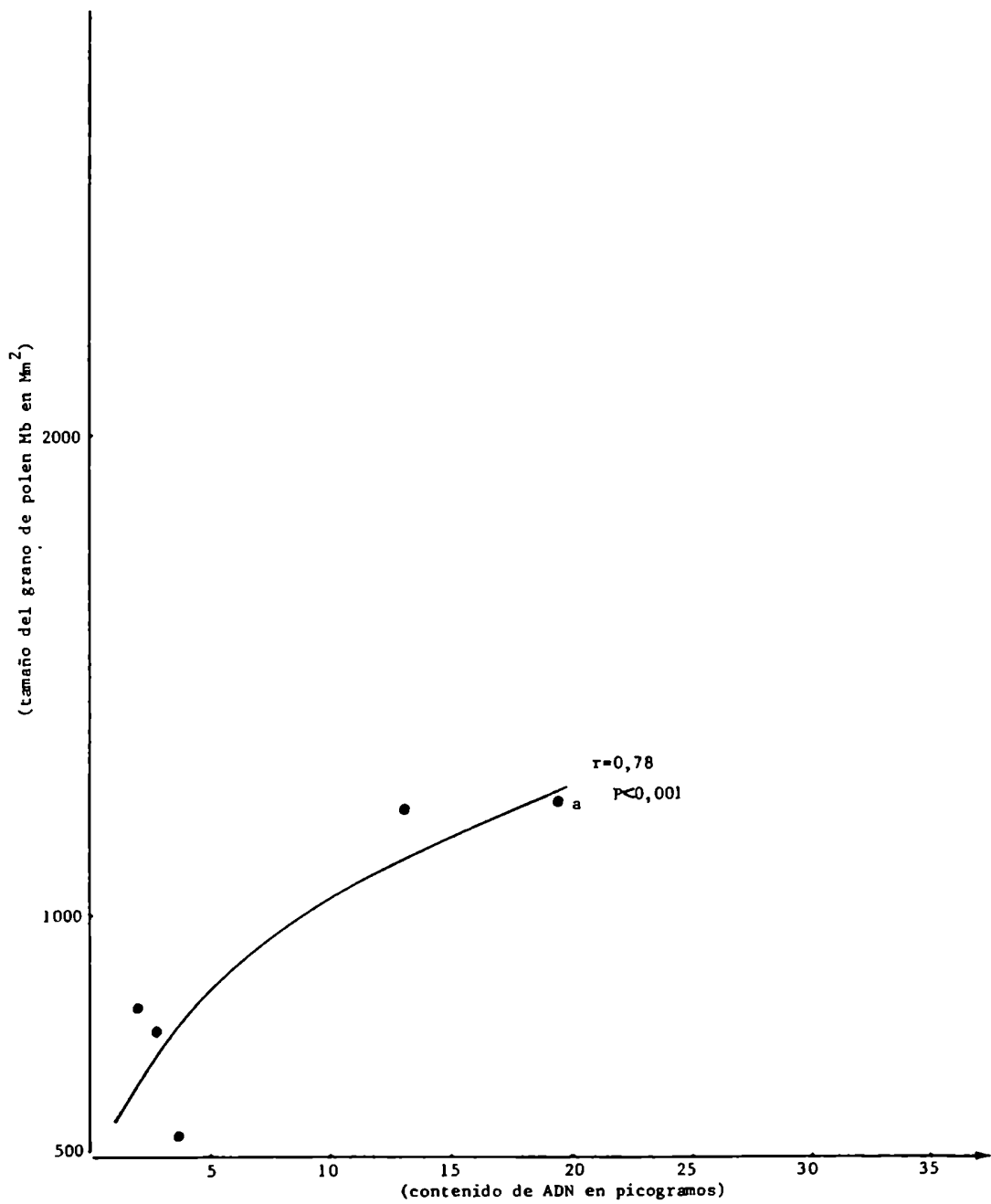


Fig. 8.10B Tamaño de granos de polen Mb en función del contenido de ADN en 6 especies de Oxalis secc. Thamnoxys (tabla 8.4). El punto F2, que no está incluido en la regresión, corresponde al híbrido alo-tetraploide entre O. rhombeo-ovata (a) y O. psoraleoides.

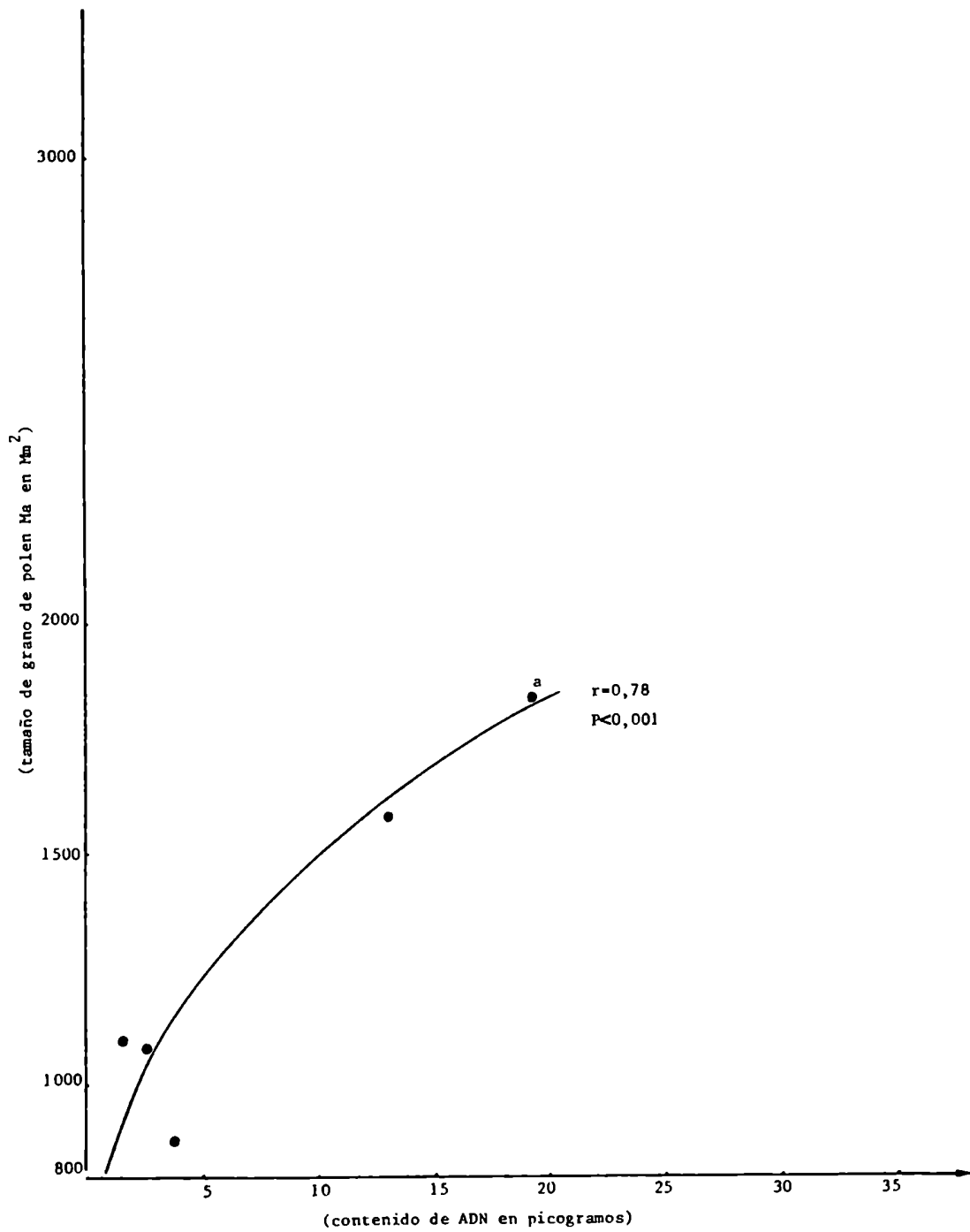


Fig. 8.10C Tamaño de los granos de polen Ma en función del contenido de ADN en 6 especies y una variedad de Oxalis secc. Thamnoxys. El punto F2, que no está incluido en la regresión, corresponde al híbrido alotetraploide entre O. rhombeo-ovata (a) y O. psoraleoides.

lumen de los granos de polen y que esta relación es de tipo alométrica, aumentando más el tamaño del genoma que el de los granos de polen.

8.5. Contenido de ADN y correlación con caracteres asociados en un alotetraploide artificial

En los puntos 8.1. a 8.4., se mostró la relación entre la variación en el contenido de ADN y ciertos caracteres morfológico y citológicos en 16 especies y una variedad de Oxalis sección Thamnoxys.

La obtención de un alotetraploide artificial, producto de la autopolinización de un híbrido entre O. rhombeo-ovata y O. psoraleoides, permitió disponer de individuos con un contenido de ADN superior al de cualquier especie estudiada y aproximadamente igual a la suma del contenido de ADN de las especies progenitoras, (punto 4.3).

En estos individuos (F2) se estudiaron los mismos caracteres morfológicos y citológicos que en las especies, y por comparación con los valores de las mediciones obtenidas en aquellas, se pudo constatar empíricamente si la asociación con el contenido de ADN, se mantenía en proporciones similares al aumentar el contenido de ADN en forma artificial por poliploidía, (Tabla 8.5).

En la Tabla 8.5, se describen, el contenido de ADN, el número de cromosomas, tamaño de los núcleos, de los estomas foliares, de los óvulos maduros y de los granos de polen en las especies progenitoras, el híbrido F1 y en el alotetraploide artificial (F2).

8.5.1. Tamaño de núcleos

El tamaño del núcleo en el híbrido F1, tiene un valor intermedio al observado en los padres, siendo de 390 ua., ya que en O. rhombeo-ovata el valor promedio es igual a 366 ua. y en O. psoraleoides 404 ua. Junto con la duplicación cromosómica

TABLA 8.5.

Número de cromosomas, contenido de ADN en pg., tamaño de núcleos en μ a., de óvulos maduros en mm^2 de estomas en mm^2 y de granos de polen en Mm^2 en O. rhombico-ovata, O. psoraleoides y los híbridos de la F1(diploides) y de la F2 (tetraploides) entre estas especies.

		contenido de ADN en pg.	tamaño de núcleos en μ a.	tamaño de estomas en $\text{mm}^2 \times 10^{-4}$	tamaño de óvulos en $\text{mm}^2 \times 10^{-4}$	tamaño de polen en Mm^2 estambre bajo	tamaño de polen en Mm^2 estambre alto
<u>O. rhombico-ovata</u>		19,04 \pm 1,59	366 \pm 57	7,96 \pm 0,22	21,66 \pm 0,82	1242 \pm 47(Mb)	1836 \pm 23(Ma)
<u>O. psoraleoides</u>	12	27,29 \pm 1,29	404 \pm 45	10,80 \pm 0,84	21,83 \pm 0,52	1087 \pm 28(Lb)	1670 \pm 35(Ba)
híbrido F1	13	23,72 \pm 0,85	390 \pm 32	7,00 \pm 0,29	20,59 \pm 0,90		
híbrido F2	26	37,89 \pm 3,83	578 \pm 42	10,98 \pm 0,52	42,13 \pm 0,79	2240 \pm 56(Mb)	2906 \pm 80(Ma)

en la F2 se observa una duplicación aproximada del contenido de ADN y del tamaño de los núcleos, siendo en promedio el valor para este último parámetro de 578 ua.

En la Fig. 8.1., se comparan los valores correspondientes a estos híbridos y las especies progenitoras.

8.5.2. Tamaño de los estomas foliares

Existen diferencias entre el tamaño de los estomas en O. rhombeo-ovata y O. psoraleoides, en la primera es de 7,96 y en la segunda de $9,80 \text{ mm}^2 \times 10^{-4}$. En el híbrido entre estas dos especies, se observó que el tamaño de los estomas foliares tienen un valor promedio inferior al de ambas especies, de $7,00 \text{ mm}^2 \times 10^{-4}$. En la F2 si bien no se observa una duplicación del tamaño de los estomas con respecto a los que se observa en la F1, el tamaño de los mismos es mayor y significativamente diferente al de la F1 siendo de $10,98 \text{ mm}^2 \times 10^{-4}$.

En la Fig. 8.2., se comparan los valores correspondientes a estos híbridos y a las especies progenitoras.

8.5.3. Tamaño de óvulos

El tamaño de los óvulos en ambas especies progenitoras es aproximadamente igual, $21,66 \text{ mm}^2 \times 10^{-2}$ en O. rhombeo-ovata y $21,83 \text{ mm}^2 \times 10^{-2}$ en O. psoraleoides. El valor promedio observado en los individuos de la F1 del cruzamiento entre aquellas especies también es similar, siendo de $20,59 \text{ mm}^2 \times 10^{-2}$. Con la duplicación cromosómica se registra una duplicación en el tamaño de los óvulos maduros, pues en promedio el tamaño de los mismos en el alotetraploide artificial es de $42,13 \text{ mm}^2 \times 10^{-2}$.

En la Fig. 8.3., se comparan los valores correspondientes a estos híbridos y a las especies progenitoras.

8.5.4. Tamaño de los granos de polen

No se midió el tamaño de los granos de polen del híbrido

O. psoraleoides y O. rhombeo-ovata, por la infertilidad de los mismos. Pero en la F2, dado que la fertilidad es recuperada, se midió el volumen del polen y se lo comparó con el observado en las especies progenitoras de la F1. Los individuos alotetraploides obtenidos, son mesostílicos, por lo tanto se comparan el tamaño de los granos de polen de estos ejemplares, con aquellos del tipo Ma y Mb de O. rhombeo-ovata y Lb y Ba de O. psoraleoides, pues no se contó con individuos mesostílicos de esta especie para realizar las mediciones. Los granos de polen Mb y Ma de O. rhombeo-ovata tienen un tamaño igual a 1242 y 1836 Mm^2 respectivamente, mientras que los granos de polen de nivel bajo y alto, de plantas longistílicas y brevistílicas de O. psoraleoides tienen un tamaño de 1087 y 1670 Mm^2 respectivamente. Si bien no se tiene la información sobre el tamaño de los granos de polen del híbrido diploide entre estas especies como ya se mencionara, en el alitetraploide artificial, producto de la duplicación cromosómica del híbrido de la F1, se observó que el tamaño de los granos de polen era aproximadamente del doble de los que se observa en ambos padres para igual nivel. En los híbridos de la F2, el tamaño promedio de los granos de polen Mb es igual a 2240 Mm^2 y el de los correspondientes al nivel alto (Ma) es igual en promedio a 2906 Mm^2 , (Tabla 8.5).

En las Figs. 8.9/10, se grafica el punto correspondiente al tamaño promedio del grano de polen, en función del contenido de ADN para este híbrido alotetraploide comparado con las especies progenitoras y el resto de las especies estudiadas. En estos gráficos se aprecia no solo que el tamaño de los granos de polen es mayor que el de las especies parentales sino que este tamaño es mayor de lo que se esperaría según el contenido de ADN y de acuerdo a la curva de regresión de las especies naturales. Las especies poliploides naturales, también tienen, en algunos casos, un tamaño de granos de polen superior a lo que se esperaría de acuerdo al contenido de ADN, con respecto a la mayoría de las especies (curva de regresión). También se observa que en los otros caracteres comparados con el contenido de ADN, tamaño de núcleo, (Tabla 8.1), y de estomas, (Tabla 8.2), los puntos correspondientes a las especies poliploides naturales, aumentan la dispersión, (Figs. 8.1./2). Esto sugeriría una asociación diferencial entre el tamaño de los granos de polen y el contenido de ADN, dependiendo si el

aumento en la magnitud de éste es debida a poliploidía o a duplicación intracromosómica, como la descrita por Bennett et al. (1972), quien encontró que el tiempo de meiosis y el contenido de ADN tienen pendientes de regresión diferentes según el grado de ploidía de las especies.

Por el momento, y mientras no se cuente con información de mayor número de especies poliploides, naturales y artificiales, no se puede más que denotar esta observación. Lo que sí se puede afirmar es que en estos híbridos junto con la duplicación cromosómica se produce, en asociación, un aumento en la magnitud de todos los caracteres medidos. Además en muchos casos estos aumentos son proporcionales a los valores observados en la variación de las especies naturales. Si bien esta correlación existe, tanto en la naturaleza como en los híbridos artificiales, no es posible por el momento y con los elementos disponibles asegurar si es un efecto debido a la variación en el contenido de ADN o debido al efecto del dosaje génico. Este aspecto será tratado en la discusión.

CAPITULO 9

VARIACIONES CROMOSOMICAS INTERESPECIFICAS EN ESPECIES DE LA SECCION THAMNOXYS

En el estudio cromosómico realizado en las especies de la Sección Thamnoxys se observaron, en algunas, variaciones cromosómicas intraespecíficas, tanto numéricas como estructurales. En el primer caso se refiere a la presencia de cromosomas supernumerarios y en el segundo caso a la aparición de inversiones pericéntricas en las poblaciones naturales.

9.1. Cromosomas supernumerarios

Se analizó el complemento cromosómico en mitosis y su comportamiento en meiosis en 6 individuos de O. sellowii var. diversifolia Knuth. En dos de ellos se observó la presencia de un cromosoma supernumerario (B) significativamente más pequeño que el resto de los cromosomas, (Fig. 6.1). Aunque no se pudo distinguir ninguna constricción en estos cromosomas en metafase, se observó actividad centromérica en meiosis. Esto reflejaría que el centrómero es terminal y en consecuencia no se observa ninguna constricción en los cromosomas B en mitosis.

