

ANÁLISIS CITOGEOGRÁFICO EN *TURNERA KRAPOVICKASII* (PASSIFLORACEAE)

YANINA LAZAROFF¹, E. M. SARA MORENO^{1,2}, AVELIANO FERNÁNDEZ¹ y
VIVIANA G. SOLÍS NEFFA^{1,2}

Summary: Cytogeographic analysis in *Turnera krapovickasii* (Passifloraceae). *Turnera krapovickasii* is distributed at northwestern Argentina, southern Bolivia and western Paraguay. It presents diploid ($2n=2x=10$) and autotetraploid ($2n=4x=20$) cytotypes. Aiming to interpret the role of autopolyploidy in the evolution of this species, the frequency and spatial distribution of the cytotypes were analyzed. Equal frequencies of diploid and tetraploid populations were detected; most of them are constituted by only one cytotype, although some diploid populations presented triploid or tetraploid individuals. Diploids occupy a continuous area from southern Bolivia to northwestern Argentina, and from 124 to 1342 m.a.s.l. Tetraploids occur in disjunct areas, in Eastern and northern species area, in altitudes from 237 up to 810 m.a.s.l. The PCA showed a significant association between cytotype distribution and climate. Moreover, the ecological niche modelling analysis showed that the southeastern (Chaquenean Province) and eastern Bolivia (Cerrado Province) are the most probable areas of occurrence of diploids and tetraploids, respectively. The cytotype distribution observed support the hypothesis that the expansion of the geographic area associated with polyploidy played an important role in the evolutionary history of *T. krapovickasii*.

Key words: *Turnera krapovickasii*, polyploidy, cytogeography

Resumen: *Turnera krapovickasii* se distribuye en el noroeste argentino, sur de Bolivia y oeste de Paraguay. Presenta citotipos diploide ($2n=2x=10$) y autotetraploide ($2n=4x=20$). A fin de interpretar el papel de la autopoliploidía en la evolución de esta especie, se analizaron la frecuencia y distribución espacial de los citotipos. Se detectaron iguales frecuencias de poblaciones diploides y tetraploides, mayormente constituidas por un solo citotipo, aunque algunas poblaciones diploides presentaron individuos triploides o tetraploides. Los diploides ocupan un área continua desde el sur de Bolivia hasta el noroeste de Argentina, y desde 124 hasta 1342 m.s.n.m. Los tetraploides ocupan áreas disyuntas, en el este y norte del área de la especie, en alturas desde 237 hasta 810 m.s.n.m. El ACP mostró una asociación significativa entre la distribución de los citotipos y el clima. Asimismo, el análisis de modelado de nicho ecológico reveló que el sureste (Provincia Chaqueña) y el este de Bolivia (Provincia del Cerrado) son las áreas de mayor probabilidad de ocurrencia de diploides y tetraploides, respectivamente. La distribución de los citotipos observada sustenta la hipótesis de que la expansión del área geográfica asociada con la poliploidía tuvo un papel importante en la historia evolutiva de *T. krapovickasii*.

Palabras clave: *Turnera krapovickasii*, poliploidía, citogeografía

INTRODUCCIÓN

La poliploidía constituye uno de los principales mecanismos de evolución y diversificación en

plantas (Stebbins, 1971; Ramsey & Schemske, 1998; Soltis *et al.*, 2004; Wendel & Doyle, 2005). Numerosas investigaciones sugirieron que la poliploidía puede contribuir a la adquisición de características morfológicas, genéticas y/o fisiológicas nuevas (Osborn *et al.*, 2003; Soltis *et al.*, 2004; Adams & Wendel, 2005a, b; Durand & Hoberman, 2006; Chen & Ni, 2006; Madlung, 2013), las que conferirían a los poliploides una mayor capacidad competitiva así como una mayor tolerancia o amplitud ecológica en comparación

¹Laboratorio de Citogenética y Evolución Vegetal. Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET). C.C. 209, 3400, Corrientes, Argentina.

²Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE).

e-mail: viviana@agr.unne.edu.ar

con la de sus progenitores diploides (Lewis, 1980; Ehrendorfer, 1980; Levin, 1983; Udall & Wendel, 2006). En consecuencia, los poliploides pueden presentar una distribución diferente o marginal en comparación con la de los diploides a lo largo de un gradiente ambiental o climático (Levin, 2002; Husband *et al.* 2013).

La poliploidía es también muy frecuente en el género *Turnera* L. (Passifloraceae). Este género cuenta con alrededor de 135 especies americanas y dos africanas, las que fueron agrupadas en 9 series (Urban, 1883). En América, las especies de este género se distribuyen desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro - sur de la Argentina, siendo el área comprendida en la subregión Chaqueña propuesta por Morrone (2001), la región de mayor diversificación del género (Arbo & Espert, 2009).

Los estudios cromosómicos realizados en 35 especies (Raman & Kesavan, 1964; Barrett, 1978; Barrett & Shore, 1987; Arbo & Fernández, 1983; Fernández, 1987; Solís Neffa & Fernández, 1993; Solís Neffa, 1996; Solís Neffa & Fernández, 2001) permitieron comprobar que en el género existen 3 números básicos ($x= 5, 7$ y 13) y que aproximadamente el 59 % de las poblaciones analizadas hasta el momento son de origen poliploide, habiéndose detectado desde tetraploides hasta decaploides (Solís Neffa & Fernández, 2000). Asimismo, el análisis de la meiosis de los poliploides reveló que hay alo- y autopoliploides, presentando algunas especies citotipos diploide y autopoliploide (Fernández, 1987; Shore, 1991a, b; Solís Neffa & Fernández, 2000). Sobre la base de estos antecedentes, se ha sugerido que la poliploidía habría tenido un papel fundamental en la evolución de las especies de *Turnera* (Solís Neffa & Fernández, 2000, 2001).

Actualmente, las investigaciones que se desarrollan en *Turnera* tienen como uno de sus objetivos interpretar los mecanismos involucrados en la dinámica evolutiva y en la diferenciación ecológica de los poliploides. En este marco, se analizaron los patrones de distribución de los citotipos del complejo *Turnera sidoides* L. ($x= 7$) de la serie *Leiocarpae* Urb., a distintas escalas espaciales (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa, *et al.*, 2004; Elías *et al.*, 2011). Dichos estudios revelaron que, aunque la mayoría de las poblaciones están constituidas por un solo citotipo, también se encontraron poblaciones mixtas diploide

– poliploide (Elías *et al.*, 2011; Kovalsky & Solís Neffa, 2012). Teniendo en cuenta la distribución amplia de los tetraploides y la ocurrencia de los niveles de ploidía más altos en regiones que presentan las condiciones más extremas en el régimen de precipitaciones, se ha sugerido que los poliploides habrían sido colonizadores más efectivos que los diploides, habiendo desempeñado un importante papel en la expansión del área geográfica de *T. sidoides* (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa *et al.*, 2004; Elías *et al.*, 2011) y posiblemente también de otras especies con citotipos diploide y autopoliploide de *Turnera*. Sin embargo, dado que la frecuencia y distribución de los citotipos puede variar entre grupos taxonómicos, incluso entre aquellos muy afines (Husband *et al.*, 2013), es preciso contar con información citogeográfica de otras especies del género a fin de detectar patrones generales y de probar hipótesis acerca del papel de la poliploidía durante la historia evolutiva de las especies de *Turnera*.

Turnera krapovickasii Arbo ($x= 5$) de la serie *Turnera*, constituye un interesante modelo para investigar la dinámica evolutiva de los poliploides. El área de distribución de esta especie está comprendida en una región considerada como uno de los centros más importantes de diversificación de la flora sudamericana (Gentry, 1982; Gentry & Dodson, 1987; Moraes & Beck, 1992; Killeen *et al.*, 1993; Navarro & Maldonado, 2002; Young *et al.*, 2002). Se distribuye en el noroeste argentino, sur de Bolivia y oeste de Paraguay (Fig. 1). Se extiende entre los 16° - 21° S y los 59° - 65° W y crece en alturas desde el nivel del mar hasta los 1310 m.s.n.m. (Arbo, 2005). Desde un punto de vista biogeográfico, el área de distribución de *T. krapovickasii* comprende parte de las provincias biogeográficas del Pantanal, Cerrado y Chaqueña propuestas por Morrone (2001). Los estudios cromosómicos mostraron que las poblaciones de esta especie, analizadas hasta el momento, son diploides, $2n= 2x= 10$, y tetraploides, $2n= 4x= 20$ (Fernández, 1987; Solís Neffa & Fernández, 1993). El análisis de la meiosis de los poliploides demostró que son autopoliploides (Fernández, 1987). El origen autopoliploide de las accesiones tetraploides fue posteriormente sustentado por un análisis filogenético empleando secuencias del genoma de cloroplastos (López *et al.*, 2013).

