

EL HÍBRIDO « GLANDULARIA LACINIATA » × « G. PERUVIANA »
Y SU ANFIDIPOIDE ARTIFICIAL ¹

Por BENNO SCHNACK ² y OTTO T. SOLBRIG ³

INTRODUCCIÓN

La investigación presente tiene por objeto incrementar el conocimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies que integran el género *Glandularia* en su nivel diploide. El híbrido *G. laciniata* × *G. peruviana* fué obtenido por uno de nosotros en el Instituto Fito-técnico de Santa Catalina en el año 1951; posteriormente se obtuvo el correspondiente anfidiptoide por tratamiento con colchicina ². A continuación presentamos las observaciones realizadas en las especies paternas y en el híbrido, tanto en la forma diploide como en la tetraploide.

OBSERVACIONES EN « GLANDULARIA LACINIATA » (L.)
SCHNACK ET COVAS

Procedencia: Zárate, Provincia de Buenos Aires, República Argentina.

Caracteres morfológicos: Planta rastrera con tallos radicales. Tallos florales ascendentes de hasta 15 cm de altura, aproximada-

¹ Publicación n° 49 del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina, Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Eva Perón. Recibida para su publicación el 26 de noviembre de 1953.

² Ingeniero Agrónomo Director del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina, y alumno de la Facultad de Agronomía de Eva Perón, respectivamente.

³ El tratamiento consistió en aplicar, durante 36 horas, algodoncitos humedecidos con solución acuosa de colchicina, al 4 ‰, en las axilas de plantitas del híbrido; durante el tratamiento dichas plantitas se mantuvieron en cámara húmeda y a temperatura relativamente elevada.

mente. Hojas laciniadas, de 2 a 4 cm de longitud y 1,5 a 3 cm de ancho, con peciolo de 1 a 1,5 cm de longitud; pelos simples apretados en ambas caras y escasas glándulas subsésiles en el envés. Tallos con pelos simples subapretados dirigidos hacia arriba, con pocas glándulas pediceladas de color morado. Internodios de 2,5 a 5 cm de longitud. Brácteas florales aovado-lanceoladas, con lacinias cortas. Cáliz con pelos simples apretados y pocas glándulas subsésiles de color púrpura. Cara superior del limbo de la corola de color morado. Limbo con todos los lóbulos en un mismo plano. Garganta de la corola con pelos moniliformes incoloros. Anteras con apéndices glandulares semi-exsertos. Semillas de color negruzco.

Meiosis: Frecuencia quiasmática 1,88, calculada sobre observaciones en 50 C. M. P. Asociación más frecuente en metafase I: 5 II; pequeña proporción de células con 4 II + 2 I (fig. 1 A, B). En anafase I se observan algunas células con puente y fragmento cromosómico.

Esporadas: 50 esporadas observadas presentaron todas 4 núcleos. Observaciones adicionales permitieron constatar la presencia de esporadas con más de 4 núcleos.

Granos de polen: De 500 granos de polen montados en azul de algodón al lactofenol, 30 o sea un 6%, no tomaron el colorante. Los granos de polen son más pequeños que los de *G. peruriana* y son normales en cuanto al número de sus poros germinativos (fig. 4 G).

Fertilidad en la producción de semillas: Sobre 188 óvulos observados, cuajaron 70 (37,2%).

OBSERVACIONES EN «GLANDULARIA PERUVIANA» (L.) SMALL

Procedencia: San Pedro (Barrancas del Río Paraná) Provincia de Buenos Aires, República Argentina.

Caracteres morfológicos: Tallos vegetativos rastreros con tallos florales ascendentes de hasta 30 cm de altura, aproximadamente. Hojas enteras de 4 a 8 cm de longitud y 2 a 3,5 cm de ancho, con peciolo de 0,5 a 1 cm de largo, con pelos simples subapretados en ambas caras. Tallos con pelos simples en ángulo recto. Internodios de 3,5 a 6 cm de longitud. Brácteas florales lanceoladas, con lacinias cortas. Cáliz con pelos simples y glandulosos. Cara superior del limbo de la corola de color escarlata. Limbo con los lóbulos superiores algo recostados sobre el tubo de la corola. Garganta de la corola con



Fig. 1. — Configuraciones cromosómicas observadas en metafase I de *Glandularia laciniata* (A, B); *G. peruviana* (C) y en metafase I (D, E); anafase I (F, G, H) y metafase II (I) del híbrido *G. laciniata* x *G. peruviana*. Véase el texto. Todo 1350 X.

polos moniliformes incoloros. Anteras sin apéndices glandulares. Semillas de color pardo.