Dado que es aceptado el origen de los cromosomas B a partir de cromosomas A (Jones y Rees, 1982) y como no se observan diferencias en el número de cromosomas o en el de brazos entre las especies con y sin cromosomas supernumerarios, se podría afirmar que en esta especie la presencia de cromosomas supernumerarios constituiría un polimorfismo. Este polimorfismo parecería tener un valor adaptativo puesto que, aunque la muestra analizada es pequeña, el 33% de los individuos tiene cromosomas supernumerarios. Para poder aproximarse a una conclusión más fundamentada sería necesario estudiar un mayor número de individuos y analizar la herencia de estos cromosomas.

9.2. Inversiones cromosómicas

En varias especies de Oxalis se encontraron ejemplos claros

de variación de la posición del centrómero sin alteración en el largo total del cromosoma entre individuos de una misma especie debido posiblemente a inversiones pericéntricas. Estas variaciones en la posición del centrómero son de dos tipos dependiendo de la morfología de los cromosomas afectados. Aquellas que involucran cromosomas con el centrómero en la posición mediana o submediana y aquellas que afectan a cromosomas con el centrómero en posición terminal o subterminal.

También se observó la presencia ocasional de puentes y a veces puentes asociados con fragmentos, figuras éstas que son usualmente interpretadas como el resultado de entrecruzamiento entre el cromosoma normal y el invertido, en individuos heterocigotas para inversiones paracéntricas. Sin embargo, la frecuencia baja con que estas figuras se detectan, a pesar de la constancia observada en la posición de los quiasmas, no permitió confirmar la existencia de este tipo de reordenamiento cromosómico. Estas figuras podrían ser consecuencia de rotura y reunión de cromátidas durante la meiosis, constituyendo intercambios de tipo U (Jones, 1969; Jones et al., 1971).

9.2.1. Inversiones que afectan a cromosomas submetacéntricos y metacéntricos (Oxalis erosa)

Se estudiaron 15 individuos de O. erosa pertenecientes a 4 localidades diferentes (Tabla 9.1). En dos de estos individuos provenientes de localidades diferentes, se observó que el par de cromosomas bibraciales es asimétrico. Uno de los cromosomas es metacéntrico y el otro submetacéntrico, (Fig. 9.1). No obstante de no contar con evidencias clásicas para demostrar que este par asimétrico es consecuencia de la heterocigosis para inversión pericéntrica, tales como la observación de asas en paquitenes o diferencias en el tamaño de las cromátidas de cromosomas en anafase I o metafase y anafase II (producto de duplicaciones y deficiencias al producirse entrecruzamiento en el sector involucrado por la inversión pericéntrica). Se observó en meiosis la formación de un bivalente asimétrico en metafase I similar al descrito por Noda (1974) en individuos heterocigotas para inversiones pericéntricas de Scilla. Esta figura metafásica se explica porque se producen dos quiasmas terminales en cada uno de los brazos y un quiasma intersticial en la región involucrada por la inversión . Según la orienta

TABLA 9.1.

Inversiones pericéntricas en individuos de O. erosa, O. newiedii y O. rhombéo-ovata, (cromosomas afectados y).

			par o pares		% de polen coloreado
			t-st	st-st	
<u>O. erosa</u>		84118	2sm+10t		90
"		84175	2sm+10t		94
"		84176	2sm+10t		-
"		84177	2sm+10t		98
"		84179	2sm+10t		95
"		83351	2sm+ 9t+1st		92
"		84128	2sm+ 9t+1st		-
"		84140	2sm+ 9t+1st		-
"		84200	2sm+ 9t+1st		96
"		84205	2sm+ 9t+1st		98
"		84206	2sm+ 9t+1st		99
		84125	2sm+ 7t+3st		95
		84204	2sm+ 7t+3st		-
		84207	1sm+1m+10t		61
	Catamarca	84178	1sm+1m+10t		64
<u>O. newiedii</u>	Brasil(R.J)	84223	12t		-
"	"	84104	10t+2st		93
	"	84139	10t+2st		84
	Brasil(E.S)	84209	10t+2st		-
	"	852	10t+2st		
	Brasil(R.J)	84257	10t+2st		
<u>O. rhombéo-ovata</u>	Brasil (Par.)	83284	14t		
"	"	83339	14t		
"	"	83340	14t		
"	"	83364	14t		
"	"	83352	14t		-
"	"	83365	14t		93
"	Argentina(Misns.)	83286	14t		98
"	"	83349	14t		-
"	"	83348	13t+1st		89
"	"	83350	13t+1st		90
"	"	8533	13t+1st		-
"	Brasil (Par.)	85288	13t+1st		
"	Argentina(Misns.)	83287	12t+2st		

* más información sobre la procedencia del material en la tabla 2.1.

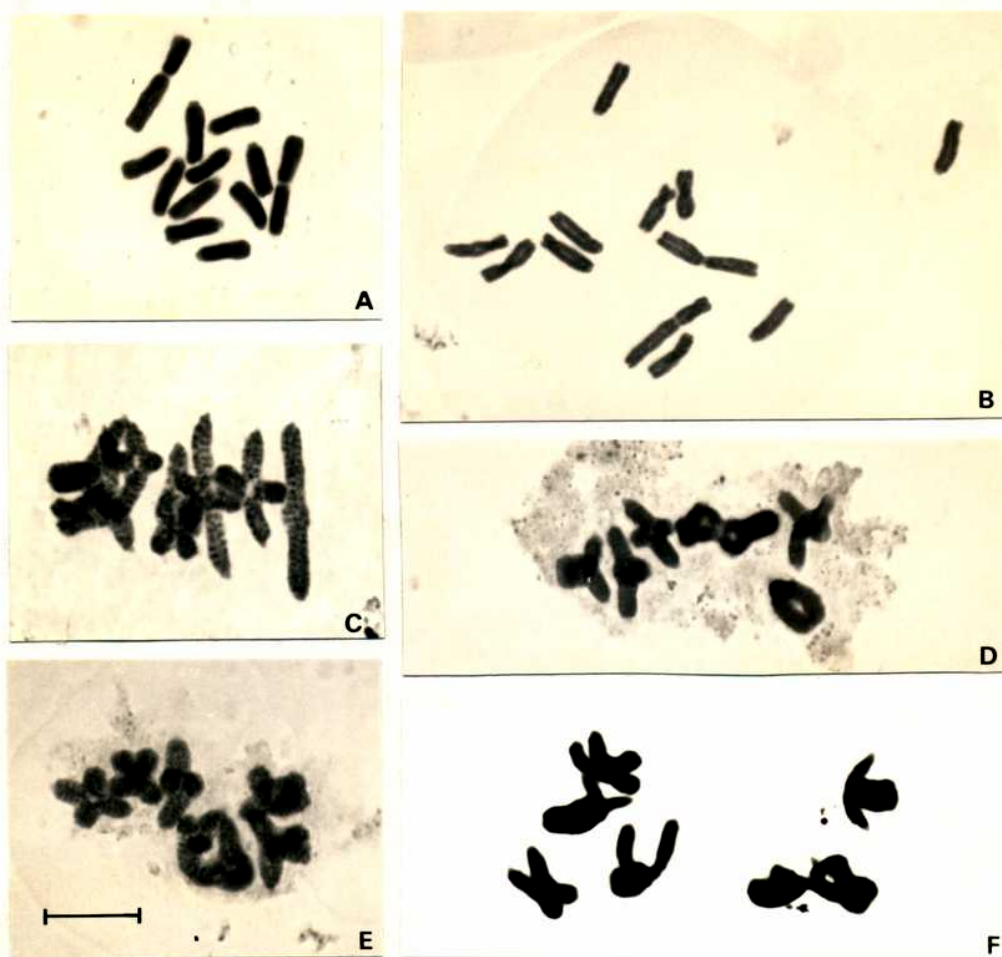


Fig. 9.1. Inversiones pericéntricas que afectan a cromosomas bbraquiales en *O. erosa*. A, individuo 84178 en el cual se encontró una pequeña diferencia en la posición del centrómero en los cromosomas metacéntricos- submetacéntricos homólogos. B, individuo 84207 en el cual esta diferencia es más notoria. C, D, E y F comportamiento meiótico de los cromosomas en el individuo 84207. C y E bivalente sm-m sin quiasma en la región invertida. D y F bivalente asimétrico (sm-m) con quiasma en la región de la inversión (figura en 8).

ción del bivalente con respecto al plano de aplastamiento, los dos centrómeros pueden estar orientados en forma opuesta o adyacente. También se observaron bivalentes asimétricos formados por dos quiasmas terminales, sin quiasma intersticial. Estas figuras, con forma de anillo, son similares a las descritas por Walters (1952), quien también encontró individuos heterocigotas para inversiones pericéntricas en Paeonia. Estos bivalentes asimétricos con dos quiasmas terminales, pueden tener la apariencia del bivalente en 8, como si tuvieran un quiasma intersticial en la región de la inversión. Sin embargo, éstas son el producto de la superposición de las cromátidas. Aunque no se han podido detectar a nivel cromosómico las deficiencias y duplicaciones en AI, MII y AII, como consecuencia de la formación de un quiasma en la zona de inversión, la disminución en la fertilidad, estimada a partir de la coloración con azul de algodón de los granos de polen, podría ser una evidencia de las consecuencias genéticas de la segregación de los cromosomas entrecruzados, (Tabla 9.2). En plantas diploides, los productos de duplicación y delección por entrecruzamientos en la zona invertida de un heterocigoto, para una inversión pericéntrica, resulta en aborto de las gametas que lo contienen (Sjödín, 1971). En O. erosa, la fertilidad de los individuos heterocigotas es menor que aquella determinada en los homocigotas. Estos últimos tienen una fertilidad que oscila entre 95 y 100% mientras que en los heterocigotas es del 61%, en un individuo y del 75% en el otro. Estos datos estarían de acuerdo con lo que se esperaría teniendo en cuenta la frecuencia de quiasmas intersticiales (0,47) en el bivalente bibraquial y la segregación de los cromosomas con deficiencias y duplicaciones. Noda (1974), también encuentra valores de disminución en la fertilidad, estimada con azul de algodón, coincidentes con lo esperado en un heterocigota para inversiones pericéntricas en Scilla scilloides.

9.2.2. Inversiones que afectan a cromosomas subtelocéntricos y telocéntricos: O. erosa, O. neuwiedii, O. rhombeo-ovata, O. dispar

Las variaciones en la posición del centrómero que afectan a cromosomas subtelocéntricos y telocéntricos se observaron en varias especies de la Sección Thamnoxys: O. erosa, O. dispar, O. neuwiedii y O. rhombeo-ovata. En O. niederleinii de la Sec-

TABLA 9.2.

Comportamiento meiótico y fertilidad en tres individuos de O. erosa uno heterocigota estructural para una inversión pericéntrica en el par de cromosomas N° 1 (sm-m) y los otros dos homocigotas para el mismo par (sm-sm).

individuo	número de quiasmas* totales por CMP	por bivalente bibráquial	bivalentes bibráquiales con quiasma intersticial	número de CMP analizadas	% de polen coloreado
84207 heterocigota sm-m	10,16 [±] 0,05	2,80 [±] 0,07	0,47**	35	61
84118 homocigota sm-sm					
84175 homocigota sm-sm					

* el número de quiasmas se expresa con la media y el error standard

** frecuencia

ción Clematodes, también se observó variaciones en la posición del centrómero en un cromosoma asimétrico entre distintos individuos, que podría atribuirse al mismo fenómeno.

A diferencia de las inversiones descritas para el par de cromosomas N° 1 de O. erosa, las cuales producen una disminución de la fertilidad de los granos de polen, en aquellos individuos heterocigotas para estas inversiones, las variaciones en la posición del centrómero que afectan a cromosomas asimétricos parecerían constituir polimorfismos que tendrían valor adaptativo o al menos serían neutras al "fitness" de las poblaciones que las poseen. Esto parece así, ya que se observó con alta frecuencia en varias especies tanto en estado heterocigota como homocigota, (Tabla 9.1).

9.2.2.1. Oxalis erosa

Como ya se describió, esta especie tiene un cariotipo formado por $2n=12$ cromosomas, el par N° 1 bibráquial y los pares N° 2 a 6 del tipo bastón que pueden ser telocéntricos (t) o subtlocéntricos (st). Se analizó el cariotipo en 15 individuos pertenecientes a 4 poblaciones. En 7 de estos individuos, incluidos aquellos con inversiones en el par de cromosomas N° 1, se observó que los 10 cromosomas asimétricos son telocéntricos. Este cariotipo se observó en individuos de las cuatro poblaciones estudiadas y por lo tanto es el más generalizado en la especie. En 6 individuos, pertenecientes a 2 poblaciones diferentes, se observó que un cromosoma perteneciente a los pares N° 2 a 6, es subtlocéntrico. Esta heterocigosis estructural constituida por un par de cromosomas asimétricos (st-t), no afecta siempre al mismo par de cromosomas, (Tabla 9.1, Fig. 9.2). En los dos individuos restantes, coleccionados en una misma población, se observaron 3 cromosomas subtlocéntricos. Estos individuos serían homocigotas para un par de cromosomas (st-st) y heterocigotas para un par de cromosomas (st-t). De acuerdo al tamaño de los cromosomas corresponderían al mismo par en ambos individuos, (Fig. 9.2).

9.2.2.2. Oxalis dispar

Como O. erosa, O. dispar tiene un cariotipo constituido por 2 cromosomas bibráquiales, el par N° 1, y 5 pares de cromosomas de tipo varilla, pares 2 a 6. El individuo estudiado de O. dis-

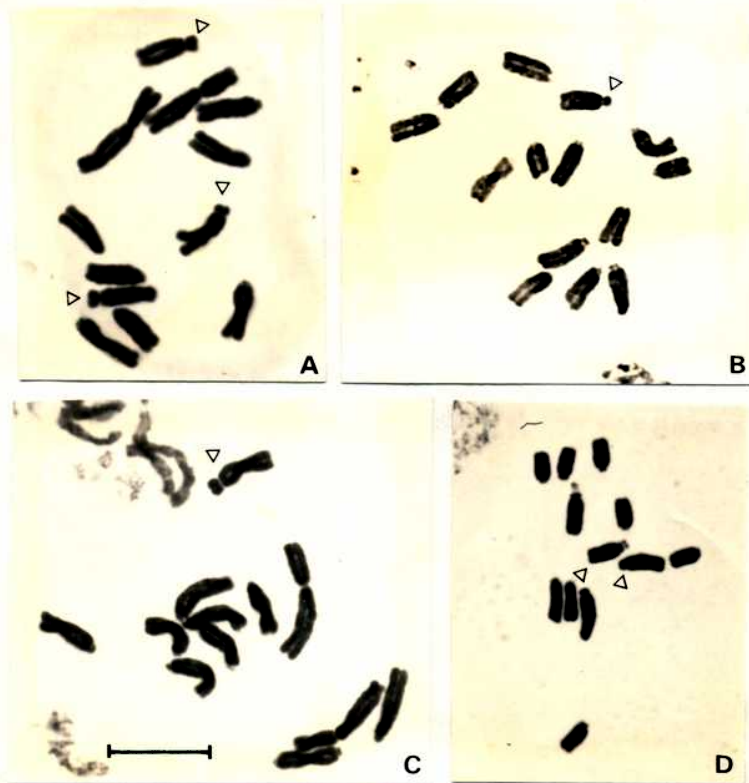


Fig. 9.2. Inversiones pericéntricas que afectan a cromosomas telocéntricos-subtelocéntricos.

- A, *O. erosa* individuo 84125, (2sm + 3st[∇]+7t); B, *O. rhombeo-ovata* individuo 83287, (1st + 13t); C, *O. erosa* individuo 83351, (2sm + 1st + 9t); D, *O. neuwiedii* individuo 84209 (2st + 10t).

par tiene un cariotipo formado por 2 cromosomas submetacéntricos, dos cromosomas subtlocéntricos y 8 cromosomas telocéntricos ($2sm + 2st + 8t$). Los dos cromosomas (st) no son homólogos y conforman dos pares de cromosomas asimétricos (st-t), correspondientes a los pares N° 2 y 5, (Fig. 3.15). Se observó que los miembros de estos pares segregan en forma mendeliana cuando se realizaron cruzamientos para la obtención de híbridos con O. erosa y O. psoraleoides, especies que tienen un cariotipo muy similar pero con cromosomas más pequeños, (Tabla 9.3 y Fig. 9.3).

Debido a que solo se analizó un individuo, no se puede hablar de variabilidad o polimorfismo estructural en esta especie. Sin embargo, por la forma en que segregan los dos cromosomas st de este individuo y además por la presencia de un cromosoma st más en el espécimen descrito por Marks, (1957), es muy probable que se encuentren variaciones en el número de cromosomas subtlocéntricos entre los individuos de poblaciones naturales de esta especie como las descritas en O. erosa.