Estudios preliminares revelaron que los diploides

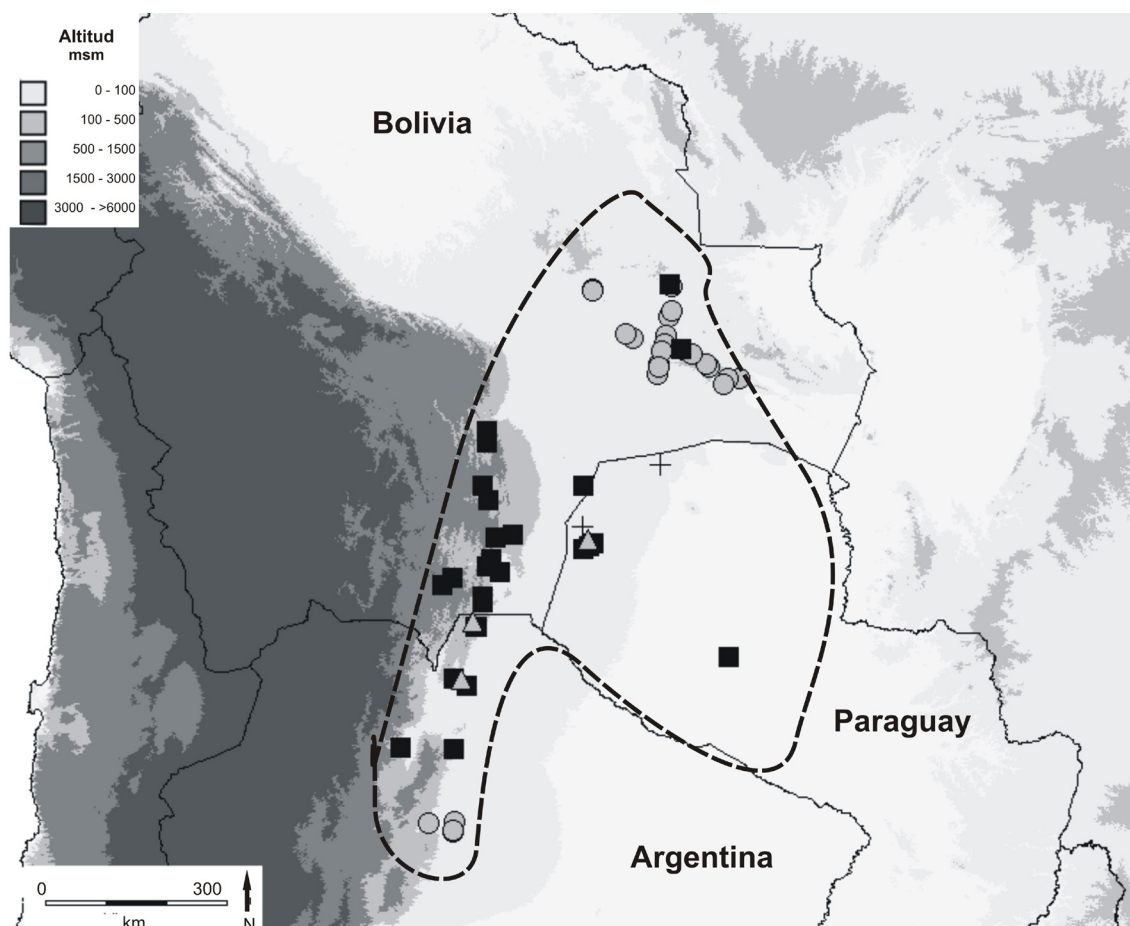


Fig. 1. Principales características geográficas de la zona de distribución de *Turnera krapovickasii* y distribución geográfica de los citotipos. La línea punteada indica el área de distribución de *T. krapovickasii*. La distribución se basa en muestras de herbario y observaciones de campo. Los distintos citotipos se indican con figuras: cuadrado = diploide ($2n=2x=10$); círculo = tetraploide ($2n=4x=20$); triángulo = población mixta diploide - triploide ($2n=3x=15$); cruz = población mixta diploide - tetraploide.

y tetraploides de *T. krapovickasii* difieren en su distribución geográfica (Reynoso *et al.*, 2004; Lazzaroff *et al.*, 2009). Dado que el área de esta especie presenta una gran diversidad de ambientes así como tipos de vegetación relacionados a la enorme variedad climática, fisiográfica y altitudinal (Navarro & Maldonado, 2002), la distribución de los citotipos de *T. krapovickasii* podría ser el resultado de diferencias adaptativas de diploides y tetraploides a la heterogeneidad ambiental. Sin embargo, hasta el momento no se ha realizado un análisis detallado sobre los factores que determinan los patrones de distribución de los citotipos en esta especie.

Por lo tanto, a fin de interpretar el papel de la autopoliploidía en la evolución de *Turnera krapovickasii* e inferir los factores que influyen en la distribución de los citotipos de esta especie, en este trabajo se analizan la frecuencia y distribución espacial de los citotipos en relación a variables ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 567 semillas provenientes de 59 poblaciones naturales representativas del área geográfica de *Turnera krapovickasii*, obtenidas

entre los años 2005 y 2010 (Tabla 1). Algunas plantas fueron transportadas a Corrientes (Argentina), donde se cultivaron en el invernáculo del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE). Los ejemplares testigo de los especímenes provenientes de Argentina y Paraguay se encuentran depositados en el herbario del citado Instituto (CTES), mientras que los provenientes de Bolivia fueron depositados en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB). Los duplicados de todos los ejemplares fueron repartidos a otros herbarios del mundo.

Recuentos cromosómicos y estimación del nivel de ploidía

Se realizaron recuentos cromosómicos en meiosis en algunos individuos de cada población, los que fueron utilizados posteriormente como patrón para analizar el nivel de ploidía de los restantes individuos de la población por citometría de flujo.

Los recuentos en meiosis se realizaron a partir de botones florales fijados en alcohol etílico absoluto: ácido láctico en una proporción 5: 1 (Fernández, 1973) y conservados en etanol 70 % a 4 °C. Los preparados se obtuvieron por aplastado de las anteras en carmín acético al 3 %.

La estimación del nivel de ploidía por citometría de flujo se realizó a partir de semillas a las que previamente se extrajo el pericarpio. Tras añadir 0,5 ml de buffer de extracción (Partec UV kit CyStain Precise P 05-5002), las muestras fueron trituradas con una hoja de afeitar. Después de 2 min de incubación, el homogenado fue filtrado a través de una de malla de nylon de 50 μ m de apertura y colocadas en un tubo donde se añadieron 1,5 ml de buffer de tinción DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol). La mezcla fue incubada durante 2 min a temperatura ambiente y luego analizada. Las mediciones de la intensidad de fluorescencia de los núcleos teñidos con DAPI se realizaron con un citómetro de flujo Partec PA II (Partec GmbH, Münster, Alemania) con el detector funcionando a 355 nm. Se midieron alrededor de 3000 núcleos por muestra. El análisis de los datos se realizó con el software PA II Partec Flomax.