Meiosis: Frecuencia quiasmática 1,98, calculada sobre observaciones en 50 C. M. P. No se observó ninguna anomalía en la meiosis, formándose regularmente 5 pares de cromosomas en metafase I (fig. 1 C).

Esporadas: Sólo se observaron esporadas normales, con 4 núcleos.

Granos de polen: De 500 granos observados, 12 no tiñeron con azul de algodón al lactofenol, o sea un 2,4% (fig. 4 H).

Fertilidad en la producción de semillas: Sobre 380 óvulos observados cuajaron 163 (42,8%).

OBSERVACIONES EN EL HÍBRIDO DIPLOIDE
«GLANDULARIA LACINIATA» × «G. PERUVIANA»

Caracteres morfológicos: Planta semirastrera con tallos radicales y tallos florales ascendentes de 30 o más cm de altura. Hojas de forma intermedia entre ambos progenitores, de 3 a 5 cm de largo y 2 a 3 cm de ancho, con pecíolo de 1 a 1,3 cm de longitud; pelos simples subapretados en ambas caras. Tallos con pelos simples inclinados hacia arriba. Internodios de 4 a 7 cm de longitud. Cáliz con pelos simples subapretados y pocas glándulas subsésiles de color rojo. Cara superior del limbo de color rosado lila, intermedio entre ambos progenitores. Anteras superiores con apéndices glandulares reducidos no exsertos. Semillas de color intermedio entre ambos progenitores.

Meiosis: Frecuencia quiasmática 1,31 determinada sobre observaciones en 77 C. M. P. Asociaciones en metafase I: sobre 177 C. M. P. observadas se encontraron 152 (85,9%) con 5 II, 24 (13,5%) con 4 II + 2 I, y 1 (0,6%) con 3 II + 4 I (fig. 1 D, E). En anafase I se observaron 11 C. M. P. con dos grupos de 5 cromosomas (fig. 1 F); 2 células con dos grupos de 4, un puente y un fragmento (fig. 1 G), y 1 célula con dos grupos de 4, dos monovalentes con sus cromátidas separándose, y un fragmento (fig. 1 H). En metafase II se observaron 12 células con dos grupos de 5 cromosomas, y 1 con un grupo de 5, otro de 4, y un cromosoma con sus cromátidas en separación (fig. 1, I).

Esporadas: De 100 esporadas observadas, 93 poseían 4 núcleos, 4 presentaban 5 núcleos y había 3 con 6 núcleos.

Granos de polen: Sobre un total de 1.156 granos de polen obser-



Fig. 2. — Configuraciones cromosómicas observadas en metafase I (A, B, C, D) y anafase I del alotetraploide de *G. laciniata* x *G. peruviana*; A, 7 II + 2 I + 1 IV; B, 8 II + 1 IV; C, 10 II; D, 6 II + 5 I + 1 III; E, anafase I con 10 cromosomas dirigiéndose a cada polo; F, anafase I con puente y fragmento cromosómico. Todo 1350 x.

vados, 490 (42,4 %) colorearon con azul de algodón (fig. 4 I). Entre los coloreados se observaron dos granos con 4 poros germinativos ¹.

Fertilidad en la producción de semillas : Sobre 1.612 óvulos observados, cuajaron 8 (0,5 %).

En el cuadro 1 se han resumido las diferencias principales entre los progenitores y el híbrido.