9.2.2.3. Oxalis newwiedii

O. newwiedii, tiene un cariotipo constituido por 12 cromosomas todos asimétricos. Se estudiaron 6 individuos pertenecientes a dos localidades diferentes. En uno de éstos se observó un cariotipo formado por 12 cromosomas todos telocéntricos. En los 5 individuos restantes, pertenecientes a dos poblaciones, se observó un cariotipo formado por 10 cromosomas telocéntricos y dos cromosomas subtlocéntricos. En cuatro de estos individuos los 2 cromosomas st serían homólogos y en el individuo restante con 2 cromosomas subtlocéntricos estos pertenecen a dos pares diferentes, por lo tanto este es heterocigota estructural para 2 pares de cromosomas (st-t) (Tabla 9.2, Fig. 9.2).

9.2.2.4. Oxalis rhombeo-ovata

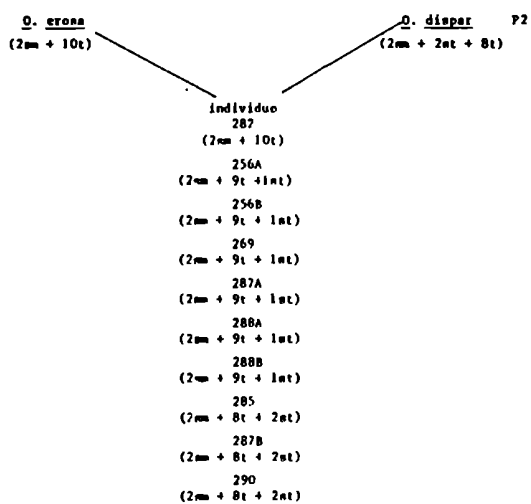
O. rhombeo-ovata tiene un cariotipo constituido por 14 cromosomas del tipo varilla y como en las especies anteriores se observaron variaciones en la posición del centrómero de estos cromosomas.

Se analizaron 13 individuos de dos poblaciones diferentes, y en 8 de estos el cariotipo está formado por los 14 cromosomas

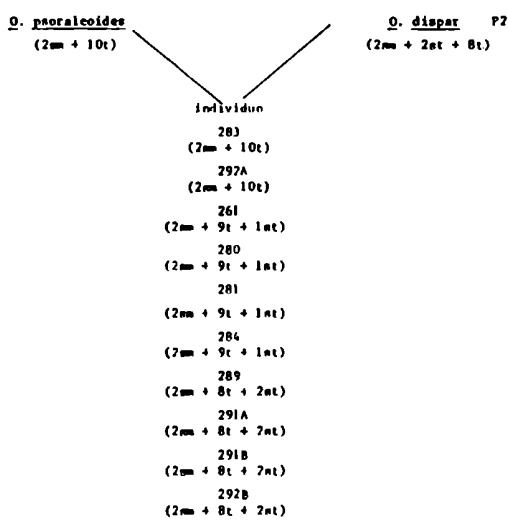
TABLA 9.3.

Análisis de la herencia de los cromosomas subtelocéntricos del complemento cromosómico de O. dispar en la descendencia de los cruzamientos con O. erosa y O. psoraleoides.

cruzamiento tipo 1



cruzamiento tipo 2



frecuencia de individuos con	observada	esperada*
2 cromosomas st	0,35(7)	0,25(5)
1 cromosoma st	0,50(10)	0,50(10)
0 cromosoma st	0,15(3)	0,25(5)

* con segregación al azar



Fig. 9.3. Herencia de los cromosomas subtelocéntricos del complemento cromosómico de *O. dispar* ($2m + 2st + 8t$) en la descendencia de los cruzamientos con *O. erosa* ($2sm-m + 10t$) y *O. psoraleoides* ($2sm+10t$). A, *O. erosa* x *O. dispar* sin cromosomas subtelocéntricos; B, *O. psoraleoides* x *O. dispar* con un cromosoma subtelocéntrico; C, *O. erosa* x *O. dispar* con dos cromosomas subtelocéntricos. (Tabla 9.3).

telocéntricos. Este sería el cariotipo más generalizado puesto que se observó en el mayor número de individuos y en ambas poblaciones. Cuatro individuos provenientes de las dos poblaciones tienen un cromosoma subtelocéntrico y el resto telocéntricos. El par asimétrico (st-t) no siempre es el mismo en todos los individuos, (Tabla 9.1). Solo un individuo, perteneciente a la población de Iguazú, tiene un cariotipo constituido por 2 cromosomas subtelocéntricos y 12 cromosomas telocéntricos. Estos cromosomas no son homólogos y constituyen dos pares de cromosomas asimétricos (st-t), (Fig. 9.2).

9.2.2.5. Discusión sobre inversiones que afectan a cromosomas subtelocéntricos y telocéntricos

El análisis de la meiosis de los distintos individuos heterocigotas de estas especies, no mostraron ninguna de las esperadas figuras meióticas en heterocigotas para inversiones pericéntricas en cromosomas asimétricos (Brandam, 1970). Cuando el segmento invertido es pequeño es poco probable que se produzca quiasma dentro de la región invertida y por lo tanto pueden no encontrarse evidencias directas sobre la naturaleza del reordenamiento estructural. Las variaciones en la posición del centrómero entre individuos de una especie pueden deberse a otros motivos que los debidos a una simple inversión pericéntrica, como por ejemplo a los desplazamientos del centrómero demostrados por Brandham (1969) en Aloineae y por Jackson (1973) en Haplopus. También podrían deberse a que los brazos cortos de los cromosomas subtelocéntricos corresponden a un segmento extra como el descrito por Marks (1957) en Oxalis dispar. Si así fuera los cromosomas del par (st-t) serían de diferente tamaño no teniendo el brazo corto de los cromosomas subtelocéntricos un segmento homólogo en el otro cromosoma del par. Este brazo corto, entraría dentro de la definición de deficiencia estructural híbrida (Darlington, 1965) o de segmento supernumerario (White, 1973; Jones y Rees, 1982). Pero, debido a la poca diferencia de tamaño que existe entre los cromosomas de los distintos complementos no siempre es posible determinar con seguridad los pares de cromosomas homólogos y de esta forma determinar si se trata de cromosomas de igual o de diferente tamaño. Esto podría ser demostrado fehacientemente por medio de la observación del apareamiento de cromosomas paquiténicos. Pero mientras no se pueda obtener esta prueba y teniendo en cuenta que en plantas son escasos los ejemplos tanto de corrimiento del centrómero como de seg

mento supernumerario y además se ha demostrado la existencia de heterocigotas para inversiones pericéntricas en O. erosa, (punto 9.2.1.), se asume que este polimorfismo es debido a inversión pericéntrica de cromosomas telocéntricos - subtelo-céntricos

9.2.3. Conclusión

Existen en plantas ejemplos de polimorfismos para inversiones pericéntricas que se mantienen en las poblaciones naturales con alta frecuencia sin disminuir la fertilidad del heterocigota como en Paeonia californica (Walters, 1952), quien sugiere un valor adaptativo para este tipo de reordenamiento estructural.

Cualquier interpretación que se haga sobre el origen y mantenimiento de estos reordenamientos con la información presente sería meramente especulativa. Pero a los fines de esta tesis es importante destacar que las inversiones pericéntricas pueden haber tenido ingerencia en las modificaciones filogenéticas del cariotipo de estas especies.

CAPITULO 10

DISCUSION

10.1. Variación del número básico en Oxalis

Con los recuentos efectuados en las 53 entidades cuyos cariotipos se describieron en la presente tesis, se completa la información citogenética de 132 especies, subespecies y variedades de Oxalis. De los mismos, 107 representan a 20 secciones de las 29 en que clasifica Knuth (1930) a los Oxalis de América; el resto de las especies contadas son africanas. Tanto los números cromosómicos obtenidos de la revisión bibliográfica como los nuevos recuentos descriptos aquí, se muestran en el Apéndice . En la Tabla 10.1, se resume esta información para cada sección americana y africana.

Entre las especies americanas el número básico más común es $x=7$: el mismo se observó en 35 recuentos diploides donde se contaron $2n=14$ cromosomas. En segundo término se encuentra el número básico $x=6$ que se encontró en 21 recuentos diploides con $2n=12$ cromosomas. En tercer y cuarto lugar se encuentran los números básicos $x=5$ y 9 , ya que se describieron 12 especies con $2n=10$ cromosomas y 11 con $2n=18$. En 4 especies se contaron $2n=16$ cromosomas, lo que implica que el número básico de éstas es $x=8$ y sería el 5° número básico más común entre las especies americanas, junto con el número básico $x=11$ ya que se encontraron 4 entidades con $2n=22$ cromosomas ($x=11$). También se encontraron 3 especies con $2n=26$ cromosomas ($x=13$) y dos especies con $2n=20$ cromosomas ($x=10$). Al considerar también las entidades poliploides, las frecuencias con que aparecen los distintos números básicos, se mantienen más o menos igual, (Tabla 10.2).

Entre las especies africanas, también el número básico más común es $x=7$, pero, salvo un solo recuento, no se encontraron especies con $x=6$. En segundo lugar el número básico más común sería $x=5$ si se aceptara que las especies poliploides con números cromosómicos divisibles por 5 tengan aquel número básico. Pero como no se encontraron especies diploides con $2n=10$ cromosomas es probable que éstos sean números cromosómicos de-

derivados de otros números básicos ancestrales o bien que tengan un origen dibásico. También se encontraron dos especies con $2n=16$ cromosomas, número básico $x=8$. Como entre las especies americanas, entre las africanas, las especies poliploides son en su mayoría de número básico $x=7$, (Tabla 10.3).

De acuerdo al análisis de los diferentes números básicos en ambos centros de diversificación principales del género Oxalis, es evidente que los más comunes son $x=7$ y $x=6$, y que la mayor variabilidad en el número de cromosomas es característica de las especies americanas: en las que se encuentran 8 números básicos diferentes, en cambio entre las africanas sólo se encontraron 3 números básicos. El 87% de las mismas tiene el número básico $x=7$, solo se describieron dos entidades con número básico $x=8$ y una con $x=6$, el resto de las especies son poliploides que tendrían números cromosómicos derivados.

Como sugiere Marks (1956), el grupo de especies de Oxalis de Africa del Sur sería un grupo especializado dentro del género, caracterizado por variabilidad dentro de si mismo a juzgar por el alto número de especies, pero uniforme cuando se lo compara con la diversidad encontrada en el género Oxalis en total.

En la Fig. 10.1, mediante idiogramas se expresa la información contenida en el Apéndice sobre los distintos números básicos encontrados entre las distintas secciones de América y Africa. Para este propósito se consideraron aquellas secciones de las cuales se disponía de dos o más recuentos. Por un lado se representan las frecuencias con que aparecen los distintos números básicos en cada sección, (Fig. 10.1a) y por el otro el porcentaje de recuentos con determinado número básico que se observó en cada sección, (Fig. 10.1b). De la consideración de este diagrama se desprende que los números básicos no son característicos de determinada sección. Por ejemplo los números básicos $x=7$ y 6 se encuentran representados en 9 y 10 respectivamente de las 16 secciones americanas, los números básicos $x=5$ y 9 en 5 y el número básico $x=8$ en 3 secciones. El resto de los números básicos $x=10,11$ y 13 solo aparecen en algunas especies de secciones que no tendrían estrecha relación filogenética. Estos últimos, dado su alto valor y escasa

frecuencia serían derivados de otros números básicos ancestrales por dos mecanismos diferentes: poliploidía y posterior aneuploidía o bien que estos números cromosómicos sean dibásicos consecuencia de hibridación entre 2 especies con diferente número cromosómico y posterior duplicación cromosómica. Los distintos citotipos encontrados en la especie O. corymbosa serían un buen ejemplo de aneuploidía en poliploides. El número cromosómico más bajo encontrado en esta entidad es $2n=14$ (Naranjo et al., 1982) también se encontraron tetraploides ($2n=28$) e individuos con $2n=22$ y 30 cromosomas (Chatterjee, 1970), que probablemente tengan su origen por aneuploidía. El número cromosómico $2n=26$ en O. lasiophylla (de Azkue, no publicado) podría ser de origen dibásico puesto que en especies afines pertenecientes a la misma sección (Articulata) se encontraron los números básicos $x=6$ y $x=7$ en especies diploides y poliploides (Naranjo et al., 1982; de Azkue, no publicado). El alotetraploide artificial, con $2n=26$ cromosomas, entre O. psoraleoides ($2n=12$) y O. rhomboides-ovata ($2n=14$), ejemplifica como la formación de un híbrido estéril (F_1 , $2n=13$) por duplicación cromosómica recobra la fertilidad y se mantiene aislado reproductivamente de las especies parentales, (punto 7.2.2.7).

Además de esta variación en el número básico entre las especies afines y aún intraespecíficas, explicable por aneuploidía u origen dibásico, existen otras variaciones en el número básico entre especies afines, pertenecientes a una misma sección, a nivel diploide, cuya explicación estaría relacionada con reordenamientos estructurales. Uno de los ejemplos más ilustrativos en el género lo constituyen las especies subarbutivas que a pesar de formar un grupo filogenéticamente relacionado y monofilético dentro del género, tienen 3 números básicos diferentes: $x=5$, 6 y 7 . Entre estas especies el número básico $x=6$ es el más común, no solo porque la mayor parte de las entidades tienen este número básico sino por la distribución geográfica de las especies que lo poseen. Los otros dos, $x=5$ y $x=7$ son derivados por procesos que implican reordenamientos robertsonianos. Con respecto a las especies con número básico $x=5$ no existen evidencias directas que indiquen cual es su origen. Sin embargo, el hecho de que algunas especies tienen un par de cromosomas bibraciales en un complemento constituido por cromosomas acrocéntricos (Oxalis sp. N° 2, O. fritillariformis y O. bupleurifolia, y la presencia de un cromosoma mucho más grande que el resto de los cromosomas

del complemento (Oxalis sp. N° 1), serían indicios de que la fusión céntrica y la inversión pericéntrica pueden haber tenido importancia en la conformación de estos cariotipos. Por otro lado quedó demostrada la relación robertsoniana entre O. rhombeo-ovata, $x=7$ con especies de número básico $x=6$. De esta forma se explica el origen del número básico $x=7$ en la sección Thamnoxys a partir del número básico $x=6$. En el análisis de la meiosis de los híbridos entre O. rhombeo-ovata ($2n=14$) con O. psoraleoides y O. erosa ($2n=12$) y el híbrido (O. erosa x O. dispar), también con $2n=12$ cromosomas, se observó la formación del trivalente entre un cromosoma metacéntrico de las especies con $2n=12$ cromosomas y dos cromosomas telocéntricos de O. rhombeo-ovata asociados con un quiasma a cada uno de los brazos del cromosoma bibráquial. La afinidad encontrada entre estas cuatro especies y el hecho que en el complemento cromosómico de O. rhombeo-ovata se encuentran dos cromosomas telocéntricos homeólogos a cada uno de los brazos del cromosoma metacéntrico de cada una de las especies con $2n=12$ cromosomas, desvirtúa la hipótesis de Marks (1957) sobre el origen del cariotipo de O. dispar. Según este autor el cariotipo de O. dispar se habría originado por sucesivas fisiones céntricas de cromosomas metacéntricos ancestrales y pérdida de uno de los brazos debido a su condición deletérea.

Dada la variabilidad de los cariotipos del género reflejada en los diversos tamaños, formas y número de los cromosomas, uno de los caminos para obtener información sobre los mecanismos que originaron los cambios cromosómicos, es realizar estudios citogenéticos en grupos de especies filogenéticamente relacionadas. En este sentido los Oxalis arbustivos, en su mayoría pertenecientes a la Sección Thamnoxys, resultan un material excelente para comprender estas variaciones. En este grupo operaron en la modelación de los distintos cariotipos cambios en el contenido de ADN, fusiones y fisiones céntricas, inversiones pericéntricas y poliploidía.

Por otro lado, el grupo de especies afines a O. amara ejemplifica otro mecanismo de variación en el cariotipo, según el cual el número cromosómico se mantiene constante, no obstante, existen variaciones en el contenido de ADN y en la simetría de los cromosomas.

TABLA 10.1.

Número de cromosomas encontrados en las distintas secciones americanas y africanas de Oxalis. (Resumen del apéndice).

SECCIONES AMERICANAS

Austroamericanae	1(6)d; 3(6)p.*
Andicolae	1(6)p; 1(7)d.
Articulatae	2(6)d; 4(7)d; 3(7)p; 1(9)d; 1(13)d.
Angustifolia	1(7)d; 1(7)p.
Acetosella	1(5)d; 1(6)p; 1(9)d; 1(11)d, 2(2n=30); 1(2n=35).
Alpinae	1(2n=40).
Clematodes	6(5)d; 1(6)d.
Carnosae	1(8)d; 3(9)d.
Corniculatae	1(6)d; 9(6)p; 2(7)p; 1(8)d; 2(9)d; 1(10)d; 1(11)d; 1(2n=58).
Capillares	1(2n=48-50).
Heterophyllum	2(5)d.
Holophyllum	1(5)d; 1(6)d.
Jonoxalis	1(6)d; 20(7)d; 14(7)p; 1(10)d; 2(11)d; 1(13)d; 2(2n=30); 1(2n=35); 1(2n=46).
Laxae	2(9)d.
Ortigieseae	1(7)d; 1(7)p; 2(8)d; 1(8)p; 1(2n=56-58).
Palmatifoliae	1(2n=28-30).
Polyoxalis	5(7)d; 10(7)p; 1(13)d; 1(2n=46).
Tuberosae	1(2n=72)
Roseae	1(6)d; 1(7)d; 1(9)d.
Thamnoxys	2(5)d; 13(6)d; 3(6)p; 1(7)d; 1(2n=80).