Distribución geográfica de los citotipos

La distribución geográfica de los citotipos hallados en este trabajo junto con los obtenidos previamente por Fernández (1987), Solís Neffa

(1996) y Fernández & Solís Neffa (2004), se representó gráficamente en un mapa confeccionado con el programa Diva-Gis (Hijmans *et al.*, 2004). Para evaluar la posible influencia de la altitud y el clima en la distribución de los citotipos, se registró la altitud de cada localidad analizada con un GPS, mientras que las siguientes variables climáticas fueron extraídas de la base de datos WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005): temperatura media anual (BIO 1), rango promedio de temperatura mensual (BIO 2), isoterma (BIO 3), estacionalidad de temperatura (BIO 4), temperatura máxima del mes más cálido (BIO 5), temperatura mínima del mes más frío (BIO 6), rango de temperatura anual (BIO 7), temperatura media del cuatrimestre más húmedo (BIO 8), temperatura media del cuatrimestre más seco (BIO 9), temperatura media del cuatrimestre más cálido (BIO 10), temperatura media del cuatrimestre más frío (BIO 11), precipitación anual (BIO 12), precipitaciones del mes más húmedo (BIO 13), precipitaciones del mes más seco (BIO 14), estacionalidad de las precipitaciones (BIO 15), precipitaciones del cuatrimestre más húmedo (BIO 16), precipitaciones del cuatrimestre más seco (BIO 17), precipitaciones del cuatrimestre más cálido (BIO 18) y precipitaciones del cuatrimestre más frío (BIO 19).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a fin de identificar un número más reducido de variables que representen la mayor parte de la varianza de las variables climáticas entre las poblaciones. El cálculo del ACP se llevó a cabo a partir de una matriz de correlación estimada a partir del conjunto de datos estandarizados. Además, para cada citotipo, se calcularon la media, la desviación estándar promedio y el rango de variación de las variables bioclimáticas. Para evaluar las diferencias entre los citotipos se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) a un nivel de significancia del 5 % ($\alpha = 0,05$). Además, para evaluar la existencia de diferencias significativas entre citotipos para cada una de las variables, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) a un nivel de significancia del 5 % ($\alpha = 0,05$) luego de realizar la prueba de homogeneidad de Bartlett. Las diferencias entre cada par de medias fueron estimadas mediante el test de Tukey al 5 %. Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa Infostat, versión 2009 (Di Rienzo *et al.*, 2009).

Tabla 1. Material estudiado de *Turnera krapovickasii* y sus niveles de ploidía. Los asteriscos (*) representan estimaciones del nivel de ploidía de nuevas poblaciones. AR: Argentina, BO: Bolivia; PA: Paraguay. A.

Procedencia y número de colección	Lat. S	Long. O	Altitud (m.s.m.)	Ploidía
AR, Jujuy, ruta 34, puente sobre Río Negro III. O. Ahumada 1549 (CTES).	24° 05'	64° 49'	445	2x
AR, Salta, Dpto. San Martín. Campo Durán. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 22 (CTES).	22° 11'	63° 39'	465	2x
AR, Salta, Río Negro III. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 26 (CTES).	24° 05'	64° 48'	441	2x
AR, Salta, Dpto. San Martín. Ruta 81. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 21 (CTES).	23° 06'	63° 47'	290	2x
AR, Salta, Dpto. San Martín, camino a Maravilla. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 23 (CTES)	22° 11'	63° 37'	473	2x
AR, Salta. Ruta 81. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1975 (CTES, ASU, CESJ, ESA, FCQ, HRB, HUEM, JUA, SI).	23° 06'	63° 47'	259	2x
BO, Dpto. Tarija, O' Connor, 3 km S de Entre Ríos. A. Krapovickas 38858 (CTES).	21° 33'	64° 10'	1342	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco, Villa Montes. A. Krapovickas 39177 (CTES).	21° 15'	63° 28'	445	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. O' Connor, 19 km E de Entre Ríos. A. Krapovickas 39099 (CTES).	21° 26'	64° 00'	1080	2x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Cordillera. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1062 (CTES).	19° 20'	63° 29'	930	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco. V. Solís Neffa & G. Seijo 1482 (CTES, ASU, ESA, LPB, MA, MO, SI).	21° 09'	63° 25'	637	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1497 (CTES, LPB, SI, SP).	21° 48'	63° 33'	601	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso (CTES, ASU, BAB, ESA, FCQ, GH, HRB, HUEFS, LPB, MBM, SI).	21° 20'	63° 17'	340	2x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Cordillera. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1935 (CTES, ASU, ESA, FCQ, HRB, HUEM, JUA, LPB, SI, SP).	19° 10'	63° 29'	778	2x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Cordillera. Camiri. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1055 (CTES, ASU, BA, CANB, LPB, MBM, MICH, SI, SP).	20° 00'	63° 32'	799	2x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Cordillera. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1432 (CTES, ESA, LPB, SI, SP).	20° 14'	63° 27'	675	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1503 (CTES, CESJ, FCQ, HRB, LPB, NY, SI, SP).	21° 43'	63° 33'	636	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Gran Chaco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1512 (CTES, FCQ, GH, LPB, SI).	21° 10'	63° 25'	484	2x
BO, Dpto. Chuquisaca, Prov. Azero. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1513 (CTES, LPB, MO, NY, SI, SP).	20° 48'	63° 20'	480	2x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Velasco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1743 (CTES, HUEFS, LPB, SI).	16° 52'	60° 38'	355	2x
BO, Dpto. Tarija, Prov. Cordillera. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1973 (CTES, FCQ, HUEFS, JUA, LPB, MO, SI).	20° 46'	63° 05'	676	2x
BO, Dpto Tarija. Prov Gran Chaco. V. Solís Neffa s/n.	20° 00'	63° 32'	942	2x*

Procedencia y número de colección	Lat. S	Long. O	Altitud (m.s.m.)	Ploidía
PA, Dpto. Presidente Hayes. A. Krapovickas & C. Cristóbal 44366 (CTES).	22° 40'	59° 44'	124	2x*
PA, Dpto. Boquerón. E. Zardini & Acosta 42205 (CTES).	20° 54'	61° 50'	292	2x*
PA, Dpto. Alto Paraguay, Sierra León. Pérez de Molas & G. Navarro 9077 (CTES).	19° 40'	60° 47'	302	2x*
PA, Dpto. Boquerón, Ruta Transchaco. A. Krapovickas, C. Cristóbal & A. Schinini 45380 (CTES).	20° 56'	61° 54'	302	2x*
PA, Dpto. Boquerón. A. Krapovickas, C. Cristóbal & A. Schinini 45462 (CTES).	20° 56'	61° 54'	302	2x*
PA, Dpto. Alto Paraguay, Parque Cué. F. Mereles & Degen 5979 (CTES).	20° 07'	61° 41'	251	2x*
AR, Salta. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 25 (CTES).	23°00'	63°53'	341	2x-3x*
AR, Salta, Dpto. San Martín. Río Conepoi. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 24 (CTES).	22°06'	63°42'	511	2x-3x*
PA, Dpto. Boquerón. Schinini & Palacios 25640 (CTES).	20° 50'	61° 55'	310	2x-3x*
PA, Dpto. Boquerón, Transchaco. A. Krapovickas, C. Cristóbal & A. Schinini 45430 (CTES).	20° 38'	62° 00'	330	2x-4x*
PA, Dpto. Alto Paraguay, Sierra León. Pérez de Molas & G. Navarro 9084 (CTES).	19° 40'	60° 47'	302	2x-4x*
AR, Salta, Dpto. Anta. El Quebrachal. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1478 (CTES, ESA, MO, SI).	25°21'	64°01'	358	4x
AR, Salta, Dpto. Anta. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard s/n.	25°12'	63°59'	345	4x*
AR, Salta, el Tunal, Río Juramento. A. Panseri, W. Reynoso, M. Sosa & D. Hojsgaard 28 (CTES).	25°14'	64°23'	437	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1315 (CTES, BAB, LPB, SI).	17°42'	61°14'	270	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. San José de Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1285 (CTES, LPB, SI).	18° 09'	60° 50'	320	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Ñuflo de Chaves. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1546 (CTES, HRB, K, LPB, MBM, SI).	16°56'	61°51'	430	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Ñuflo de Chaves. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1547 (CTES, LPB, SI, ZT).	16°58'	61°51'	289	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1917 (CTES, ASU, FCQ, LPB, MO, SI).	18°09'	60°03'	383	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1922 (CTES, BAB, CESJ, GH, LPB, SI).	18°06'	60°05'	382	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1927 (CTES, FCQ, LPB, SI).	17°57'	60°18'	426	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1876 (CTES, GH, LPB, SI).	17°52'	60°28'	303	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1273 (CTES, BAA, LPB, SI).	17°47'	60°43'	268	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. San José de Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1278 (CTES, LPB, MO, SI).	17° 54'	60° 47'	454	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Velasco. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1749 (CTES, JUA, LPB, NY, SI).	16°54'	60°37'	324	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1766 (CTES, LPB, SI, MA).	17°17'	60°37'	285	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabile & W. Reynoso 1770 (CTES, LPB, SI).	17°40'	60°42'	285	4x