SECCIONES AFRICANAS

Angustatae	1(6)d; 3(7)d; 1(7)p; 3(2n=30); 1(2n=40).
Campanulatae	1(7)d; 2(8)d.
Cernuae	2(7)d; 4(7)p; 1(2n=34); 1(2n=35).
Crassulae	2(7)d; 2(7)p.
Oppositae	2(7)d; 2(7)p; 1(2n=40).
Stricto-phyllae	2(7)p.

* Entre paréntesis se indica el número básico, delante del mismo el número de recuentos en que se encontró determinado número básico y detrás si fué en diploides o poliploides. En el caso que no se mencione el número básico se indica entre paréntesis el número de cromosomas del recuento.

TABLA 10.2.

Porcentaje de los distintos números básicos en los recuentos diploides y poliploides de Oxalis americanos (extractado de apéndice).

número básico	recuentos en diploides		recuentos cantidad	poliploides		recuentos cantidad	totales	
	cantidad	porcentaje		porcentaje	porcentaje			
7	35	38,5	30	62,5	65	46,50		
6	21	23,5	17	35,5	38	27,00		
5	12	13,0	0	0	12	9,00		
9	11	12,0	0	0	11	8,00		
8	4	4,0	1	2	5	3,25		
11	4	4,0	0	0	4	3,00		
13	3	3,0	0	0	3	2,00		
10	2	2,0	0	0	2	1,25		

TABLA 10.3.

Porcentaje de los distintos números básicos en los recuentos diploides y poliploides de Oxalis africanos (extractado de apéndice).

número básico	recuentos en diploides		recuentos cantidad	poliploides		recuentos cantidad	totales	
	cantidad	porcentaje		porcentaje	porcentaje			
7	10	77	10	100	20	87		
8	2	15	0	0	2	9		
6	1	8	0	0	1	4		

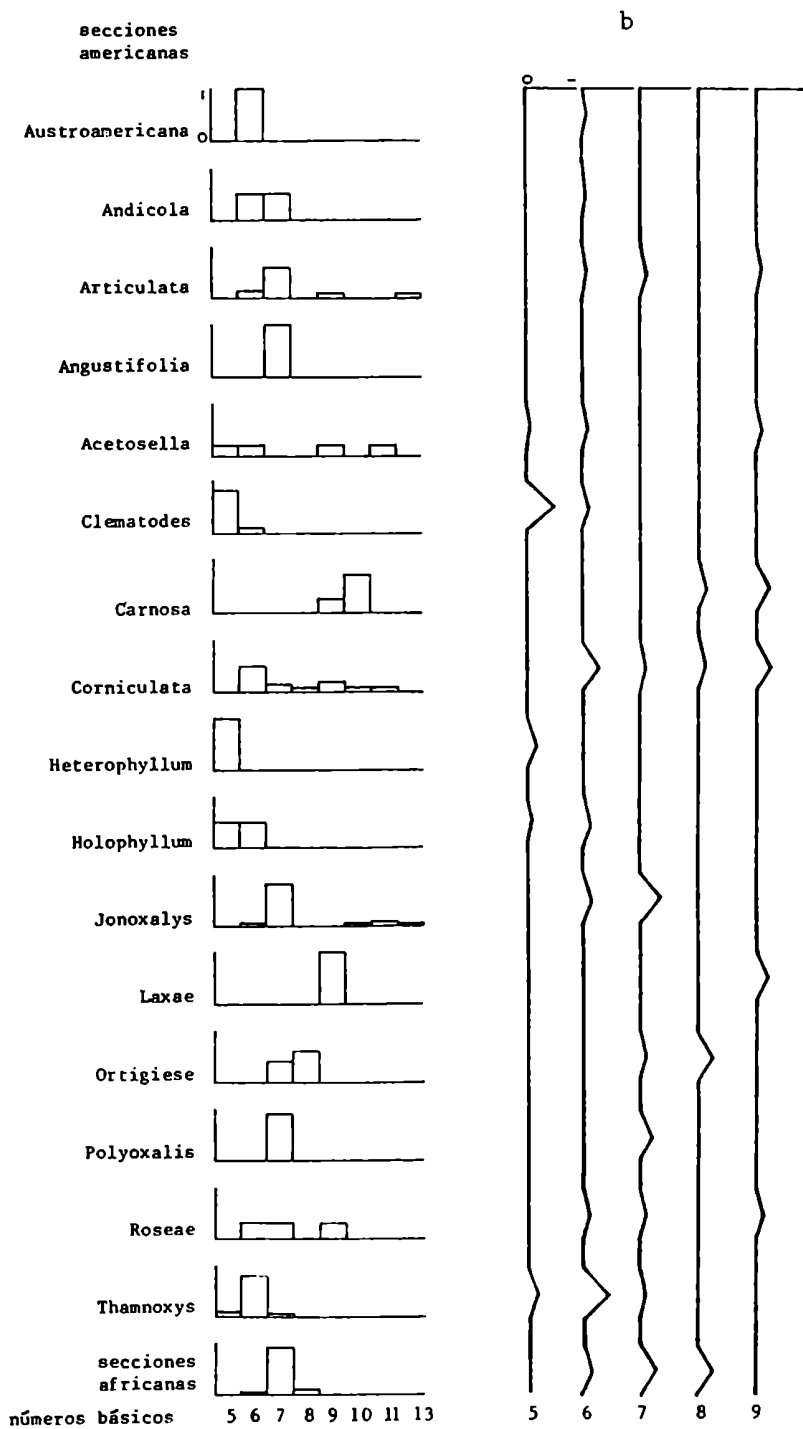


Fig. 10.1. Números básicos en las secciones americanas y en especies africanas. a, frecuencia de los distintos números básicos en cada sección americana y en las especies africanas. b, frecuencia de recuentos con determinado número básico en cada sección americana y especies africanas.

10.2. Variación del cariotipo entre especies de las Secciones *Thamnoxys*, *Heterophyllum* y *Holophyllum*

Con el objeto de poder describir mejor la variación del cariotipo entre estas especies como así también las posibles relaciones filogenéticas entre ellas, se ordenan los cariotipos de acuerdo al número, forma y tamaño de los cromosomas en 6 clases, (Fig. 10.2).

En la clase N° 1 se encuentra una sola especie de la sección *Thamnoxys*, *Oxalis* sp. N° 1 con $2n=10$ cromosomas. Esta especie tiene los cromosomas más pequeños encontrados en los *Oxalis* subarbustivos y el menor contenido de ADN, 1,76 pg. El cariotipo de esta especie es totalmente asimétrico, (Fig. 3.4).

La clase N° 2 es la más común ya que más del 50% de las especies tienen un cariotipo con estas características. Once especies y una variedad pertenecen a la sección *Thamnoxys* y otra especie a la sección *Holophyllum*. Estas entidades son; de la Sección *Thamnoxys*: *O. frutescens*, *O. glaucifolia*, *O. cytisoides*, *O. tenuicalyculata*, *O. euphorbioides*, *O. barrelieri*, *O. sepium*, *O. hedyсарifolia*, *O. cratensis*, *O. sellowii* var. *diversifolia* y *O. sellowii* var. *latifolia* y de la Sección *Holophyllum*: *O. renifolia*. Todas tienen el mismo número básico $x=6$ y el cariotipo es casi totalmente simétrico pues los cromosomas son metacéntricos y submetacéntricos, (Fig. 3.2; Fig. 3.3. y Fig. 3.4) . A pesar de que en esta clase se encuentran especies diploides, tetraploides, hexaploides y dodecaploides, el tamaño de los cromosomas es similar entre las especies y el contenido de ADN por genoma haploide no tiene diferencias significativas entre las especies y varía entre 1,13 y 1,75 pg, (punto 4.2).

La clase N° 3 está definida por tres especies, dos de ellas de la sección *Heterophyllum*, *O. bupleurifolia* y *O. fritillariformis*, y una de la sección *Thamnoxys*, *Oxalis* sp. N° 2. Si bien todas tienen $2n=10$ cromosomas con 4 pares de cromosomas asimétricos y un par de cromosomas bibráquiales, (Figs. 3.2 y 3.4) existen entre ellas variaciones en el tamaño de los cromosomas que se refleja en diferencias en el contenido de ADN que es de 4,60 pg. en *O. fritillariformis*, 5,82 pg. en

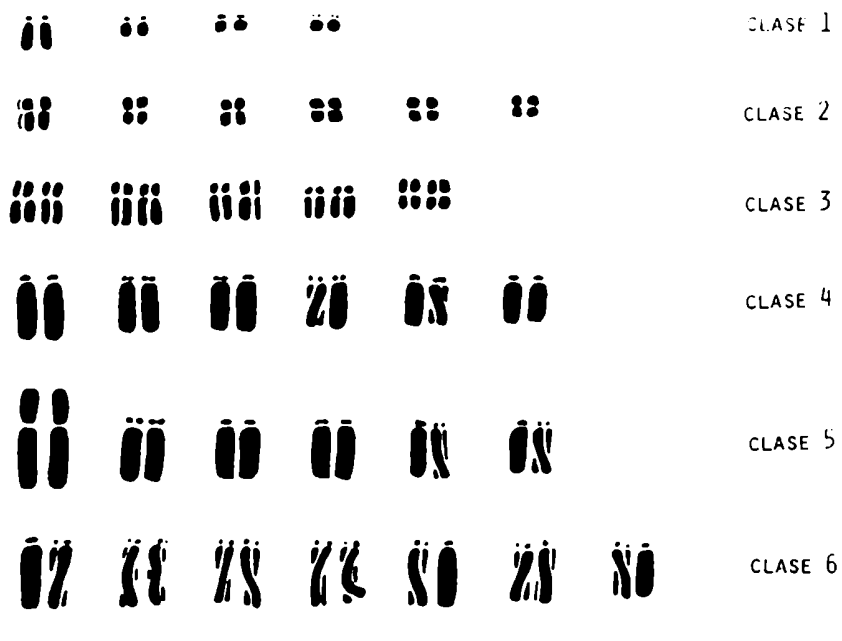


Fig. 10.2. Clases de cariotipos entre las especies de la sección *Thamnoxys*, definidas por número forma y tamaño de los cromosomas. En la clase 1, *Oxalis* sp. N^o1, en la clase 2, *O. citysoides*, en la clase 3, *Oxalis* sp. N^o 2, en la clase 4, *O. neuwiedii*, en la clase 5 *O. erosa* y en la clase 6 *O. rhombeo-ovata*.

O. bupleurifolia y 9,50 pg. en Oxalis sp. N° 2.

En la clase N° 4 se encuentran 2 especies de la sección Thamnoxys: O. hassleri y O. neuwiedii ambas especies tienen $2n=12$ cromosomas asimétricos, (Figs. 3.3). La diferencia más importante entre el cariotipo de ambas especies está dado por el tamaño de los cromosomas que son más grandes en O. neuwiedii. También el contenido de ADN es mayor en esta especie que tiene 13 pg. contra los 10,49 pg. de O. hassleri.

La clase N° 5 la definen 3 especies con cariotipo similar, todas de la sección Thamnoxys: O. erosa, O. psoraleoides y O. dispar tienen todas $2n=12$ cromosomas un par metacéntrico a submetacéntrico y 5 pares telocéntricos-subtelocéntricos, (Figs. 3.2 / 3). Entre O. erosa y O. psoraleoides no existen diferencias en el tamaño de los cromosomas ni tampoco en el contenido de ADN que es de 26,20 pg. en la primera especie y de 27,29 en la segunda. En cambio los cromosomas de O. dispar son sensiblemente más grandes y tienen un contenido de ADN significativamente mayor que en las otras dos especies, siendo de 33,01 pg.

La clase N° 6 definida por número y forma de cromosomas está integrada por una sola especie de la Sección Thamnoxys: O. rhombo-ovata. Esta tiene $2n=14$ cromosomas todos en forma de varilla, (Fig. 3.4). La forma y el tamaño de los cromosomas de esta especie es similar al de los cromosomas en forma de varilla de las especies que definen la clase anterior aunque más pequeños. Es así que, a pesar de tener un mismo número fundamental (número de brazos) $N_f=14$ difiere significativamente con aquellas en cuanto al contenido de ADN que en esta especie es de 19,04 pg.

Al comparar las clases recientemente definidas por la morfología del cariotipo con los grupos de especies entre los cuales existen diferencias significativas en el contenido de ADN, (punto 4.1), se encuentra que las especies que integran las clases y los grupos son más o menos las mismas, (Tabla 10.4). Esta congruencia estaría indicando que entre las especies de la sección Thamnoxys y especies de secciones afines, la divergencia evolutiva fue acompañada no solo por cambios en el cariotipo (número y forma de los cromosomas) sino por

TABLA 10.4.

Comparación de las especies que integran los grupos definidos por el contenido de ADN por genoma haploide y las clases definidas por la morfología del cariotipo.

grupos definidos por contenido de ADN	contenido de ADN por genoma haploide pg.	clases definidas por morfología del cariotipo
<u>Oxalis</u> sp N°1	0,88	<u>Oxalis</u> sp N°1
<u>O. linearis</u>	1,13	<u>O. linearis</u>
<u>O. sepium</u>	1,16	<u>O. sepium</u>
<u>O. futescens</u>	1,18	<u>O. futescens</u>
<u>O. barrelieri</u>	1,25	<u>O. barrelieri</u>
<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>	1,25	<u>O. sellowii</u> var. <u>latifolia</u>
<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u>	1,28	<u>O. sellowii</u> var. <u>diversifolia</u>
<u>O. hedysarifolia</u>	1,30	<u>O. hedysarifolia</u>
<u>O. renifolia</u>	1,42	<u>O. renifolia</u>
<u>O. glaucifolia</u>	1,48	<u>O. glaucifolia</u>
<u>O. cratensis</u>	1,75	<u>O. cratensis</u>
<u>O. fritillariformis</u>	2,30	<u>O. fritillariformis</u>
<u>O. bupleurifolia</u>	2,91	<u>O. bupleurifolia</u>
<u>Oxalis</u> sp N°2	4,75	<u>Oxalis</u> sp N° 2
<u>O. hassleri</u>	5,25	<u>O. hassleri</u>
<u>O. neuwiedii</u>	6,50	<u>O. neuwiedii</u>
<u>O. rhombico-ovata</u>	9,52	<u>O. rhombico-ovata</u>
<u>O. erosa</u>	13,1	<u>O. erosa</u>
<u>O. psoraleoides</u>	13,6	<u>O. psoraleoides</u>
<u>O. dispar</u>	16,5	<u>O. dispar</u>

cambios en el contenido de ADN con un rango de variación entre 1,76 y 33,01 pg. entre especies diploides. Esta comparación permite visualizar dos hechos importantes: primero, que existen especies que a pesar de tener igual morfología cariotípica definen grupos significativamente diferentes de acuerdo al contenido de ADN, y segundo, que a pesar de existir diferencias estructurales que implican diferentes números básicos entre especies, no existen entre éstas diferencias significativas en el contenido de ADN. Como ejemplo del primer caso están O. hassleri del grupo N° 3 y O. neuwiedii del grupo N° 4, y por otro lado O. erosa y O. psoraleoides del grupo N° 6 y O. dispar del grupo N° 7, (Fig. 10.3), los cuales serían indicios de que el cambio del contenido de ADN tuvo influencia en la diferenciación de especies. Como ejemplo del segundo caso el hecho de que en el grupo N° 3 definido por el contenido de ADN, se encuentren dos especies con diferente número básico, Oxalis hassleri y Oxalis sp. N° 2, indicaría que si bien se produjo divergencia a partir de cariotipos ancestrales por reordenamientos estructurales, dando dos números básicos diferentes $x=5$ y 6 , independientemente, los cambios en el contenido de ADN en la historia evolutiva de estas especies, habría modelado los cariotipos que en la actualidad éstas poseen.