Procedencia y número de colección	Lat. S	Long. O	Altitud (m.s.m.)	Ploidía
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1777 (CTES, LPB).	17°47'	60°43'	279	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. Serranías de Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1784 (CTES, LPB).	17° 54'	60° 47'	505	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1796 (CTES, LPB).	18°07'	60°50'	331	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1799 (CTES, LPB, SI).	18°09'	60°50'	810	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1866 (CTES, LPB, SI),	18°16'	60°51'	299	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1877 (CTES, LPB, SI, HUEFS).	17°52'	60°26'	366	4x
BO, Dpto. Santa Cruz. Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1888 (CTES, LPB, SI)	18°25'	59°50'	237	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 913 (CTES, LPB)	18°19'	59°35'	648	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. Roboré. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1915 (CTES, LPB, NY, SI).	18°20'	59°44'	297	4x
BO, Dpto. Sta. Cruz, Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1932 (CTES, ESA, JUA, LPB, NY, SI, SP).	17°38'	61°20'	280	4x
BO, Dpto. Santa Cruz. Prov. José Miguel de Velasco. V. Solís Neffa, G. Seijo, A. Schinini & R. Almada 1266 (CTES, LPB, SI)	17°22'	60°40'	290	4x
BO, Dpto. Santa Cruz. Prov. Chiquitos. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1908 (CTES, JUA, LPB, SI).	18°38'	60°03'	331	4x
BO, Dpto. Santa Cruz. Prov. Nuflo de Cháves. V. Solís Neffa, G. Seijo, M. Grabiele & W. Reynoso 1545 (CTES, K, LPB, MA, NY, SI).	16°54'	61°49'	383	4x
PA, Dpto. Nueva Asunción. Gral E.A. Garay. S. Beck 9433.	21°56'	60°41'	171	4x

Finalmente, la distribución geográfica potencial actual de los citotipos de *T. krapovickasii* fue predicha mediante el modelado del nicho ecológico utilizando el programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.* 2005).

RESULTADOS

Recuentos cromosómicos y estimación del nivel de ploidía

Los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que las poblaciones de *T. krapovickasii* son diploides ($2n= 2x= 10$; 50 %) y tetraploides ($2n= 4x= 20$; 50 %) (Fig. 2; Tabla 1). Asimismo, los resultados de la estimación del nivel de ploidía a partir de semillas, reveló que la mayoría de las poblaciones diploides (42,42 % del total de poblaciones analizadas) están constituidas por un

solo citotipo, mientras que en otras poblaciones se detectó la presencia de individuos triploides ($2n= 3x= 15$, 4,55 %) o tetraploides (3,03 %) en algunas poblaciones diploides. Sin embargo, hasta el momento, no se encontraron plantas adultas triploides o tetraploides en dichas poblaciones diploides. Todas las poblaciones tetraploides estaban constituidas por un solo citotipo.

Distribución geográfica de los citotipos

El análisis de la distribución geográfica de los citotipos de *T. krapovickasii* mostró que las poblaciones diploides están concentradas en el oeste del área de distribución de la especie. Dichas poblaciones se extienden desde los 19° S en Bolivia y se prolongan hacia el sur por el noroeste de Argentina siguiendo la franja oriental de las Sierras Subandinas hasta los 24° S, y entre los 59° W y 64° W, en alturas que varían entre los 124 hasta los 1342

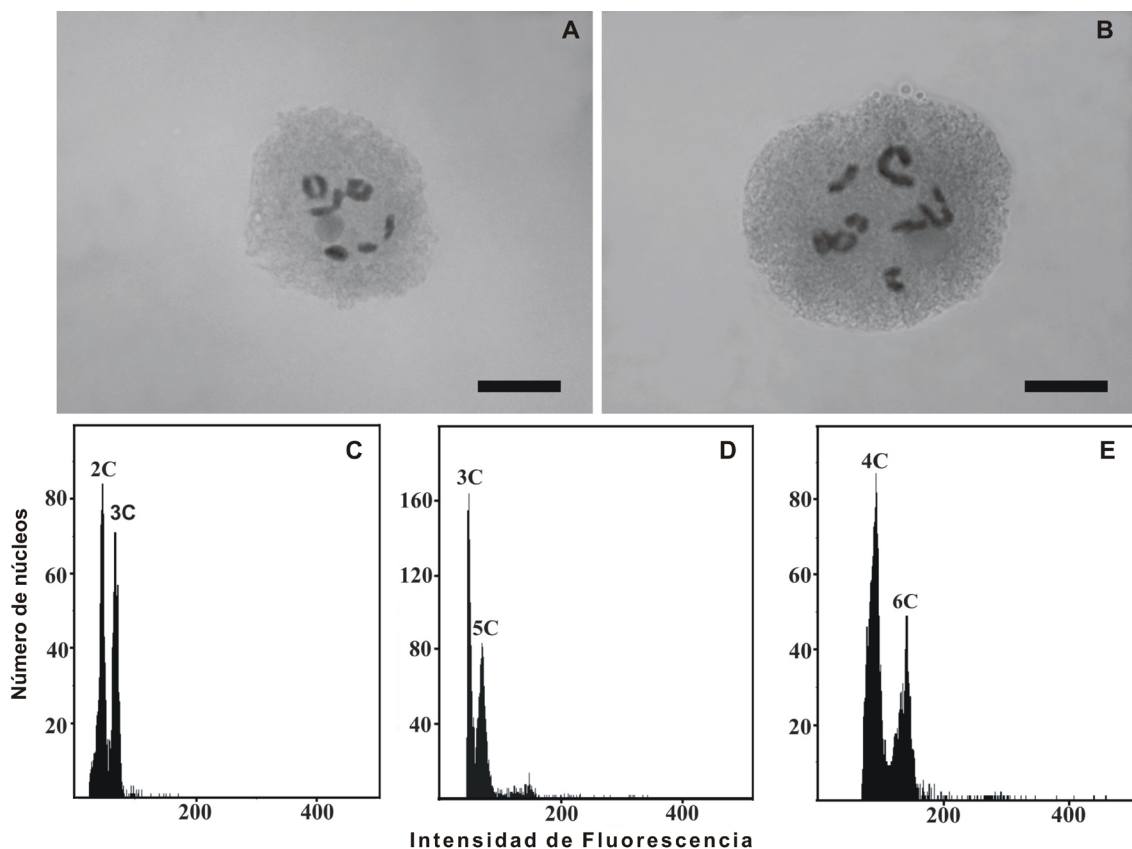


Fig. 2. Estimación del nivel de ploidía por meiosis y citometría de flujo en *Turnera krapovickasii*. A, citotipo diploide ($2n=2x=10$), diacinesis con 5II. B, citotipo tetraploide ($2n=4x=20$), diacinesis con 5II+2IV. C, D y E histogramas obtenidos por citometría de flujo a partir de semillas. C, semilla con embrión diploide y endosperma triploide. D, semilla con embrión triploide y endosperma pentaploide. E, semilla con embrión tetraploide y endosperma triploide hexaploide. Barra 5 µm.

m.s.n.m. Por otra parte, las poblaciones tetraploides ocupan áreas disyuntas, en el este y norte del área de distribución de la especie, en alturas que varían entre los 237 y 810 m.s.n.m. En el norte de Argentina y oeste de Paraguay se hallaron poblaciones mixtas $2x-3x$ y $2x-4x$, ubicadas en altitudes intermedias, no superiores a los 511 m.s.n.m. (Fig. 1).

El MANOVA realizado con las variables climáticas mostró diferencias significativas entre los citotipos (λ Wilks = 8,61; $p < 0.00001$). Asimismo, el ANOVA mostró que 15 de las 20 variables climáticas analizadas, presentaron diferencias significativas entre citotipos ($p \leq 0,05$, Tabla 2). El ACP basado en los datos bioclimáticos (Fig. 3) mostró que el primer eje de ordenación explica la mayor parte de la variación (54,1

%) y separa a las poblaciones tetraploides de Bolivia y Paraguay (ubicadas hacia la derecha del diagrama), de las diploides y de un grupo más pequeño de poblaciones tetraploides de Argentina (ubicadas hacia la izquierda del diagrama). La isothermalidad, la temperatura mínima del mes más frío, la temperatura media del cuatrimestre más frío, las precipitaciones del mes más seco, las precipitaciones del cuatrimestre más seco y las precipitaciones del cuatrimestre más frío están correlacionadas positivamente con este eje, mientras que la estacionalidad de la temperatura, el rango de temperatura anual y la estacionalidad de la precipitaciones lo están negativamente. El segundo eje representa el 28,3 % de la variabilidad de los datos climáticos, y agrupa a la mayoría de

Tabla 2. Altitud y variables bioclimáticas analizadas en el área geográfica de los citotipos de *Turnera krapovickasii*. Se representa la media, desviación estándar y el rango de variación de cada variable. Ver referencias en Materiales y Métodos.

Variable	2x	2x-3x	2x-4x	4x	F (ANOVA) p
BIO1 (C°)	22,75 ± 1,31	22,95 ± 1,01	24,47 ± 0,59	23,95 ± 1,29	5,01**
	19,53 – 24,75	22,03 – 24,04	24,06 – 24,89	20,97 – 25,15	0,004
BIO2 (C°)	13,11 ± 0,46	12,74 ± 0,20	13,01 ± 0,14	13,07 ± 0,39	0,74 (NS)
	12,57 – 14,60	12,53 – 12,93	12,92 – 13,11	12,61 – 13,78	0,531
BIO3 (BIO2/ BIO7*100)	56,36 ± 4,40	54,34 ± 3,60	61,02 ± 3,26	63,46 ± 6,36	9,64**
	51,29 – 67,17	51,12 – 58,22	58,71 – 63,33	50,86 – 69,93	<0.0001
BIO4 (C°)	355,24 ± 55,98	380,06 ± 42,40	314,01 ± 26,56	265,84 ± 98,42	7,07**
	200,51 – 423,51	337,00 – 421,77	295,23 – 332,78	193,37 – 464,64	0,000
BIO5 (C°)	33,21 ± 1,34	33,67 ± 0,87	34,30 ± 0,00	33,52 ± 0,81	0,94 (NS)
	30,20 – 35,50	32,70 – 34,40	34,30 – 34,30	31,20 – 36,20	0,426
BIO6 (C°)	9,83 ± 2,15	10,17 ± 1,78	12,95 ± 0,92	12,64 ± 2,84	6,82**
	4,90 – 13,50	8,90 – 12,20	12,30 – 13,60	6,00 – 14,90	0,001
BIO7 (C°)	23,38 ± 1,70	23,50 ± 1,18	21,35 ± 0,92	20,88 ± 2,99	5,72**
	20,00 – 25,40	22,20 – 24,50	20,70 – 22,00	18,70 – 27,10	0,002
BIO 8 (C°)	26,12 ± 1,32	26,68 ± 1,21	27,21 ± 0,18	26,25 ± 0,79	0,84 (NS)
	23,40 – 28,65	25,28 – 27,38	27,08 – 27,33	24,43 – 29,05	0,476
BIO 9 (C°)	19,20 ± 1,68	19,22 ± 2,33	21,50 ± 0,49	21,50 ± 2,89	5,05**
	16,45 – 22,17	17,13 – 21,73	21,15 – 21,85	15,55 – 23,67	0,003
BIO 10 (C°)	26,51 ± 1,36	26,98 ± 0,75	27,61 ± 0,32	26,58 ± 0,75	0,81 (NS)
	23,40 – 28,65	26,12 – 27,43	27,38 – 27,83	24,47 – 29,05	0,491
BIO 11 (C°)	18,00 ± 1,60	17,80 ± 1,35	20,12 ± 0,99	20,30 ± 2,38	7,10**
	14,68 – 21,18	16,92 – 19,35	19,42 – 20,82	14,90 – 22,08	0,000
BIO 12 (mm³)	772,89 ± 193,39	813,67 ± 285,10	531,50 ± 68,59	970,88 ± 211,72	6,63**
	465,00 – 1308,00	509,00 – 1074,00	483,00 – 580,00	598,00 – 1316,00	0,001
BIO 13 (mm³)	145,18 ± 39,49	153,33 ± 59,16	87,00 ± 2,83	164,24 ± 30,07	3,86**
	77,00 – 224,00	86,00 – 197,00	85,00 – 89,00	117,00 – 226,00	0,013
BIO 14 (mm³)	5,11 ± 4,47	5,33 ± 1,53	6,00 ± 2,83	15,67 ± 7,93	14,63**
	1,00 – 25,00	4,00 – 7,00	4,00 – 8,00	0,00 – 26,00	<0,0001
BIO 15	82,97 ± 10,05	83,39 ± 7,80	67,77 ± 11,36	66,16 ± 13,19	11,18**
	56,05 – 98,06	75,24 – 90,79	59,75 – 75,80	52,14 – 95,15	<0,0001
BIO 16 (mm³)	405,18 ± 106,88	424,33 ± 156,05	236,50 ± 0,71	447,67 ± 81,06	3,59**
	212,00 – 618,00	249,00 – 548,00	236,00 – 237,00	322,00 – 622,00	0,019
BIO 17 (mm³)	23,54 ± 18,98	20,33 ± 5,13	27,50 ± 16,26	74,91 ± 33,94	19,26**
	11,00 – 105,00	16,00 – 26,00	16,00 – 39,00	11,00 – 113,00	<0,0001
BIO 18 (mm³)	369,79 ± 96,09	405,67 ± 171,67	213,50 ± 17,68	362,88 ± 68,72	2,31 (NS)
	198,00 – 517,00	210,00 – 531,00	201,00 – 226,00	284,00 – 622,00	0,085
BIO 19 (mm³)	44,36 ± 24,96	31,33 ± 13,87	49,50 ± 16,26	104,79 ± 47,85	14,24**
	13,00 – 142,00	16,00 – 43,00	38,00 – 61,00	11,00 – 153,00	<0,0001
Altitud (m)	577,25 ± 310,96	390,67 ± 113,14	284,50 ± 71,42	348,64 ± 109,47	5,85**
	132,00 – 1300,00	310,00 – 520,00	234,00 – 335,00	171,00 – 803,00	0,001

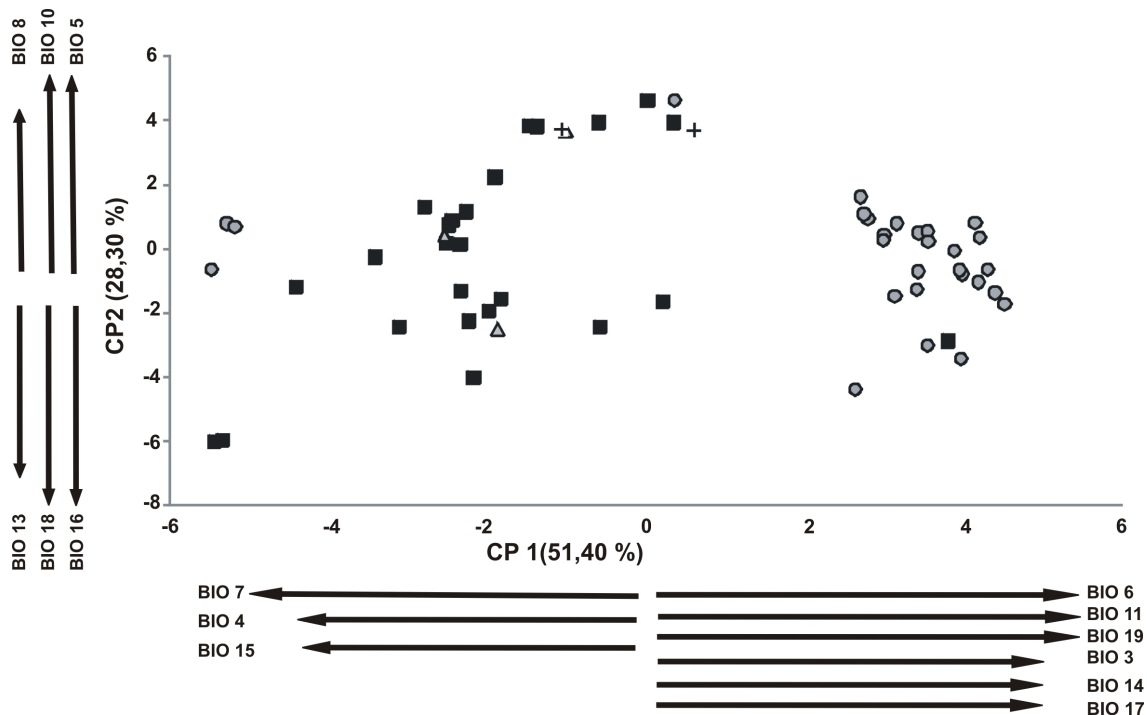


Fig. 3. Ordenamiento de las poblaciones de *Turnera krapovickasii* en el plano de los primeros componentes del análisis de Componentes Principales basado en datos bioclimáticos. Los distintos citotipos se indican con figuras: cuadrado = diploide ($2n= 2x= 10$); círculo = tetraploide ($2n= 4x= 20$); triángulo = población mixta diploide - triploide ($2n= 3x= 15$); cruz = población mixta diploide - tetraploide. Ver referencias en Materiales y Métodos.

las poblaciones mixtas, algunas diploides y una tetraploide. Las variables más correlacionadas con este eje son la temperatura máxima del mes más cálido, la temperatura media del cuatrimestre más húmedo y la temperatura media del cuatrimestre más cálido. La correlación cofenética fue alta ($r= 0,974$), indicando un buen ajuste entre la distancia euclidiana entre las poblaciones en el diagrama de dispersión y la distancia en el espacio multidimensional original.