10.2.1. Tamaño de los cromosomas y diversificación

Lo ejemplificado en el punto anterior sobre especies que tienen un cariotipo muy similar y se diferencian por el tamaño de los cromosomas y el contenido de ADN, (Fig. 10.3), son evidencias, como se dijo, de que los cambios en el contenido de ADN pudieron haber tenido influencia en la diversificación per se. Uno de los efectos de estos cambios podría ser el establecimiento de barreras reproductivas entre especies incipientes (Martín, 1968; Rees y Jones, 1972). Las diferencias en el contenido de ADN entre especies de Festuca son la causa de las dificultades en el apareamiento cromosómico en los híbridos y consecuentemente de la disminución en la fertilidad (Rees et al., 1982; Seal, 1983). Entre las diferentes razas de Cryptobothrus chrysophorus se observan diferencias en el contenido de ADN de hasta un 19% (Rees et al., 1978) que podría indicar aislamiento reproductivo. En Oxalis, el caso de O. erosa, O. psoraleoides y O. dispar podrían ser ejemplos de esta situación. Como ya se describió, en-

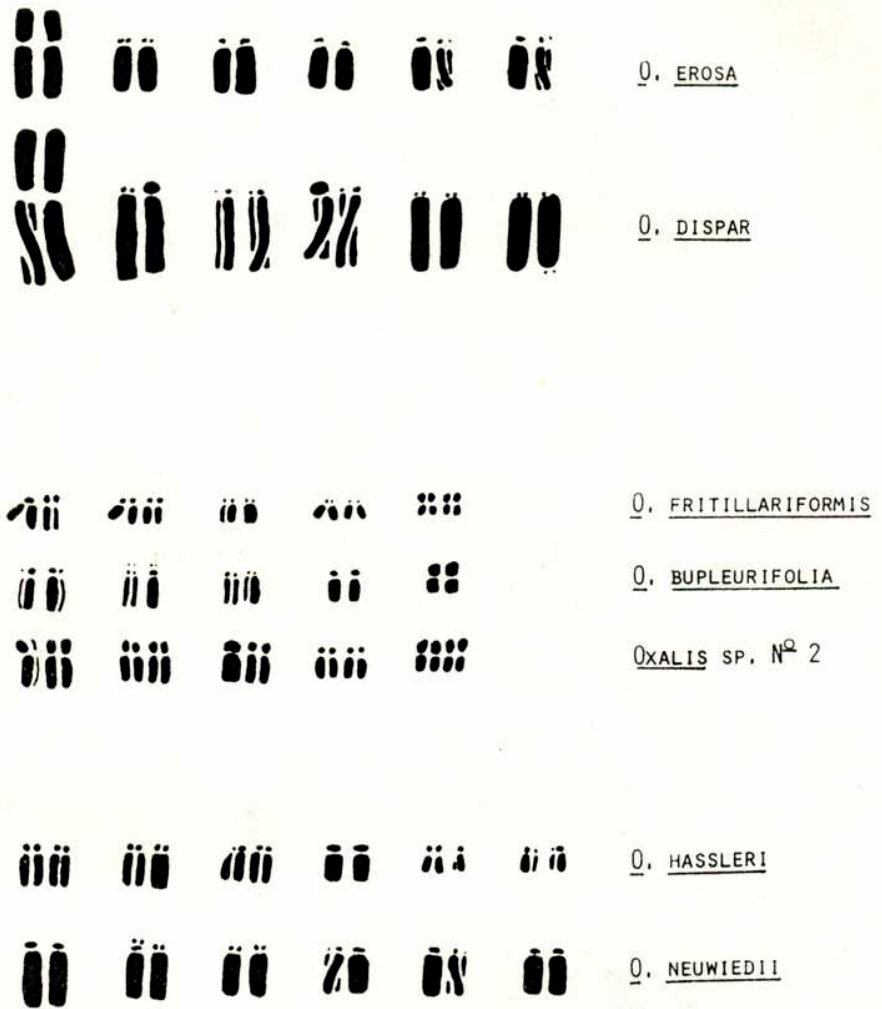


Fig. 10.3. Cariotipos de especies con igual número y similar morfología de cromosomas, pero que se diferencian por el tamaño de los mismos y por el contenido de ADN.

tre estas especies no hay diferencias observables en la morfología del cariotipo pero el tamaño de los cromosomas y el contenido de ADN de O. dispar son mayores que el de las otras dos especies. Si bien el comportamiento meiótico de los híbridos entre estas 3 especies es normal, en el caso de los híbridos entre especies con diferente contenido de ADN se observaron bivalentes heteromórficos y disminución en la fertilidad con respecto a lo que se observa en los híbridos entre especies con igual contenido de ADN, (punto 7.2).

10.2.2. Evolución del cariotipo

El cariotipo ancestral de los Oxalis subarbutivos estaría formado por 12 cromosomas pequeños, esta afirmación no se basa solamente en que es el número cromosómico más común entre los Oxalis subarbutivos sino en que es un número cromosómico muy común en el género en total. A partir de aquel cariotipo ancestral se habrían diferenciado diversas líneas evolutivas, una de las cuales, caracterizada por cromosomas pequeños metacéntricos y submetacéntricos, fue muy exitosa a juzgar por el alto número de especies con este cariotipo. Las especies con $2n=10$ cromosomas podrían tener su origen a partir de especies con $2n=12$ cromosomas por fusión céntrica e inversión. El aumento en el contenido de ADN también tuvo influencia en la modelación del cariotipo de las especies con $2n=10$ cromosomas. Principalmente por aumento en el contenido de ADN, sin modificación en el número de cromosomas se habría originado el cariotipo de las especies con $2n=12$ cromosomas asimétricos. Las especies O. erosa, O. psoraleoides y O. dispar que también mantienen el número cromosómico $2n=12$, se caracterizan por un marcado incremento en el contenido de ADN el cual no habría sido proporcional en todos los cromosomas del complemento ya que un par es mucho más grande que el resto y metacéntrico. A partir de un ancestro común, a estas especies, pero con menor contenido de ADN, se habría diferenciado por fisión céntrica el cariotipo con $2n=14$ cromosomas telocéntricos como el de O. rhombeo-ovata.

10.3. Variación del cariotipo entre las especies afines a O. amara

Este grupo de especies, en su mayoría pertenecientes a la

sección Clematodes, se caracteriza por poseer $2n=10$ cromosomas grandes con variaciones interespecíficas en el grado de simetría. A pesar de la uniformidad en el número, forma y tamaño de los cromosomas, los cariotipos de estas especies se pueden dividir en tres clases de acuerdo a la simetría de los cromosomas, (Fig. 10.4). En la clase N° 1, se encuentran 3 especies que tienen el cariotipo más simétrico: O. amara, O. praetexta y Oxalis sp. N° 3. La clase N° 2 la definen 2 especies O. sarmentosa y O. hepática con cariotipos más asimétricos que las especies anteriores y en la tercer clase se encuentran O. niederleinii y O. subcorymbosa que tienen el cariotipo más asimétrico pues la mayoría de los cromosomas son telocéntricos, (Fig. 10.4).

Si bien no se pudo medir el contenido de ADN en todas las especies de este grupo, se midió en 5 entidades que representan a las tres clases definidas en el párrafo anterior. La variación en el contenido de ADN entre estas especies no tiene un rango muy amplio como en el caso de las especies subarbutivas ya que aquí oscila entre 9,25 y 15,59 pg. No obstante se observó que esta variación está correlacionada con la variación en la simetría de los cariotipos. El aumento del contenido de ADN está correlacionado positivamente con el aumento del número de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos y disminución de los cromosomas asimétricos, subtelocéntricos y telocéntricos, manteniendo constante el número de cromosomas totales. Así la variación en la simetría del cariotipo entre las especies podría deberse no solo a inversiones pericéntricas sino a cambios en el contenido de ADN influyendo en las relaciones de tamaño de los brazos de los cromosomas, (capítulo 5), (Fig. 10.4.).

Es interesante mencionar que son poco frecuentes entre los ejemplos conocidos de evolución del cariotipo, cambios en la simetría manteniendo constante el número de cromosomas. El caso de Aegilops sería el más similar. En este género existe variación en la simetría del cariotipo manteniendo constante el número de cromosomas $2n=14$. Además en Aegilops como en Oxalis las especies con menor contenido de ADN (Furuta, 1970) y mayor especialización (Stebbins, 1974) tienen cariotipo más asimétrico.

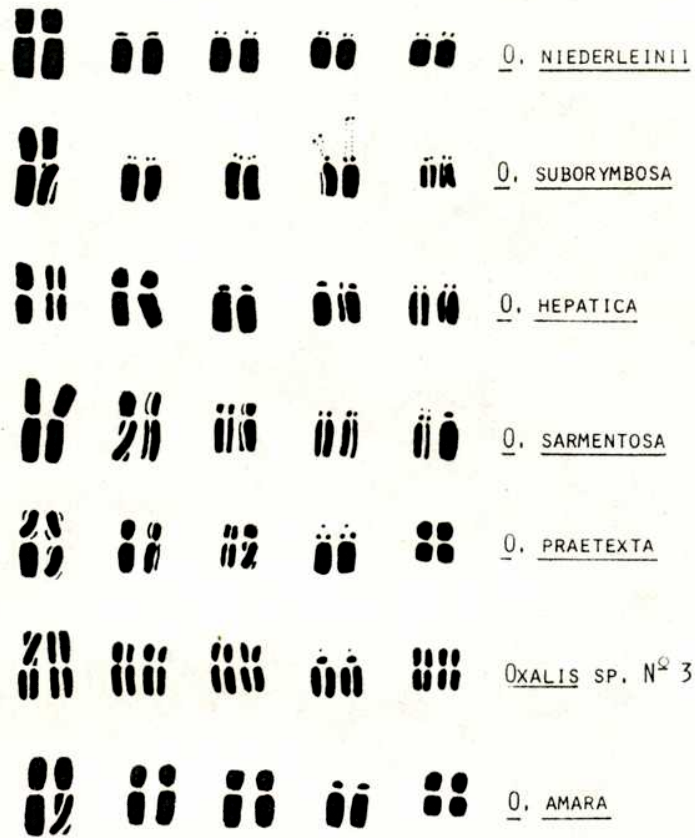


Fig. 10.4. Cariotipos comparados de las especies afines a O. amara. O. niederleinii y O. subcorymbosa tienen el cariotipo más asimétrico y son anuales. O. hepatica y O. sarmentosa con cariotipo intermedio en cuanto a la simetría de los cromosomas son caméfitas estoloníferas. O. praetexta, Oxalis sp. N° 3 y O. amara, que tienen el cariotipo más simétrico son las tres perennes geófitas.

10.4. Valor adaptativo de los cambios en el contenido de ADN

Si bien está ampliamente documentada la existencia de variaciones en el contenido de ADN entre especies afines (Sparrow et al., 1972; Bennett, 1972; Bennett y Smith, 1976; etc.) estos datos se refieren a entidades que viven en regiones templadas o subtropicales de alta montaña, distribuidas según gradientes de temperatura por latitud o altitud. En cambio, el caso de los Oxalis pertenecientes a la sección Thamnoxys es de particular interés no solo porque la variación es única entre especies pertenecientes a un mismo género de dicotiledóneas, sino también porque se da entre entidades tropicales que se distribuyen en lugares sin diferencias de latitud o altitud casi todas a nivel del mar. La mayor diferencia ecológica entre los distintos hábitats de estas especies consiste en gradientes de luminosidad causados por la alternancia de bosques y savanas o pastizales incluidos en el área de distribución de estas especies. Por estas razones los resultados obtenidos en el estudio de la asociación de caracteres morfológicos con el contenido de ADN, (capítulo 8), son ideales para interpretar el valor adaptativo de los cambios en el contenido de ADN. Bennett (1973), sugirió que el ADN nuclear tiene influencia en el desarrollo de los organismos de dos formas, primero por medio del contenido de información génica (genotipo) y segundo, indirectamente e independientemente de su información génica, debido a consecuencias mecánicas o físicas de su masa (nucleotipo), jugando el nucleotipo un rol de control en la determinación de algunos caracteres fenotípicos. De esta forma el tamaño del genoma determina no solo el tiempo mínimo de generación sino que tiene influencia sobre los límites de tamaño de células, tejidos y órganos (granos de polen, estomas, semillas, etc.). La teoría del ADN armazón (Skeletal DNA, Cavallier-Smith, 1982 y 1983) sería una explicación a las correlaciones observadas entre el contenido de ADN y el tamaño de núcleos, células u órganos. Esta teoría se basa en que la masa total del ADN actúa como esqueleto que determina el volumen del núcleo, entonces incrementos o decrecimientos en el contenido de ADN alterarían directamente el volumen nuclear. Los incrementos evolutivos en el volumen celular seguidos de selección hacia un incremento del volumen del núcleo, serían la causa de un aumento adaptativo en el monto de ADN. Como consecuencia la proporción de ADN no génico en el genoma se incrementará debido

al rol de armazón que este tiene.

De los caracteres morfológicos de las especies de Oxalis de la Sección Thamnoxys, cuya asociación con el contenido de ADN fue analizada, el incremento de la masa de las semillas y de los óvulos con el contenido de ADN ofrecería una ventaja adaptativa con respecto a las especies con menor contenido de ADN, que permite la colonización del sotobosque a partir de ancestros que vivieran en espacios abiertos. Las especies del sotobosque tienen mayor contenido de ADN y cromosomas más grandes que aquellas que habitan pastizales existiendo también casos intermedios. Las semillas grandes contienen grandes cantidades de material de almacenamiento, por lo tanto pueden producir plántulas vigorosas con óptima habilidad competitiva (Stebbins, 1974; Black, 1957). En consecuencia la selección natural actuaría en favor de un incremento del tamaño de las semillas pues permitiría una más eficiente adaptación en condiciones de germinación con baja radiación como el sotobosque. En un trabajo reciente (Foster y Jonson, 1985) demuestra la correlación existente entre la masa de las semillas y los requerimientos de luz necesarios para el establecimiento de especies arborescentes en bosques tropicales. Aquellas especies cuyas semillas germinan debajo de una canopia cerrada tienen una masa de semilla mayor que aquellas especies que requieren lugares abiertos para establecerse.

En el capítulo 8, no solo se describe la correlación que existe entre el contenido de ADN y la masa de las semillas sino también con el tamaño de los óvulos. A su vez se mostró que la masa de la semilla está relacionada con el tamaño del óvulo maduro y que a medida que aumenta el tamaño del óvulo maduro se observa una reducción del número por carpelo. También en árboles tropicales se encontró que la masa de las semillas pueden tener influencia directa sobre muchas facetas de la estrategia reproductiva de una especie, así semillas de mayor masa pueden limitar el número producido (Foster y Jonson, 1985). Es posible que el aumento observado en el tamaño de los granos de polen, concomitante con el aumento en el contenido de ADN, esté relacionado al aumento de aquellos caracteres, ya sea porque el tamaño de los granos de polen tienen importancia en el desarrollo del tubo polínico, largo del estilo, grosor del estigma (Plitmann et al., 1983; Cruden et al., 1985) o bien que la relación

entre tamaño de polen y ADN tenga que ver con el aumento de las estructuras foliares y sea como afirma Cruden et al. (1985) una relación de tipo filética y no funcional. Al respecto es importante mencionar que el grano de polen debe llevar un contenido de ADN igual al del óvulo a fecundar.

De acuerdo a las evidencias discutidas se infiere que el aumento del tamaño de las semillas tendría relación directa con el aumento en el contenido de ADN. Si bien hasta el momento no se hicieron estudios sobre el metabolismo de las sustancias de reserva de las semillas, el alto contenido de ADN se sabe influye sobre el tamaño nuclear y este aumento de la superficie nuclear implica un aumento en el número de poros nucleares lo que permite transporte de altas tasas de ARN r al citoplasma (Cavallier-Smith, 1982).

Entre las especies afines a O. amara también se encontró correlación entre el contenido de ADN y un mayor grado de especialización. En el caso de estas especies la tendencia sería al revés de la descripta para los Oxalis subarbutivos pues en aquellas especies las que tienen menor contenido de ADN son anuales y aquellas con mayor contenido son perennes. También se determinó que aquellas especies con alto contenido de ADN son autoincompatibles, mientras que las que tienen bajo contenido de ADN son autocompatibles facultativas. Tanto los caracteres relacionados a la forma de vida, perenne-anual, como aquellos relacionados con el sistema reproductivo, autocompatible-auto incompatible, son útiles en la determinación de tendencias evolutivas. En el caso del tiempo de generación está de acuerdo con todas las evidencias que corroboran la relación entre el contenido de ADN y el tipo de ciclo de vida, que indica que aquellas especies anuales tienen menor contenido de ADN que las perennes relacionadas (Bennett, 1972) debido a que mayores contenidos de ADN implican mayor duración de la fase de síntesis de ADN y del tiempo mínimo del ciclo celular mitótico y meiótico (Bennett, 1973).

10.5. Relación entre la variación cromosómica y el hábito

10.5.1. Especies de la sección Thamnoxys y especies de secciones afines

En el punto 10.4., se discutió el posible efecto del contenido de ADN en la adaptación para vivir en sotobosque. Las modificaciones más importantes que se determinaron serían aquellas que afectan al sistema reproductivo, mayor tamaño de semillas y granos de polen. Junto a estas modificaciones también se observan variaciones en el hábito que afecta fundamentalmente el tallo y la posición de las hojas e inflorescencias en éste. Aquellas especies que viven en pastizales, o sabanas tienen tallos flexuosos o apoyantes y en algunos casos tienen aspectos intermedios entre herbáceas y leñosas. En cambio aquellas de sotobosque tienen tallos erectos leñosos constituyendo verdaderos arbustos en algunos casos. También existen especies en las cuales se observa una disposición apical de hojas e inflorescencias por acortamiento de entrenudos. Este tipo de adaptación que implica una optimización del recurso lumínico junto con aquellas modificaciones del sistema reproductivo correlacionado al aumento en el contenido de ADN, pueden haber sido de fundamental importancia en la conquista del sotobosque a partir de ancestros de áreas abiertas.