El análisis de modelado de la distribución potencial actual mostró que el área de mayor probabilidad de ocurrencia del citotipo diploide se encuentra al sureste de Bolivia, en la región de los bosques premontanos (Provincia Biogeográfica Chaqueña) que es transicional con las Yungas. A su vez, el área de mayor probabilidad de ocurrencia de los tetraploides se encuentra al este de Bolivia, en la Provincia Biogeográfica del Cerrado, disminuyendo esta probabilidad hacia las provincias del Pantanal y Chaqueña (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Recuentos cromosómicos y estimación del nivel de ploidía

Los resultados obtenidos en este trabajo confirman los recuentos obtenidos previamente los que demuestran que *Turnera krapovickasii* posee citotipos diploide y tetraploide (Fernández, 1987; Solís Neffa, 1996; Fernández & Solís Neffa, 2004). Además, los resultados del análisis del nivel de ploidía por citometría de flujo evidenciaron que la mayoría de las poblaciones de esta especie están constituidas por un sólo citotipo, aunque también se detectaron algunos individuos triploides y tetraploides en las poblaciones diploides. Todos estos resultados ponen de manifiesto que la poliploidía es un fenómeno muy común en *T. krapovickasii* como también lo es en el género *Turnera* (Solís Neffa & Fernández, 2000).

Por otra parte, aunque se cuenta con antecedentes de la ocurrencia de individuos triploides en

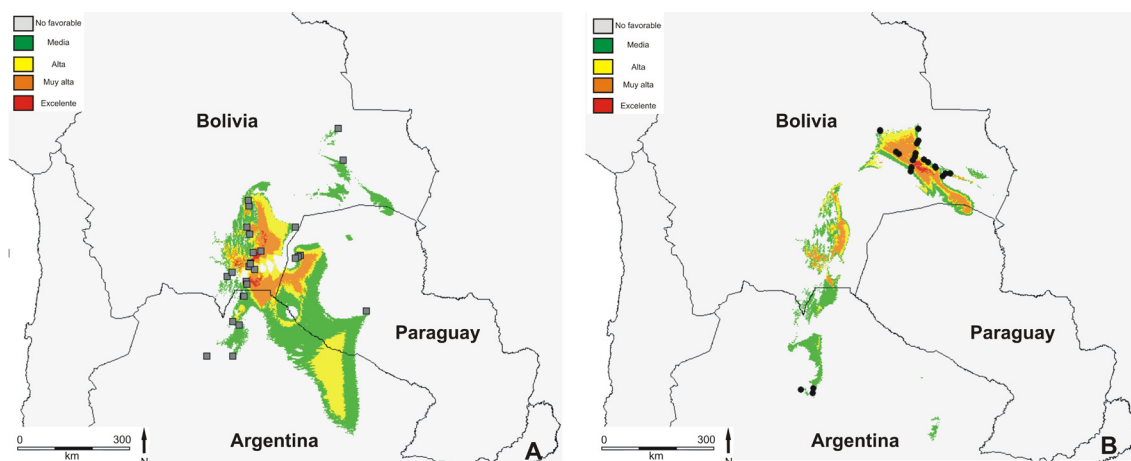


Fig. 4. Modelado de la distribución potencial de las poblaciones de *Turnera krapovickasii* analizadas. **A:** Poblaciones diploides. **B:** Poblaciones tetraploides.

las poblaciones naturales diploides de algunas especies de *Turnera* (Eliás *et al.*, 2011; Kovalsky & Solís Neffa, 2012), los individuos triploides detectados en este trabajo, constituyen el primer hallazgo de poliploides impares en poblaciones naturales de *T. krapovickasii*. En algunos complejos autoploiploides, los triploides son raros o pueden estar ausentes (Lumaret *et al.* 1987; van Dijk *et al.* 1992), mientras que en otros, pueden aparecer con mayor frecuencia (Husband & Schemske, 1998). Cuando están presentes, los triploides pueden formarse como resultado de la unión de gametos n y $2n$ dentro de poblaciones diploides o, por el cruzamiento de diploides y tetraploides (Ramsey & Schemske, 1998). El hecho que los triploides de *T. krapovickasii* fueron detectados en las poblaciones diploides sumado a que, en estudios previos, se detectaron gametos no reducidos en individuos diploides provenientes de las mismas poblaciones (Fernández & Arbo, 1990; Lazzaroff *et al.*, 2011), sustenta el origen de dichos triploides por poliploidización sexual unilateral a partir de la unión de gametos n y $2n$ de los diploides. Sin embargo, aunque en otras especies de *Turnera* se han encontrado plantas triploides, tanto en poblaciones naturales como en cruzamientos experimentales (Arbo & Fernández, 1987; Fernández & Arbo, 1990; Eliás *et al.*, 2010; Kovalsky & Solís Neffa, 2012), en *T. krapovickasii* hasta el momento sólo se encontraron semillas con embriones triploides. El hecho que no se encontraran plantas adultas

triploides en las poblaciones diploides podría deberse a que, como consecuencia de su baja frecuencia, los mismos no fueron detectados en este análisis. Además, también es posible que los embriones triploides hayan abortado en etapas tempranas del desarrollo como resultado del desbalance de la relación del nivel de ploidía del embrión y del endosperma o el radio materno: paterno (bloqueo triploide) como fuera propuesto para otras especies (Ramsey & Schemske, 1998; Köhler *et al.*, 2011). Por otra parte, los tetraploides hallados en las poblaciones diploides sugieren que la poliploidización sexual bilateral a partir de la unión de dos gametos $2n$ de los diploides, también ocurriría con cierta frecuencia en las poblaciones diploides de *T. krapovickasii*.

Distribución geográfica de los citotipos

Los diferentes citotipos de los complejos poliploides muestran, frecuentemente, marcadas diferencias en su distribución geográfica (Favarger, 1967; Stebbins, 1971; Brunsberg, 1977; Lewis, 1980; Levin, 1983, 2002; Soltis, 1984; van Dijk *et al.*, 1992; Husband & Schemske, 1998; Kessler *et al.*, 2014). En el género *Turnera*, las investigaciones llevadas a cabo en el complejo autoploiploide *T. sidoides* demostraron que el citotipo diploide posee una distribución más restringida, los tetraploides poseen una distribución amplia ocupando gran parte del área de las subespecies, los hexaploides generalmente están restringidos a

regiones marginales, mientras que los octoploides y poliploides impares son raros (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa *et al.*, 2004; Elías *et al.*, 2011). Por otra parte, en *T. hassleriana* Urban, *T. subulata* Smith y *T. scabra* Millspaugh, los citotipos diploide y autotetraploide (Fernández, 1987; Shore & Barrett, 1986; Barrett & Shore, 1987; Solís Neffa & Fernández, 1993; Solís Neffa, 1996) presentan áreas geográficas diferentes, aunque tanto la frecuencia de diploides y tetraploides, como sus patrones de distribución geográfica varían entre las especies. En *T. hassleriana* la única población diploide encontrada hasta el momento corresponde a una accesión de Bolivia mientras que las tetraploides son accesiones de Paraguay (Fernández, 1987; Solís Neffa & Fernández, 1993). En *T. subulata*, la mayoría de las poblaciones estudiadas son tetraploides, siendo las poblaciones diploides y tetraploides simpátricas en parte de su área (Fernández, 1987; Shore & Barrett, 1986; Barrett & Shore, 1987; Solís Neffa & Fernández, 1993; Solís Neffa, 1996). Finalmente, en *T. scabra* el 40 % de las poblaciones estudiadas son diploides y continentales, mientras que el 60 % restante corresponden a poblaciones insulares tetraploides (Fernández, 1987; Shore & Barrett, 1986; Barrett & Shore, 1987). Los resultados de este trabajo mostraron que en *T. krapovickasii* los diploides y tetraploides se encuentran en igual frecuencia, las poblaciones diploides en el noroeste de Argentina, sureste de Bolivia y oeste de Paraguay, mientras que las tetraploides se encuentran en el este de Bolivia y en el noroeste de Argentina. Se ha sugerido que la variación en la frecuencia de poliploides entre grupos taxonómicos afines sería el resultado de las diferentes predisposiciones de dichos taxones para la evolución por poliploidía o de la diferencia en el tiempo transcurrido para acumular poliploides (Meyers & Levin 2006). Ambas hipótesis podrían explicar las diferencias en la frecuencia de los citotipos entre *T. krapovickasii* y las otras especies de *Turnera* con citotipos diploide y autotetraploide. En primer término, estudios previos en el género *Turnera* demostraron que las especies analizadas producen diferentes proporciones de gametos no reducidos $2n$ y $4n$ (Fernández *et al.*, 2010; Panseri *et al.*, 2008; Kovalsky & Solís Neffa, 2012; Lazaroff *et al.*, inéd.), lo que sugiere que las especies tendrían diferentes predisposiciones a la poliploidización.