Entre las especies de la sección Corniculata también existe una adaptación a vivir en el interior del bosque de especies derivadas de ancestros de áreas abiertas que implica la adquisición de tallo erecto (Eiten, 1963). Pero en el caso de las especies subarborescentes de la sección Thamnoxys existe un notable incremento en la formación de leño. Esta tendencia adaptativa de herbáceo a leñoso contradice lo que ocurre en otros grupos vegetales donde los taxones leñosos son considerados más primitivos que aquellos herbáceos relacionados. No obstante existen ejemplos en la literatura que muestran la posibilidad de un retroceso evolutivo a aparición de caracteres ancestrales (paedomorfosis) como consecuencia de una nueva respuesta adaptativa (Carlquist, 1977). En el género Veronica las numerosas especies de Nueva Zelandia son arbustos altamente poliploides posiblemente derivados de ancestros herbáceos diploides. También son ejemplo de esta tendencia evolutiva especies arbustivas del género Mimulus, el género Anthemisia dentro de la tribu Anthemidae y especies de los géneros Atriplex, Eurotica, Grayia y Sarcobatus de la familia Chenopodiaceae (Stebbins, 1974).

10.5.2. Especies afines a O. amara

Como ya se mencionó, a pesar de que todas estas especies tienen $2n=10$ cromosomas similares en cuanto al tamaño, se las puede separar en 3 grupos de acuerdo a la simetría de los cromosomas. Estos grupos también están definidos por los hábitos diferentes. Siendo geófitas tuberosas, aquellas que poseen cariotipos más simétricos y mayor contenido de ADN, caméfitas a aquellas de simetría intermedia y contenidos de ADN también medios y terófitas aquellas con cariotipos casi totalmente asimétrico y menor contenido de ADN.

Este patrón de diversificación tan diferente en los dos grupos de especies posiblemente reflejen diferentes historias evolutivas como respuestas diferentes a condiciones ecológicas distintas. Como ya se mencionó los Oxalis subarborescentes se encuentran distribuidos en regiones tropicales o subtropicales caracterizadas por la alternancia de bosques y sabanas o pastizales mientras que las especies afines a O. amara habitan en pastizales subtropicales y templados.

10.6. Distribución geográfica y la variación cromosómica y morfológica en Oxalis

Ya se mencionó la diferencia existente entre los dos centros principales de diversificación de Oxalis, África del Sur y América del Sur, con respecto a los números básicos. El continente africano se caracteriza por la uniformidad mientras que América por la diversidad. Este mismo esquema se observa al considerar las formas de vida. A pesar de la diversidad de especies africanas, todas sin excepción son bulbosas (Salter, 1944), mientras que en América se suma a la diversidad específica la vegetativa. Las causas de estas disparidades podrían tener su origen en una combinación de influencias ecológicas y geográficas.

En el Cretácico tardío tanto las floras de África como las de América eran idénticas, posteriormente debido a la deriva continental se produjo una gradual diferenciación de las floras de lo que conformarían ambos continentes (Raven, 1974). Según Goldblatt (1978), en el Terciario tardío, cuando el Atlántico era mucho más angosto y cuando la migración a corta

distancia era posible, algunas de las familias disyuntas probablemente ya existían. Sin embargo, para Raven (1974) en el Paleoceno, casi todos los géneros actuales ya estaban presentes en los que serían América del Sur y Africa. Por lo tanto sería posible que durante el Paleoceno los ancestros de los actuales Oxalis ocuparan en forma homogénea América del Sur y Africa. Las causas de las diferencias actuales se podrían explicar por los cambios climáticos producidos durante el Pleistoceno, sobre todo en las precipitaciones de las tierras tropicales del hemisferio sur. Si bien estos cambios consignados por largos períodos de sequía seguidos de períodos húmedos, afectaron de igual forma a ambos continentes, en América, debido a la orografía existieron refugios de áreas suficientemente húmedos (bolsillos) que permitieron la conservación de la flora y la fauna y su posterior reexpansión (Gentry, 1982). Durante los períodos de restricción, no solo se habría conservado en América mucho del germoplasma preexistente sino que el aislamiento reproductivo entre refugios, con la consecuente restricción al flujo génico, puede haber permitido una rápida diversificación. Por el contrario en Africa, la falta de los mencionados refugios, provocó una gran extinción de especies, prueba de esto sería la pobreza de la flora africana comparada con la de América del Sur (Raven, 1974 y Gentry, 1982). Las especies que mejor se habrían adaptado a las crecientes condiciones de desertización como consecuencia del avance de los hielos tanto en Africa como en América, habrían sido aquellas con capacidad de formar bulbo. Esto explicaría por qué los únicos Oxalis autóctonos de Africa son los bulbosos. En cambio en América, la existencia de los refugios permitió la conservación y la diversificación de numerosas formas de vida además de aquella especializada a sobrevivir condiciones áridas como la forma de vida bulbosa.

Otra interpretación a esta distribución preferencial de los Oxalis en ambos continentes podría deberse a la migración a larga distancia de antepasados americanos al Africa y que su origen sea posterior a la separación de ambos continentes. Goldblatt (1978), afirma que la mayor parte de la flora de la Región Del Cabo es fundamentalmente africana y tiene su origen en una antigua flora templada preexistente pero que también habría habido aporte de floras de otras regiones. Al respecto menciona que la mayor parte de los géneros disyuntos, Africa-

nuevo mundo, deben haber adquirido esta distribución en tiempos recientes por dispersión a larga distancia durante los períodos más secos del Terciario tardío por medio de elementos áridos. Aunque no existe mención del género Oxalis, éste también podría ser una alternativa como explicación para la diferencia observada entre las especies de ambos continentes. Así del acervo génico de los antiguos Oxalis americanos se podría haber producido una migración de algunos genotipos con capacidad de desarrollarse en condiciones de aridez, que entre otras características genéticas tuviese la capacidad de desarrollar bulbo (efecto fundador). Esto explica por qué las especies africanas tienen un aspecto morfológico particular. Esta última hipótesis sobre la naturaleza de la de la distribución también es útil para explicar la diferencia existente en ambos continentes con respecto a los números básicos. El número básico $x=7$ no solo caracteriza a las especies africanas sino a las restantes especies bulbosas americanas (secciones Jonoxalis y Polioxalis). Si bien entre estas entidades pueden aparecer otros números básicos, su frecuencia es muy baja y posiblemente sean de origen reciente y derivado de 7. Por otro lado si se analizan todas las especies con dicho número básico se encontrará que el 82% de las mismas son bulbosas, (Fig. 10.1). Esta observación apoya lo propuesto por Knuth (1930), quien dice que el origen de las especies bulbosas americanas y africanas es el mismo. Por lo tanto las especies bulbosas constituirían una unidad filogenética muy especializada, por el hábito con respecto al resto de los Oxalis, caracterizada por el número básico $x=7$ y muy exitosa a juzgar por el gran número de especies (Knuth, 1930; Salter, 1944). Esto no solo explicaría la razón de la uniformidad en cuanto a la forma de vida y al número cromosómico entre especies africanas con respecto a las americanas, sino que también muestra que en Oxalis los números cromosómicos pueden indicar relaciones de parentesco.

Este no sería el único caso en el género puesto que se observaron asociaciones entre la forma de vida y el número básico $x=6$. Si bien las especies con este número cromosómico tienen una distribución geográfica más amplia, en algunos casos son cosmopolitas y pertenecen a muchas secciones diferentes. El 42% de las mismas se caracteriza por tener un hábito caulinar herbáceo con tallos rastreros o apoyantes (secciones Corniculata, Austroamericana, Andicola, Acetosella y Clematodes

entre otras). El hecho de que el 40% restante de las especies con este número básico en su mayoría pertenezcan a la sección *Thamnoxys*, subarborescentes leñosas, no sería una contradicción con lo recientemente mencionado, puesto que se encuentran, formas de vida intermedias entre herbáceas y leñosas que podrían ser huellas que muestran el nexo entre las especies leñosas y las herbáceas.

Conclusiones

Si bien el género Oxalis tiene una morfología y sistema reproductivo más o menos uniforme, se encuentra entre sus especies una amplia variación en el hábito y en la morfología del cariotipo, coincidente con la amplitud ecológica que posee. Entre los 53 taxones estudiados, se encuentran anuales y perennes, y entre estas últimas, caméfitas, geófitas y nanofanerófitas (algunas verdaderos arbustos). Con respecto al cariotipo se encontraron 7 números básicos diferentes: $x=5, 6, 7, 8, 9, 10, 11$ y 13 . Se encontró que no existe relación entre las distintas secciones y el número básico o alguna característica cromosómica. No obstante a la luz de estos resultados y la información preexistente, es posible afirmar que esta relación existe entre el hábito bulboso y el número básico $x=7$ y entre las especies de forma vital caméfitas y el número básico $x=6$. Las primeras muestran un alto grado de especialización dentro del género y serían derivadas de ancestros menos especializados de hábito caméfito. Por lo tanto si bien el número básico $x=7$ es el más común dentro del género, es característico de las especies bulbosas, que tendrían un origen monofilético, y la posición del número básico ancestral estaría disputada con $x=6$. Este es menos común, en cuanto al número de entidades que lo poseen, pero caracteriza a las especies con hábito menos especializado que tienen una distribución geográfica más amplia. Si bien la variación del número básico es muy amplia, los cromosomas no muestran gran variabilidad en la forma y el tamaño, siendo estos pequeños. Las especies de la sección Thamnoxys y de secciones afines parecen ser una excepción, junto a aquellas afines a O. amara. Estas observaciones indican que en Oxalis no es posible determinar el origen y naturaleza de la variación del cariotipo, si no es con el estudio de grupos de especies relacionadas filogenéticamente.

Las especies afines a O. amara y las arbustivas y especies afines, en su mayoría pertenecientes a la sección Thamnoxys, mostraron tener dos patrones de diversificación del cariotipo muy diferentes, posiblemente como respuesta adaptativa a las diferentes condiciones ecológicas del área de diversificación de los dos grupos.

Entre las especies afines a *O. amara* el número cromosómico se mantiene constante y existe poca variación en el contenido de ADN. No obstante, se observaron diferencias en el grado de simetría de los cariotipos de las distintas entidades. Las causas de estas diferencias estarían dadas no solo por reordenamientos estructurales (inversiones pericéntricas) sino por cambios en el contenido de ADN producidos durante la especiación. No obstante la relativa constancia en el cariotipo de estas especies de pastizales subtropicales y templados, se observa una amplia variación en las formas de vida, existiendo desde perennes geófitas tuberosas, perennes caméfitas y terófitas. Correlacionado con la mayor especialización se determinó una disminución en el contenido de ADN y en el grado de simetría del complemento cromosómico. A pesar que estas especies hayan sido clasificadas en 3 secciones diferentes, la afinidad entre ellas quedó demostrada tanto por los cruzamientos interespecíficos, como por las características cromosómicas y morfológicas distintivas dentro del género.

Las especies arbustivas y especies afines, en su mayoría pertenecientes a la sección *Thamnoxys*, en cambio, tienen gran variabilidad en la forma, número y tamaño de los cromosomas. Los factores más importantes que influyeron en la diversificación del cariotipo de estas fueron, primero los cambios en el contenido de ADN y en segundo lugar los reordenamientos estructurales; fusión, fisión céntrica e inversiones pericéntricas. Estos cambios habrían producido una modelación filogenética del cariotipo, que en algunas especies consistió en el incremento de la asimetría y del tamaño de los cromosomas. Esto habría tenido fundamental importancia en la colonización del sotobosque a partir de ancestros de áreas abiertas en la región tropical de América del Sur, donde estas especies se habrían diversificado principalmente:

El valor adaptativo del aumento en el contenido de ADN se infiere de las correlaciones observadas con la variación de varios caracteres morfológicos y citológicos, sobre todo en el aumento del tamaño de las semillas. Como ya se discutió, este carácter es de fundamental importancia en los primeros momentos del desarrollo de una plántula en sotobosque.

Esta tendencia evolutiva de menor a mayor contenido de ADN

y de plantas de áreas abiertas a aquellas de sotobosque, está asociada a cambios en el hábito, de caméfitas a nanofanerófitas. Estas observaciones como las relaciones encontradas entre especies de la sección *Thamnoxys* (arbustivos), *Holophyllum* (arbustivos y herbáceos) y afines a *O. amara* (herbáceos) estarían indicando nexos entre los *Oxalis* herbáceos y arbustivos. Como estos últimos muestran un alto grado de especialización, dentro del género, y además poseen características cromosómicas y morfológicas particulares, sumado al hecho de que son las especies de *Oxalis* dominantes en las selvas tropicales, es probable que sean derivados de ancestros caméfitos y que estos cambios hayan tenido importancia en la colonización del bosque.

Estos dos patrones diferentes de diversificación muestran que en el género *Oxalis*, a partir de un acervo génico común ancestral, se habrían diferenciado por divergencia evolutiva varias líneas filogenéticas, fundamentalmente en América del Sur, donde la disponibilidad de hábitats diferentes fue mayor permitiendo la evolución de muchos genotipos adaptados a la diversidad del ambiente. En cambio en África del Sur, la mayor homogeneidad delineó una mayor constancia en el cariotipo reflejado en poca variación en el número, forma y tamaño de los cromosomas, no obstante existir una gran diversidad específica.

La relación discutida entre las especies afines a *O. amara*, a pesar de pertenecer a tres secciones diferentes, tanto como la demostración del carácter artificial de la delimitación de la sección *Holophyllum*, demuestran la importancia que tienen los estudios citogenéticos para realizar una clasificación taxonómica que refleje más precisamente la filogenia de un género con gran plasticidad morfológica como *Oxalis*.

El caso de las especies de la sección *Holophyllum*, con hoja entera, indicaría que esta característica es el producto de una convergencia evolutiva o bien que es un carácter ancestral en *Oxalis*, lo cual sería indicio de la relación del género con las Geraneáceas y Tropaeoláceas.

Resultados

Resumen y aporte original de los mismos.

El género Oxalis está constituido por aproximadamente 800 especies las cuales se concentran principalmente en América del Sur. Debido a la diversidad morfológica, correspondiente a la amplitud ecológica que el género posee, constituye un grupo sumamente interesante para realizar estudios citogenéticos evolutivos. Sobre todo teniendo en cuenta que es un grupo eminentemente tropical y que existen pocos estudios de filogenia en plantas tropicales. Esta diversidad morfológica y ecológica también está correspondida con gran variación en el número, forma y tamaño de los cromosomas, muy poco frecuente entre especies pertenecientes a un mismo género.

Se estudiaron 53 entidades que representan a la mayoría de las secciones sudamericanas. En estas se encontraron 7 números básicos diferentes $x=5, 6, 7, 8, 9, 10, 11$ y 13 . Estos resultados permitieron interpretar que el número básico 7 no sería, como otros autores lo consideraron, el número básico ancestral en Oxalis, sino que caracteriza a las especies bulbosas. Por otro lado $x=6$, es común entre las especies con menor especialización morfológica y mayor distribución geográfica, por lo que disputaría con $x=7$ la posición de número básico ancestral, siendo el resto derivados.

Debido a la gran diversidad específica y cromosómica que el género posee, se decidió encarar el estudio citológico concentrándose en grupos de especies afines, de tal forma de poder obtener híbridos y así interpretar las relaciones cromosómicas entre las especies. Se encontraron dos patrones de variación cromosómica y morfológica en dos grupos de especies, que probablemente respondan a los distintos requerimientos adaptativos que ambos grupos de entidades tienen en sus respectivos centros de diversificación.

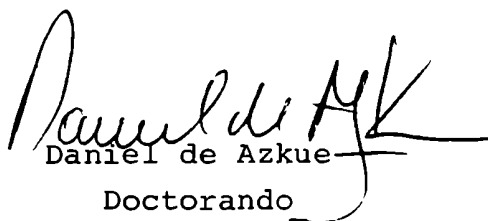
El grupo de especies afines a O. amara, mantiene constancia en el número de cromosomas entre las especies y poco cambio en el contenido de ADN nuclear. Pero el cariotipo de las mismas

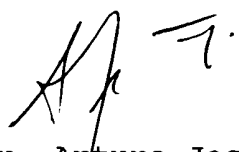
varía en el grado de simetría. Se encontró que cuanto mayor es la especialización el cariotipo es más asimétrico y el contenido de ADN es menor. Es interesante mencionar que este acentuado cambio en la simetría de los cromosomas, manteniendo constante el número de cromosomas es poco frecuente entre los ejemplos conocidos sobre la evolución del cariotipo. La distribución de estas especies está en pastizales subtropicales y templados .

El segundo grupo de especies, la mayoría pertenecientes a la sección *Thamnoxys*, se encuentra distribuida en la región tropical de América, tanto en la selva como en áreas abiertas. Contrastando con aquellas , las de este grupo tienen una amplia variación cromosómica. De acuerdo al número, forma y tamaño de los cromosomas estas especies se pueden clasificar en 6 categorías. Por otro lado la variación en el contenido de ADN es la mayor conocida entre especies diploides pertenecientes a un mismo género. Por lo tanto este grupo constituye un excelente modelo para estudiar el valor adaptativo de las variaciones en el contenido de ADN, fenómeno generalizado en plantas. Para cumplir con este objetivo, se compararon los valores de contenido de ADN nuclear de las especies con la magnitud de varios caracteres morfológicos y citológicos. También se obtuvieron híbridos entre especies con diferente contenido de ADN y poliploides artificiales, de tal manera de aumentar el contenido de ADN y comparar sus efectos. Como en estas especies existen diferencias en el contenido de ADN, no solo debido a aumento del tamaño de los cromosomas, sino debido a poliploidía, se pudo comparar la asociación de aquellos caracteres medidos, con ambos tipos de variaciones en el contenido de ADN nuclear. Efectivamente se encontró que el aumento en el contenido de ADN está correlacionado positivamente con el aumento en el tamaño de las células y de las estructuras foliares, como así también con la masa de las semillas. Dado que la mayor diferencia ecológica entre los hábitats que estas especies ocupan consiste en gradientes de luminosidad causados por la alternancia de bosques y áreas abiertas, y como las especies de sotobosque tienen mayor contenido de ADN y tamaño de las semillas que las de pastizales, lo que implica una ventaja adaptativa en los primeros estadios de desarrollo de una planta, sería posible que la variación en el contenido de ADN haya tenido importancia en la adaptación a los diferentes hábitats. Estos resultados podrían ser evidencia de la relación existente entre los Oxalis arbustivos y herbáceos.

También es importante destacar que mucha de la información obtenida sería de suma utilidad en estudios taxonómicos puesto que se describen afinidades filogenéticas entre especies, afinidades que permanecen enmascaradas ante estudios morfológicos debido a la adaptación a diferentes condiciones ambientales en un género como Oxalis con gran plasticidad adaptativa.

Finalmente es importante mencionar que la obtención de semillas híbridas sin poder germinativo obligó a desarrollar una técnica de cultivo in vitro de tejidos, la cual mostró que Oxalis es un excelente modelo para realizar estudios sobre diferenciación y morfogénesis de cultivo de tejidos.


Daniel de Azkue
Doctorando


Dr. Arturo José Martínez
Director de Tesis

Bibliografía

- Ayonoadu, V.w.v., 1974. Nuclear DNA variation in Phaseolus.
Chromosoma 48:41-49.
- Baetcke, K.P.; A.H. Sparrow; C.H. Nauman and S.S. Schwemmer,
1967. The relationship of DNA content to nuclear and
to radiosensitivity (LD 50). Proc. Natn. Acad. Sci.
U.S.A. 58:533-540.
- Bennett, M.D., 1971. The duration of meiosis. Phil. Trans.
Roy. Soc. Ser. B. 178: 277-299.
- , 1972. Nuclear DNA content and minimum genera-
tion time in herbaceous plants. Proc. Roy. Soc. Ser.
B. 181:109-135.
- , 1973. Nuclear characters in plants, in Basic
Mechanisms in plant morphogenesis. Brookhaven
Symposia in Biology: N^o 25.
- , 1976. DNA amount, latitude and crop plant
distribution. Environ. and Exp. Bot. 16:93-108.
- , 1977. The time and duration of meiosis. Phil.
Trans. R. Soc. Lond. B. 277:201-226.
- ; J.P. Gustafson and J.B. Smith, 1977. Variation
in nuclear DNA in the genus Secale. Chromosoma 61:
149-176.
- and H.D. Rees, 1969. Induced and developmental
variation in chromosomes of meristematic cells.
Chromosoma (Berl)27:226-244.
- , H.D. Rees and D. Smith, 1972. The mitotic cycle
duration in Vicia faba root-tip meristems with
different sized chromosomes. Caryologia, 25 (4):445-
453.
- and J.B. Smith, 1972. The effects of polyploidy
on meiotic duration and pollen development in cereal
anthers. Proc. Roy. Soc. Lond. ser. B. 181:81-107.
- ———, 1976. Nuclear DNA amounts in
angiosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. ser. B.
274:227-274.

- Bennett, M.D. ; J.B. Smith and J.S. Heslop-Harrison, 1982. Variation in nucelar DNA in the genus Secale. Chromosoma 61:149-176.
- ; ————— ; J. Ward and R. Finch, 1982. The relationship between chromosome volume and DNA content in unsquashed metaphase cells of barley, Hordeum vulgare . J. Cell. Sci. 56:101-111.
- Black, J.N., 1957. The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) in relation to size of seed. Austral. J. Agr. Res. 8:1-14.
- Bolkhovskikh, Z. ; V. Grif ; T. Matvejeva and O. zakharyeva, 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Ed. by A. Fedorov. Leningrad.
- Brandham, P.E., 1969. Chromosome behaviour in the Aloineae. I. The nature and significance of E-type bridge. Chromosoma (Berl) 27:201-215.
- , 1970. The consequences of crossing-over in pericentric inversions in acrocentric chromosomes. Heredity, V.25,1:125-129.
- Brücher, H., 1969. Poliploidía en especies sudamericanas de Oxalis. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.28,(115-116):145-178.
- , 1977. Tropische nutzpflanzen. Ursprung, evolution und domestikation. Springer Verlag Berlin. Heidelberg.
- Cabrera, A.L., 1966. Flora de la provincia de Buenos Aires. Parte IV (Oxalidáceas a Umbelíferas):1-148. Col. Cient. INTA.
- y E. Zardini, 1979. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. 2ª ed. Ed. Acme Buenos Aires.
- Carlquist, S., 1969. Wood anatomy of Godeniaceae and the problem of insular woodiness. Ann. Miss. Bot. Gard. 56,3: 358-390.
- Cavalier-Smith, T., 1982. Skeletal DNA and the evolution of genoma size. Ann. Rev. Biophys. Bioeng. 11:273-302.

- Cavalier-Smith, T., 1983. Cell volume and genome size. In Kew chromosome conference II, P. E. Brandham and M.D. Bennett Eds.
- Cruden, R. W. and D.L. Lyon, 1985. Correlations among stigma depth, style length and pollen grain size: Do they reflect function or phylogeny? . Bot. Gaz. 146,1: 143-149.
- Chatterjee, A. and A. K. Sharma, 1970. Chromosome study in Geraniales. Nucleus 13:179-200.
- Darlington, C.D., 1965. Cytology. J. and A Churchill Ltd. Eds. London.
- Davies, D.R., 1977. DNA contents and cell number in relation to seed size in the genus Vicia. Heredity 39,1: 153-163.
- Del Pero de Amartínez, M.A. y D. de Azkue, 1984. Flavonoides en especies de Oxalis: su interpretación taxonómica y filogenética. Parodiana 3,1:151-168.
- Dizeo de Strittmatter, C.G., 1973. Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Bot. 15,1:126-129.
- Dowrick, G.J. and A.S. El Bayoumi, 1969. Nucleic acid content and chromosome morphology in Chrysanthemum . Genet. Res., Camb. 13:241-250.
- Eiten, G., 1963. Taxonomy and regional variation of Oxalis section Corniculatae. I. Introduction, Keys and synopsis of the species. The American Midland Naturalist 69,2:257-309.
- Foster, S.A. and Ch.H. Janson, 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66,3:773-780.
- Fox, D.P., 1969. Some characteristics of cold hydrolysis technique for staining plant tissues by Feulgen reaction. J. Histochem. Cytochem. 17:266-272.
- Furuta, Y, 1979. Dna content per nucleus in Aegilops species. Whwat Inf. Serv. 30:20-22.

- Gentry, A.H., 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between central and south America, pleistocene climatic fluctuations or an accident of the andean orogeny?. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 69,3:557-593.
- Goldbaltt, P., 1978. An analysis of the flora of sothern Africa: Its characteristics relationships and origins. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 65,2:369-436.
- (Edit.), 1981-84. Index to plant chromosome numbers for 1975-78, 1979-81. *Monogr. Syst. Bot. from Miss. Bot. Gard.* Vol. 5 and 8.
- Heitz, E., 1927. Ueber multiple und aberrante chromosomezahlen. *Anh. Geb. Naturw.* 21:47-57.
- Jackson, R.C., 1960. Supernumerary chromosomes in Haplopappus gracilis. *Evolution* 14:135.
- , 1973. Chromosomal evolution in Haplopappus gracilis: A centric transposition race. *Evolution* 27,2:243-256.
- Jones, G.H., 1969. Further correlations between chiasmata and U-type exchange in Rye Meiosis. *Chromosoma* 26:105-118.
- and R.J. Brumpton, 1971. Sister and non sister chromatid U-type exchange in rye meiosis. *Chromosoma* 33:115-128.
- Jones, R.N. and L.M. Brown, 1976. Chromosome evolution and DNA variation in Crepis. *Heredity*, 36,1:91-104.
- and H. Rees, 1968. Nuclear DNA variation in Allium. *Heredity* 23,4:591-605.
- and ————, 1982. B-chromosomes. Academic Press, (London.)
- Kapadia, Z.J. and R.W. Gould, 1964. Biosystematic studies in the Bouteloua curtispindula complex. III. Pollen size as related chromosome number. *Am. J. Bot.* 51,2:166-17
- Knuth, R., 1930. Oxalidaceae. *Das pflanzenreich* 4,130-131: 1-481. Wilhem Engelmann. Laipzig.
- Levan, A. ; K. Fredga and A.A. Sandberg, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52:201-220.

- Lourteig, A., 1975. Oxalidaceae extra-austro-americanae I, Oxalis L. section Thamnoxys Planchon. *Phytologia* 29,6:449-471.
- , 1983. Oxalidaceae. Fl. Il.Catarinense 1(fasc. OXAL):1-174. R. Reitz, Sta. Catarinarasil.
- Marks, G.E., 1956. Chromosome numbers in the genus Oxalis. *New Phytol.* 55:120-129.
- , 1957. The cytology of Oxalis dispar Brown. *Chromosoma* 8:650-670.
- Martin, P.G., 1968. Differences in chromosome size between related species. In *Replication and recombination of genetic material*. W. J. Peacock and R.D. Brook (Eds.): 93-104.
- and R. Shanks, 1966. Does Vicia faba have multi-strand chromosomes?. *Nature*, 211:650-651.
- Martínez, A.J. and D. Ginzo, 1985. DNA content in Tradescantia. *Can. J. Genet. Cytol.* 27:766-775.
- Mathew, P.M., 1958. Cytology of Oxalidaceae. *Cytologia* 23:200-209.
- Mc Leish, J. and N. Sunderland, 1961. Measurements of deoxyribonucleic acid (DNA) in higher plants by Feulgen photometry and chemical methods. *Exp. Cell. Res.* 24:527-540.
- Meyer, J.R., 1944. Chromosome studies in Phlox. *Genetics*:33:115-128.
- Moore, R.J. (Edit.), 1973. Index to plant chromosome numbers for 1967-71. 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.
- Murashige, T. and F. Skoog, 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures.
- Nagl, W., 1978. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Elsevier/North-Holland Biomedical Press.

- Nagl, W. and H.P. Fuseing, 1979. Types of chromatin organisation in plant nuclei. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 2:221-233.
- Naranjo, C.A.; L.M. Mola; L. Poggio y M. Múlgura de Romeo, 1982. Estudios citotaxonómicos y evolutivos en especies herbáceas sudamericanas de Oxalis (Oxalidaceae) I. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 20,3-4:183-200.
- ; L. Poggio and P.E. Brandham, 1983. A practical method of chromosome classification on the basis of centromere position. *Genetica*, 62:51-53.
- Noda, S., 1974. Chiasma studies in structural hybrids IX. Crossing-over in pericentric inversion of Scilla scilloides. *Bot. Mag. (Tokyo)* 87:195-208.
- Ochatt, S.J. and D. de Azkue, 1984. Callus proliferation and plant recovery with Oxalis erosa Knuth shoot tip cultur. *J. Plant. Physiol.*
- Ornduff, R. 1973. Oxalis dines, a new species from the western Cape. *J. S. Afr. Bot.* 39,3:201-203.
- (Edit.), 1967-68-69. Index to plant chromosome numbers for 1965, 1966 and 1967. *Regnum Vegetabile*. 50-55-56.
- , 1980. Chromosome numbers reports LXVIII. *Taxon* 29,4:533-547.
- Paroda, R.S. and H. Rees, 1971. Nuclear DNA variation in *Eu Sorghum*. *Chromosoma* 32:353-363.
- Plitmann, U. and D.A. Levin, 1983. Pollen pistil relationships in the Polemoniaceae. *Evolution* 37:957-967.
- Raven, P.H. and D.I. Axelrod, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61,3:539-673.
- Rees, H. and M.H. Hazarika, 1969. Chromosome evolution in Lathyrus. In: C.D. Darlington and K.R. Lewis (Eds.) *Chromosoma Today* 2:158-165. Plenum Press, New York.
- G. Jenkins ; A.G. Seal and J. Hutchinson, 1982. Assays of the phenotypic effects of changes in DNA amounts. In: *Genome Evolution*. G.A. Dover and R.B. Flavel (Eds.) Academic Press (London).

- Rees, H. and G.H. Jones, 1967. Chromosome evolution in Lolium
Heredity 22:597-627.
- and R.N. Jones, 1972. The origin of the wide Species
variation in nuclear DNA content. Inter. Review of
cytology 32:53-93.
- ; D.D. Shaw and P. Wilkinson, 1978. Nuclear DNA
variation among acridid grasshoppers. Proc. R. Soc.
Lond. B. 202:517-525.
- Rothfels, K. and M. Heimbürger, 1968. Chromosome size and DNA
values in Sundeus (Droseraceae). Chromosoma (Berl.)
25:96-103.
- ; E. Sexsmith ; M. Heimbürger and M.O. Krause, 1966.
Chromosome size and DNA content of species of
Anemone L. and related genera (Ranunculaceae).
Chromosoma 20:54-74.
- Salter, T.M., 1944. The genus Oxalis in South Africa. Suppl.
J. S. Afr. Bot., 1, I.
- Seal, A.G. and H. Rees, 1982. The distribution of quantitative
DNA changes associated with the evolution of
diploid Festuceae. Heredity 49, 2:179-190.
- Sjödin, J., 1971. Induced paracentric and pericentric inversions
in Vicia faba L. Hereditas (Lund) 67:39-54.
- Smith, J.B. and M.D. Bennett, 1975. DNA variation in Ranunculus
Heredity 35:231-239.
- Sparrow, A.H. and A.F. Nauman, 1963. Evolutionary changes in
genome and chromosome sizes and in DNA content in
the grasses. Brookhaven Symp. on Biol., 25:367-389.
- Stanley, R.G. and H.F. Linskens, 1974. Pollen, biology
biochemistry management. Springer Verlag
Berlin.
- Stebbins, G.L., 1950. Variation and evolution in plants.
Columbia Univ. Press. New York.
- , 1966. Chromosome variation and evolution.
Science 152:1463-1469.
- , 1974. Flowering plants. Evolution above the
species level. Harvard University Press, Cambridge.

- Taper, L.J. and W.F. Grant, 1973. The relationship between chromosome size and DNA content in Birch (Betula) species. *Caryologia*, 26,2.
- Tobgy, H.A., 1943. A cytological study of Crepis fuliginosa C. neglecta and their F1 hybrid and its bearing on the mechanism of phylogenetic reduction in chromosome number. *Journal of Genetics* 45,1:67-111.
- Van'T Hof, J. and A. H. Sparrow, 1963. A relationship between DNA content, nuclear volume and minimum mitotic cycle time. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 49:897-902.
- Walters, J.L. 1952. Heteromorphic chromosome pairs in Paeonia californica. *Amer. J. Bot.* 39:145-151.
- Waller, R.A. and D.B. Duncan, 1969. A Bayes rule for the symmetric multiple comparisons problem. *J. Am. St. Ass.* 64, 328:1448-1503.
- and —————, 1972. A Bayes rule for the symmetric multiple comparisons problem. (Corrigenda). *J. Am. St. Ass.* 67,337:252-255.
- Warburg, E.F., 1938. Taxonomy and relationships in the Geraniales in the light of their cytology. *New. Phytol* 37:130-159 and 189-210.
- Weller, S.G. and M.F. Denton, 1976. Cytogeographic evidence for the evolution of distily from tristily in the north american species of Oxalis section Jonoxalis. *Amer. J. Bot.* 63,1:120-125.
- White, M.J.D., 1973. Animal cytology and evolution. William Clowes and Sons (Eds.), London.
- Yamashita, K., 1935. Zytologische studien an Oxalis I. *Jap. J. Genet.*, 11:36.