Por otra parte, teniendo en cuenta la abundancia relativa de los poliploides en comparación con sus ancestros diploides es posible estimar la edad de un complejo poliploide. Sobre la base de este criterio Stebbins (1971) reconoció cinco estados: inicial, joven, maduro, declinante y relictual. De acuerdo con ello, *T. krapovickasii* y *T. scabra* serían complejos poliploides jóvenes, en los que el citotipo diploide está todavía ampliamente distribuido, mientras que los tetraploides se han distribuido más allá del límite de los diploides; mientras que el complejo *T. sidoides* y *T. subulata* serían complejos maduros en los que los diploides son relictuales y los tetraploides están ampliamente distribuidos. Estos patrones de distribución sugieren que el tiempo transcurrido para acumular poliploides difiere entre las especies de *Turnera*.

Asimismo, diversas hipótesis podrían explicar las diferencias en la distribución de los citotipos diploide y tetraploide de *T. krapovickasii*. Los primeros estudios sobre el significado de la variación geográfica de los niveles de ploidía enfatizaron su relación con la latitud (Hagerup, 1932; Tischler, 1935; Stebbins, 1971; Grant, 1989). Esta relación ha sido interpretada como una adaptación de los poliploides, en general, a condiciones climáticas más extremas (Lewis, 1980). El área de distribución de *T. krapovickasii* presenta características ecológicas muy diversas debido a su topografía variable y a su ubicación en una zona de transición climática (Killeen *et al.*, 1993; Ribera Arismendi, 1993; Navarro & Maldonado, 2002). A lo largo del espectro latitudinal, esta región presenta un clima tropical en el norte y subtropical hacia el sur, variando de húmedo en el este, a semiárido y árido en el oeste y suroeste (Ribera Arismendi, 1993). En *T. krapovickasii*, aunque no se observa una tendencia al aumento de la frecuencia de los tetraploides con el incremento de la latitud, la distribución de los citotipos sería el resultado de diferencias adaptativas a las condiciones ambientales ya que el ACP basado en los datos bioclimáticos mostró que existe una asociación significativa entre la distribución de los citotipos y las condiciones climáticas de la región. Asimismo, el análisis de modelado de la distribución potencial actual reveló que los citotipos poseen diferentes preferencias de hábitats. Las poblaciones diploides, que ocupan un área continua, crecen en lugares de mayor

altitud así como más fríos y húmedos en la región de los bosques premontanos de la provincia Chaqueña. En esta región, las precipitaciones varían desde 500 mm en el occidente de la planicie y en un gradiente creciente hacia el este. La época seca varía desde cuatro hasta ocho meses y la temperatura media anual varía desde 22 °C al pie de la Cordillera hasta 26 °C en el interior del Chaco (Ramella & Spichiger, 1989; Killeen *et al.*, 1993; Navarro & Maldonado, 2002). Los tetraploides, en cambio, ocupan áreas disyuntas, aunque la mayoría de las poblaciones se encuentra en la provincia biogeográfica del Cerrado cuyo clima es marcadamente pluviestacional y posee una época seca de por lo menos tres meses. Las precipitaciones anuales están por encima de 1000 mm al año y la temperatura promedio anual es de alrededor de 22°C (Ramella & Spichiger, 1989; Killeen *et al.*, 1993; Navarro & Maldonado, 2002). Un número menor de poblaciones tetraploides fueron encontradas en el sur del área de distribución de la especie que presenta un clima más cálido y con escasas precipitaciones.

El hallazgo de poblaciones tetraploides en los extremos norte y sur del área de *T. krapovickasii*, sumado a las evidencias citogenéticas y moleculares (Lazaroff *et al.*, *ined.*), sugiere que los tetraploides se habrían originado por autopoliploidía de manera independiente a partir de poblaciones diploides distribuidas en las áreas marginales de los diploides. Los tetraploides posteriormente habrían expandido sus áreas hasta alcanzar los límites actuales de *T. krapovickasii*.

El patrón de distribución de los citotipos detectado en *Turnera krapovickasii* sustenta la hipótesis de que el rango de expansión asociado con la poliploidía juega un papel importante en la historia evolutiva de esta especie como también fuera propuesto para otras especies del género (Solís Neffa & Fernández, 2001; Elías *et al.*, 2011).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por proyectos de la Secretaría General de Ciencia y Técnica (UNNE, PI-17 F189). E. M. S. Moreno es becaria Postdoctoral de CONICET-UNNE. V. G. Solís Neffa es miembro de la Carrera del Investigador Científico de CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, K. L. & J. F. WENDEL. 2005a. Polyploidy and genome evolution in plants: Genome studies and molecular genetics. *Curr. Opin. Pl. Biol.* 8: 135–141.
- ADAMS, K. L. & J. F. WENDEL. 2005b. Novel patterns of gene expression in polyploid plants. *Trends Genet.* 21: 539–543.
- ARBO, M. M. 2005. Estudios sistemáticos en *Turnera* (Turneraceae). III. Series Anomalae y *Turnera*. *Bonplandia* 14: 115-318.
- ARBO, M. M. & A. FERNÁNDEZ. 1983. Posición taxonómica, citología y palinología de tres niveles de ploidía de *Turnera subulata* Smith. *Bonplandia* 5: 211-216.
- ARBO, M. M. & A. FERNÁNDEZ. 1987. Cruzamientos intra e interespecíficos en *Turnera*, serie Canaligeræ. *Bonplandia* 6: 85-100.
- ARBO, M. M. & S. M. ESPERT. 2009. Morphology, phylogeny and biogeography of *Turnera* (Turneraceae). *Taxon* 58: 457-467.
- BARRETT, S. C. H. 1978. Heterostyly in a tropical weed: the reproductive biology of *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Canad. J. Bot.* 1713-1725.
- BARRETT, S. C. H. & J. SHORE. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. Complex (Turneraceae). *Evolution* 41: 340-354.
- BRUNSBURG, K. 1977. Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex. *Opera Bot. Belg.* 42: 1–78.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler, W. F. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, II, ACME, Buenos Aires, pp. 1-85.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía N° 13. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C. pp. 120.
- CHEN, Z. J. & Z. NI. 2006. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays* 28: 240–252.
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, M. TABLADA & C. W. ROBLEDO. 2014. iFOsTAT VERSION 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- DURAND, D. & R. HOBERMAN. 2006. Diagnosing duplications—can it be done? *Trends Genet.* 22: 156–164.
- ERHENDORFER, F. 1980. Polyploidy and distribution. In: LEWIS, W.H., ed. *Polyploidy, biological relevance*. New York: Plenum Press, 45–60.
- ELÍAS, G., M. SARTOR & V. G. SOLÍS NEFFA. 2011. Patterns of cytotype variation of *Turnera sidoides*