Apéndice

Recuentos cromosómicos en Oxalis.

especie	2n	referencia
SECCIONES AMERICANAS		
Sección Austroamericanae		
<u>O. cordobensis</u> Knuth	12,24,36 12	de Azkue (no publicado) Brucher (1969)
<u>O. commersonii</u> Pers.	36	de Azkue (no publicado)
<u>O. chrysantha</u> Prog.	12 12,24,36	Marks (1956) Naranjo et al. (1982)
<u>O. sexenata</u> Sav.	36	Naranjo et al. (1982)
Sección Andicolae		
<u>O. lineariformis</u> Knuth	14	Brucher (1969)
<u>O. parvifolia</u> D.C.	36	de Azkue (no publicado)
Sección Articulatae		
<u>O. articulata</u> Sav.	14	de Azkue (no publicado)
<u>O. articulata</u> Sav. var. <u>articulata</u>	14	Naranjo et al. (1982)
<u>O. articulata</u> Sav var. <u>hirsuta</u> Prog.	14	Naranjo et al. (1982)
<u>O. lasiopetala</u> St. Hil.	12	Naranjo et al. (1982)
<u>O. lasiophylla</u> St. Hil.	26	de Azkue (no publicado)
<u>O. monticola</u> Arech.	14	de Azkue (no publicado)
<u>O. regenlii</u> Miq.	28	Naranjo et al (1982) y de Azkue (no publicado)
<u>O. aff. regenlii</u> Miq.	28	de Azkue (no publicado)
<u>O. rubra</u> St. Hil.	14	de Azkue (no publicado)
<u>O. solarensis</u> Knuth	18	Diers (1961)
<u>O. venturiana</u> Knuth	14	de Azkue(no publicado)
Sección Acetosellae		
<u>O. acetosella</u> L.	22 24 30	Marks (1956) Wulf (1937) Sharma (1960)
<u>O. griffithii</u> Edg. et Hook	30	Sharma (1970)
<u>O. japonica</u> Franch et Savat	35	Matsura y Suto (1935)
<u>O. magellanica</u> Forst	10	Borgman (1964)
<u>O. montana</u> Raf.	22	Löve (1954)
<u>O. obtriangulata</u> Maxim	18	Lee (1969)
Sección Alpinae		
<u>O. compacta</u> Gill.	40	Brucher (1969)

Apéndice (continuación)

especie	2n	referencia
Sección Clematodes		
<u>O. amara</u> St. Hil.	10	de Azkue (1984)
<u>O. amara</u> St. Hil. var. <u>scabra</u> Prog.	10	Naranjo et al. (1982)
<u>O. dumetorum</u> Barn.	12	de Azkue (no publicado)
<u>O. hepatica</u> Norl.	10	de Azkue (1984)
<u>O. niederleinii</u> Knuth	10	Brucher (1969) y de Azkue (1984)
<u>O. refracta</u> St. Hil.	10	Naranjo et al. (1982)
<u>O. sarmentosa</u> Zucc.	10	de Azkue (1984)
<u>O. subcorymbosa</u> Arech.	10	de Azkue (1984)
<u>O. viscosissima</u> (Norl) Cabrera	10	Naranjo et al. (1982)
<u>Oxalis</u> sp N°3	10	de Azkue (1984)
Sección Carnosae		
<u>O. carnosa</u> Mol.	18 14	de Azkue (no publicado) Heitz (1926)
<u>O. gigantea</u> Barn.	18	de Azkue (no publicado)
<u>O. haenkeana</u> Zucc.	18	de Azkue (no publicado)
<u>O. ptychoclada</u> Diers	16	Favaerger, Huynh (1965)
Sección Corniculatae		
<u>O. corniculata</u> L	12 24 28 44 48	Sarkar y Chatterjee (1980) Rutland (1941) y Heiserand (1948) Borgman (1964) Wulf (1939), Sharma (1970) Murin (1971) y Mathew (1958) Marks (1956) y Sharma (1960)
<u>O. dillenii</u> Jack Subsp. <u>dillenii</u>	18, 20, 22, 24 24	Eiten (1963) Ornduff (1980)
<u>O. dillenii</u> Jack Subsp. <u>filipes</u> (Small) Eiten	16 24	Eiten (1963) Ornduff (1980)
<u>O. europaea</u> Jord.	24	Gadella (1966)
<u>O. grandis</u> Small	24	Ornduff (1980)
<u>O. priceae</u> Small Subsp. <u>priceae</u>	24	Ornduff (1980)
<u>O. priceae</u> Small Subsp. <u>texana</u> (Sm) Eiten	24	Ornduff (1980)
<u>O. stricta</u> L.	24	Wulf (1937), Polya (1949) y Eiten (1963)
<u>O. suksdorfii</u> Trel.	24	Ornduff (1980)
<u>O. tropaeoloides</u> Schlachter	58	Marks (1956)

Apéndice (continuación)

especie	2n	referencia
Sección Capillares		
<u>O. nubigena</u> Walp.	48-50	Diers (1961)
Sección Heterophyllum		
<u>O. bupleurifolia</u> St. Hil.	10	Heitz (1927), Marks (1956) y de Azkue (no publicado)
<u>O. fritillariformis</u> Knuth	10	de Azkue (no publicado)
Sección Holophyllum		
<u>O. praetexta</u> Prog.	10	de Azkue (1984)
<u>O. renifolia</u> Knuth	12	de Azkue (no publicado)
Sección Jonoxalis		
<u>O. alpina</u> (Rose) Knuth	14, 28, 42, 56, 84	Weller (1976)
<u>O. argentina</u> Knuth	14	Brucher (1969)
<u>O. atroglandulosa</u> Knuth	14	Diers (1961)
<u>O. biloba</u> Fred.	14	Naranjo (1982)
<u>O. brasiliensis</u> Lood	14 28	Heitz (1927) Yamashita (1935) y Marks (1956)
<u>O. corymbosa</u> D.C.	22, 28, 30 14	Chatergee (1970) Naranjo et al. (1982)
<u>O. drummondii</u> Gray	14	Heitz (1927)
<u>O. eriolepis</u> Weed	20	Marks (1956)
<u>O. grandiflora</u> D.C.	14	Heitz (1927)
<u>O. gregaria</u> (Rose) Knuth	14	Weller (1976)
<u>O. hispidula</u> Zucc.	14-35	Naranjo et al. (1982)
<u>O. incisa</u> Denton	14	Weller (1976)
<u>O. jacquiniana</u> H.B.K.	14-42	Weller (1976)
<u>O. lunulata</u> Zucc.	14	Weller (1976)
<u>O. latifolia</u> H.B.K.	46 26 12 14, 28, 42	Chatergee (1970) Chatergee (1970) y Sharma (1970) Sarkar (1974) Weller (1976)
<u>O. lobata</u> Sims	28	de Azkue (no publicado)
<u>O. macachin</u> Arech.	14	Naranjo et al. (1982)
<u>O. macrocarpa</u> (Sm) Knuth	14	Weller (1976)
<u>O. martiana</u> Zucc	30 46	Bir y Sidhu (1979) Hill (1984)
<u>O. perdicaria</u> (Mol) Bert	28	Naranjo et al. (1982)
<u>O. primavera</u> (Rose) Knuth	42	Weller (1976)

Apéndice (continuación)

especie	2n	referencia
<u>O. sellowiana</u> Zucc.	14	Naranjo et al.(1982)
<u>O. vespertilionis</u> Zucc.	14	Heitz (1927)
<u>O. violaceae</u> L.	28	Heitz (1927)
	14	Weller (1976)
<u>Oxalis</u> sp N°4	22	de Azkue (no publicado)
<u>Oxalis</u> sp N°5	42	de Azkue (no publicado)
Sección Laxae		
<u>O. micranta</u> Bert.	18	Naranjo et al.(1982)
<u>O. valdiviensis</u> Barn.	18	Warburg(1938), Marks(1956) Naranjo et al.(1982) y de Azkue (no publicado)
Sección Ortigieseeae		
<u>O. crenata</u> Jacq.	14	Heitz (1927)
<u>O. melilotoides</u> Zucc.	16	Brücher (1969)
<u>O. ortigiesii</u> Regel	14	Heitz (1927), Warburg(1938) y Marks (1956)
<u>O. pubescens</u> H.B.K.	18	Brücher(1969) y de Azkue) (no publicado)
	48	Mathew (1958)
<u>O. spiralis</u> Ruiz et Pav.	16	Favarguer,Huynh (1965)
<u>O. tuberosa</u> Mol.	58-56	Gibs (1978)
Sección Palamtifoliae		
<u>O. adenophylla</u> Gill.	28	Heitz (1927)
	30	de Azkue (no publicado)
Sección Polyoxalis		
<u>O. decaphylla</u> H.B.K.	28-56	Weller (1976)
<u>O. deppei</u> Lood.	14	Heitz (1927)
	56	Marks (1956)
<u>O. divergens</u> Benth.	42	Weller (1976)
<u>O. esculenta</u> Hort.	14	Heitz (1926)
<u>O. galeotti</u> Turcz.	14,28,42	Weller(1976)
<u>O. lasiandra</u> Zucc.	28	Heitz (1927)y Marks(1956)
<u>O. nelsonii</u> (Small)Knuth	14,28	Weller(1976)y Ornduff (1980)
<u>O. tetraphylla</u> Cav.		
var. <u>tetraphylla</u>	28	Weller (1976)
<u>O. tetraphylla</u> Cav.		
var. <u>mexicana</u> Denton	28	Weller (1976)
Sección Tuberosae		
<u>O. famatinae</u> Knuth	72	Brucher (1969)

Apéndice (continuación)

especie	2n	referencia
Sección Roseae		
<u>O. geminata</u> Hook. et Artn.	18	de Azkue (no publicado)
<u>O. roseae</u> Jacq.	14	Heitz (1927), Marks (1956) y de Azkue (no publicado)
Sección Thamnoxys		
<u>O. barrelieri</u> L.	24	de Azkue (1983)
<u>O. cratensis</u> Hook.	12	de Azkue (1983)
<u>O. citysoides</u> Zucc.	12	de Azkue (1983)
<u>O. dispar</u> Brawn	12	Marks (1956) y de Azkue (no publicado)
<u>O. erosa</u> Knuth	12	de Azkue (1983)
<u>O. euphorbioides</u> St. Hil.	12	de Azkue (1983)
<u>O. frutescens</u> L.	12	de Azkue (1983)
<u>O. glaucifolia</u> Knuth.	12	de Azkue (1983)
<u>O. hassleri</u> Knuth	12	de Azkue (1983)
<u>O. hedisarifolia</u> Pohl.	12	de Azkue (1983)
<u>O. newwiedii</u> Zucc.	12	de Azkue (1983)
<u>O. rhombo-ovata</u> Knuth	14	de Azkue (1983)
<u>O. rhombifolia</u> Jacq.	=80	Heitz (1927)
<u>O. sellowii</u> Spreng. var. <u>diversifolia</u> Knuth	36	de Azkue (1927)
<u>O. sellowii</u> Spreng. var. <u>latifolia</u> Knuth	72	de Azkue (no publicado)
<u>O. sepium</u> St. Hil.	12	de Azkue (1983)
<u>O. tenuicalyculata</u> Knuth	12	de Azkue (1983)
<u>Oxalis</u> sp N°1	10	de Azkue (no publicado)
<u>Oxalis</u> sp N°2	10	de Azkue (1983)
SECCIONES AFRICANAS		
Sección Angustatae		
<u>O. ciliaris</u> Jacq.	40	Marks (1956)
<u>O. hirta</u> L.	30	Yamashita (1935) y Marks (1956)
<u>O. cuneata</u> Jacq	12	Marks (1956)
<u>O. massoniana</u> Salter	14	Marks (1956)
<u>O. pardalis</u> Sond.	14	Marks (1956)
<u>O. poliphylla</u> Jacq.	30	Heitz (1927)
<u>O. rubella</u> Jacq.	=28	Heitz (1927)

· Apéndice (continuación)

especie	2n	referencia
<u>O. tenuifolia</u> Jacq.	28	Heitz (1927)
<u>O. versicolor</u> L.	14	Heitz (1927)
	30	Marks (1956)
Sección Campanulatae		
<u>O. dines</u> Ornduff	14	Ornduff (1973)
<u>O. disticha</u> Jacq.	16	Ornduff (1973)
<u>O. uliginosa</u> Schleschter	16	Ornduff (1973)
Sección Cernuae		
<u>O. bowiei</u> Lind.	28,42	Marks (1956)
<u>O. cernua</u> Thunb.	35	Yamashita (1935) y Vignoli (1935)
<u>O. caprina</u> L.	20	Heitz (1927) y Marks (1956)
<u>O. dentata</u> Jacq.	14	Marks (1956)
<u>O. pes-caprae</u> L.	28	Marks (1956), Borgen (1974) y Sharma(1970)
	34	Bir y Sidhu (1979)
<u>O. purpurata</u> Jacq.	28	Heitz (1927)
<u>O. tragopoda</u> Salter	14	Marks (1956)
Sección Crassulae		
<u>O. asinina</u> Jacq.	28	Heitz (1927) , Marks(1956) y Warburg (1938)
<u>O. cathera</u> Salter	14	Marks (1956)
<u>O. namaquana</u> Salter	14	Marks (1956)
Sección Oppositae		
<u>O. imbricata</u> Eckl. et Zeyh.	40	Marks (1956)
<u>O. incarnata</u> L.	14	Heitz (1927)y Marks(1956)
<u>O. smithiana</u> Eckl.	14	Heitz (1927)
<u>O. truncatula</u> Jacq.	42	Heitz (1927)
	28	Marks (1956)
sección Stricto-phyllae		
<u>O. purpureae</u> L	28	Heitz (1927)
	42	Marks (1956), Sharma (1960) y Borgen(1974)

Bibliografía del apéndice

- Bir, S.S. and M. Sidhu, 1979. Cytological observations in weed flora of orchads of Patiala district, Purjab. Recent Res. Pl. Sci. (New Delhi), 7:261-271.
- Borgmann, E., 1964. Anteil der polyploiden in der flora des Bismarck-gebirges von Osteneuginea. Zeitschr. Bot., 52, 2:118-173.
- Borgen, L., 1974. Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants II. Norwegian J. Bot. 21:195-210.
- Brucher, H., 1969. Poliploidía en especies sudamericanas de Oxalis. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 28(115-16):145-178.
- Chattergee, A.K. and A. K. Sharma, 1970. Chromosome study in geraniales. Nucleous 13:179-200.
- de Azkue, D. and A. Martínez, 1983. The chromosome complements of shrubby Oxalis species from South America. Pl. Syst. Evol. 141:267-277.
- _____ 1984. Variación del cariotipo, volúmen nuclear y contenido de ADN en siete especies de Oxalis. Darwiniana 25 1-4 :267-277.
- Diers, L., 1961. Der Anteil an Polyploiden in den Vegetationsgurte in der Westkordillere Peruz. Zeitschr. Bot., 49, 5:437-488.
- Eiten, G., 1963. Taxonomy and regional variation of Oxalis section Corniculatae I. Introduction, Keys and synopsis of the species. Amer. Midland. Nat., 69, 2:257-310.
- Favarger, C. and K.L. Huynh, 1965. IOPB Chromosome numbers reports IV. Taxon 14, 3:86-92.
- Gadella, Th. W. J. and E. Kliphuis, 1966. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands II. Proc. Roy. Neth. Acad. Sci. Ser. C. 70:7-20.
- Gibs, P.E.; D. Marshall and D. Brunton, 1978. Studies on the cytology of Oxalis tuberosa and Tropaeolum tuberosum. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 37:215-220.
- Heiser, C.B. and T. W. Whitaker, 1948. Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. Amer. Jour. Bot., 35, 3: 179-186.

- Heitz, E., 1926. Der nachweis der chromosomen. Vergleichende studien uber ihre zahl, Grosse und form im pflanzenreich. I. Zeitschr. Bot. 18, 11-12: 625-681.
- _____, 1927. Chromosomen und aberrante chromosomenzahlen. Abrandl. Naturwiss. Vereins Hamburg 21, 3-4: 47-57.
- Hill, M., 1984. Chromosome number reports LXXXIV. Taxon 33, 3: 536-539.
- Lee, Y.N., 1969. Chromosome number of flowering plants in Korea (2). J. Korean Res. Inst. Better Living 2: 141-145.
- Love, A., 1964. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio 5-6: 212-224.
- Marks, G.E., 1956. Chromosome numbers in the genus Oxalis. New Phytol. 55, 1: 120-129.
- Mathew, P.M., 1958. Cytology of Oxalidaceae. Cytologia 23, 2: 200-210.
- Matsura, H. and T Suto, 1935. Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, Bot. 5, 5: 33-75.
- Murin, A. and M.Y. Sheikh, 1971. IOPB chromosome reports XXXIV. Taxon 20: 785-797.
- Naranjo, C.A.; L.M. Mola; L. Poggio y M. Mulgura de Romero, 1982. Estudios citotaxonómicos y evolutivos en especies herbáceas sudamericanas de Oxalis. (Oxalidaceae). I. Bol. Soc. Bot. 20, 3-4: 183-200.
- Ornduff, R., 1973. Oxalis dines, a new species from the westwrn Cape. J.S. African Bot. 39: 201-203.
- _____, 1980. Chromosome numbers reports LXVIII. Taxon 29, 4: 533-547.
- Pólya, L., 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants. Acta Geobot. Hungarica 6, 2: 124-137.
- Rutland, J.P., 1941. The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of British plants. New Phytol. 40, 3: 210-214.
- Sarkar, A.K.; N. Datta and V. Chatterjee, 1980. Chromosome numbers reports LXVII. Taxon 29, 2-3: 347-367.
- _____; _____ and M. Raychoudhury, 1974. IOPB chromosome numbers reports XLVI. Taxon 23: 801-812.

- Sharma, A.K., 1970. Annual report 1967-1968. Res Bull. Univ Calcutta (Cytogenetics Lab.) 2:1-50.
- and T. Chatterji. 1960. Chromosome studies on three species of Oxalis. Caryologia 13,3:755-765.
- Vignoli, L., 1935. Ricerche preliminari di cytologia sull Oxalis cernua Thumb. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 42,4:668-669.
- Warburg, E.F., 1938. Taxonomy and relationship in the Geraniales in the light of their cytology. II. New Phytol. 37,3:189-210.
- Weller, S. G. and M. F. Denton, 1976. Cytogeographic evidence for the evolution of distyly from tristyli in the North American species of Oxalis section Jonoxalis. Amer. J. Bot. 63:120-125.
- Wulff, H.D., 1937. Chromosomenstudien an der schleswichelsteinischen angiospermen. Flora. I. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55,4:262-269.
- , 1939. Chromosomenstudien an der schleswichelsteinischen angiospermen. Flora. II. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 57,2:84-91.
- Yamashita, K., 1935. Zytologische studien an Oxalis. I. Japanese Jour. Genetics 11,1:36.