- subsp. *pinnatifida* (Turneraceae) in mountain ranges of central Argentina. *J. Plant Res.* 124: 25-34.
- ELÍAS G., M. SARTOR & V. G. SOLÍS NEFFA. 2011. Patterns of cytotype variation of *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* (Turneraceae) in mountain ranges of central Argentina. *J. Plant Res.* 124: 25-34.
- FAVARGER, C. 1967. Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.* 42: 163-206.
- FERNÁNDEZ, A. 1973. El ácido láctico como fijador cromosómico. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 287-290.
- FERNÁNDEZ, A. 1987. Estudios cromosómicos en *Turnera* y *Piriqueta* (Turneraceae). *Bonplandia* 6: 1-21.
- FERNÁNDEZ, A. & M. M. ARBO. 1990. Gametas no reducidas y relaciones genómicas en tres especies de *Turnera* (Turneraceae). *Darwiniana* 30: 21-26.
- FERNÁNDEZ, A. & V. G. SOLÍS NEFFA. 2004. Genomic relationships between *Turnera krapovickasii* (2x, 4x) and *Turnera ulmifolia* (6x) (Turneraceae, *Turnera*). *Caryologia* 57: 45-51.
- FERNÁNDEZ, A., H. REY & V. G. SOLÍS NEFFA. 2010. Evolutionary relationships between *Turnera grandiflora* and the octoploid *T. fernandezii* (Turneraceae). *Ann. Bot. Fen.* 47: 321-329.
- GENTRY, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phylogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- GENTRY, A. H. & C. H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- GRANT, V. 1989. Especiación vegetal. Ed. Limusa. México, pp. 587.
- HAGERUP, O. 1932. Ueber polyploidie in beziehung zu klima, oekologie und phylogenie. *Hereditas* 16: 19-40.
- HIJMANS, R. J., L. GUARINO, C. BUSSINK, P. MATHUR, M. CRUZ, I. BARRANTES & E. ROJAS. 2004. Diva-Gis. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies.
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES & A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965-1978.
- HUSBAND, B. C. & D. W. SCHEMSKE. 1998. Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 85: 1688-1694.
- HUSBAND, B. C., S. J. BALDWIN & J. SUDA. 2013. The Incidence of polyploidy in natural plant populations: Major patterns and evolutionary processes. En: Leitch I. J., J. Greilhuber, J. Doležel, J. F. Wendel, editors. *Plant Genome Diversity 2: Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes*. Springer; Wien. pp. 255-276.
- INFOSTAT. 2008. InfoStat, version 2008. Grupo InfoStat, FCA. National University of Córdoba, Argentina.
- KESSLER, M., A. KÜHN, V. G. SOLÍS NEFFA & I. HENSEN. 2014. Complex geographical distribution of ploidy levels in *Polylepis australis* (Rosaceae), an endemic tree line species in Argentina. *Int. J. Plant Sci.* DOI: 10.1086/677649.
- KILLEEN, T. J., E. GARCÍA & S. G. BECK. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden.
- KÖHLER, C., O. MITTELSTEN SCHEID & A. ERILOVA. 2011. The impact of the triploid block on the origin and evolution of polyploid plants. *Trends in Genetics* 26: 142-148.
- KOVALSKY, I. E. & V. G. SOLÍS NEFFA. 2012. Evidence of 2n microspore production in a natural diploid population of *Turnera sidoides* subsp. *carnea* and its relevance in the evolution of the *T. sidoides* (Turneraceae) autopolyploid complex. *J. Pl. Res.* 125: 725-734.
- LAZAROFF, Y., A. FERNÁNDEZ & V. G. SOLÍS NEFFA. 2009. Estudios cromosómicos en *Turnera krapovickasii* (Turneraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* Volumen 44.
- LAZAROFF, Y., A. FERNÁNDEZ & V. G. SOLÍS NEFFA. 2011. Análisis de la producción y frecuencia de gametos no reducidos en poblaciones diploides de *Turnera krapovickasii*. *J. Basic Appl. Genet.* Volumen XLI.
- LEVIN, D. A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat.* 122: 1-25.
- LEVIN, D. A. 2002. The role of chromosome change in plant evolution. New York: Oxford University Press.
- LEWIS, W. H. 1980. Polyploidy in species population. In: LEWIS, W.H., ed. *Polyploidy, biological relevante*, New York: Plenum Press, 103-144.
- LÓPEZ, A., A. FERNÁNDEZ, & J. S. SHORE. 2013. Inferences on the origins of polyploid *Turnera* species (Passifloraceae) based on molecular data. *Botany* 91: 167-175.
- LUMARET, R., J. L. GUILLERM, J. DELAY, A. AIT IHAJ LOUTFI, J. IZCO & M. JAY. 1987. Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia* 73: 436-446.
- MADLUNG, A. 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99-104.
- MEYERS L. A. & D. A. LEVIN. 2006. On the abundance of polyploids in flowering plants. *Evolution* 60: 1198-1206.
- MORAES, M. & S. G. BECK. 1992. Diversidad florística de Bolivia. En: M. Marconi (ed.). *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*, p. 73-111. Centro

- de datos para la conservación, La Paz (Bolivia).
- MORRONE, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales y Tesis SEA, Zaragoza.
- NAVARRO, G. & M. MALDONADO. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos. Editorial: Centro de Ecología Simón I. Patiño-Departamento de Difusión. Cochabamba, Bolivia.
- OSBORN, T. C., D. V. BUTRULLE, A. G. SHARPE, K. J. PICKERING, I. A. PARKIN, J. S. PARKER & D. J. LYDIATE. 2003. Detection and effects of a homeologous reciprocal transposition in *Brassica napus*. *Genetics* 165: 1569-1577.
- PANSERI, A. F., J. G. SEIJO & V. G. SOLÍS NEFFA. 2008. Análisis de la producción y frecuencia de microsporas no reducidas en diploides de *Turnera sidoides* (Turneraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43: 95-101.
- RAMAN, V. S. & P. C. KESAVAN. 1964. Meiosis and nature of polyploidy in *Turnera ulmifolia*. *J. Indian Bot. Soc.* 43: 495-499.
- RAMELLA, L. & R. SPICHIGER. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44: 639-680.
- RAMSEY, J. & D. W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. System.* 29: 467-501.
- REYNOSO, W. L., V. SOLÍS NEFFA & A. FERNÁNDEZ. 2004. "Análisis preliminar de la distribución geográfica de los citotipos de *Turnera krapovickasii* (Turneraceae)". VIII Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la UNNE.
- RIBERA ARISMENDI, M. 1993. Regiones ecológicas. En: M. Marconi (ed.) Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia, p. 9-71. Centro de datos para la conservación, La Paz (Bolivia).
- SHORE, J. S. 1991a. Chromosomal evidence for autotetraploidy in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Can. J. Bot.* 69: 1302-1308.
- SHORE, J. S. 1991b. Tetrasomic inheritance and isozyme variation in *T. ulmifolia* vars. *elegans* Urb. and *intermedia* Urb. (Turneraceae). *Heredity* 66: 305-312.
- SHORE, J. S. & S. C. H. BARRET. 1986. Genetic modification of dimorphic incompatibility in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Canad. J. Genet. Cytol.* 28: 796 - 807.
- SOLÍS NEFFA, V. G. 1996. Cariotipos en *Turnera* (Turneraceae). *Bonplandia* 9 (1-2): 121-127.
- SOLÍS NEFFA, V. G. & A. FERNÁNDEZ. 1993. Estudios cromosómicos en especies de *Turnera* (Turneraceae). *Bonplandia* 7 (1-4): 101-118.
- SOLÍS NEFFA, V. G. & A. FERNÁNDEZ. 2000. Chromosome studies in *Turnera* (Turneraceae). *Genet. Mol. Biol.* 23: 925-930.
- SOLIS NEFFA, V. G. & A. FERNÁNDEZ. 2001. Cytogeography of the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae, Leiocarpaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 189-196.
- SOLÍS NEFFA, V. G., A. F. PANSERI, W. REYNOSO & J. G. SEIJO. 2004. Variación en el color de flores y números cromosómicos en el Noroeste del área de distribución de *Turnera sidoides* (Turneraceae). *Bonplandia* 13: 117-128.
- SOLTIS, D. E. 1984. Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae). *Am. J. Bot.* 71: 1171-1174.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS & J. A. TATE. 2004. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytol.* 161: 173-191.
- STEBBINS, G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants (London: Addison-Wesley Press).
- TISCHLER, G. 1935. Die bedeutung der polyploidie für die verbreitung der Angiospermen, erläutert an den arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere florenggebiete. *Bot. Jahrb. Syst.* 67: 1-36.
- UDALL, J. A. & J. F. WENDEL. 2006. Polyploidy and crop improvement. *Crop Sci.* 46: S3-S14.
- URBAN, I. 1883. Monographie der familie der Turneraceen. *Jahrb. Königl. Bot. Gart. Berlin* 2: 1-152.
- VAN DIJK, P., M. HARTOG & W. VAN DELDEN. 1992. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 315-331.
- WENDEL, J. & J. DOYLE. 2005. Polyploidy and evolution in plants. P. 97-117. En R.J. Henry (ed.) Plant diversity and evolution: Genotypic and phenotypic variation in higher plants. CAB International.
- YOUNG, K. E.; C. ULLOA ULLOA, J. L. LUTEYN & S. KNAPP. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *Bot. Rev.* 68: 4-21.

Recibido el 24 de julio de 2015, aceptado el 23 de septiembre de 2015.