CUADRO 1
Diferencias principales entre « laciniata, peruviana » y su híbrido

Especie	<i>laciniata</i>	<i>peruviana</i>	<i>laciniata</i> × <i>peruviana</i>
Hojas.....	laciniadas	enteras	de forma intermedia
Flores.....	moradas	escarlatas	rosado-lilas, color intermedio
Lóbulos limbo.....	poco partidos	muy partidos	de forma intermedia aunque más cercana a <i>peruviana</i>
Anteras.....	con apéndices glandulares	sin apéndices glandulares	con apéndices poco desarrollados
Asociacionen en MI...	5 II ; algunas 4 II + 2 I	5 II	5 II (85,9 %), 4 II + 2 I (13,5 %), 3 II + 4 I (0,6 %)
Frecuencia quiasmática	1,88	1,98	1,31 %
Proporción esporadas con 4 núcleos.....	100 %	100 %	93 %
Proporción pólen teñido	94 %	97,6 %	42,4 %
Fertilidad, producción semillas.....	37,2 %	42,8 %	0,5 %

OBSERVACIONES EN « G. LACINIATA » × « G. PERUVIANA »
TETRAPLOIDE

Caracteres morfológicos : Este tetraploide se distingue del híbrido diploide original por presentar las diferencias que se producen generalmente en estos casos (hojas, flores y frutos de mayor tamaño; hojas de mayor espesor, y con un valor mayor de la relación ancho/largo, etc.).

¹ Las observaciones se hicieron sobre polen de flores al abrigo de cualquier contaminación.

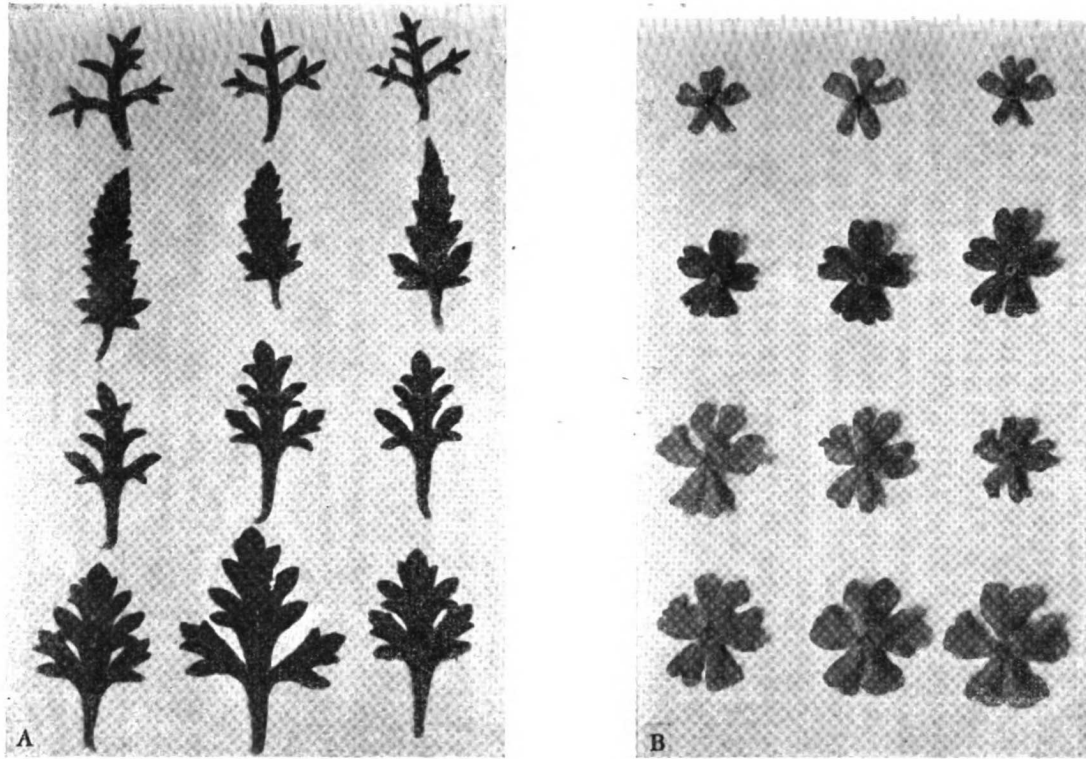


Fig. 3. — A, hojas de *G. laciniata* (1ª hilera superior), *G. peruviana* (2ª hilera), *G. laciniata* × *G. peruviana* 2 n (tercera hilera) y *G. laciniata* × *G. peruviana*, 4 n (cuarta hilera); B, flores de *G. laciniata*, *G. peruviana*, *G. laciniata* × *G. peruviana*, 2 n y *G. laciniata* × *G. peruviana*, 4 n. A, 0,7 × aprox.; B, 1 ×.

Meiosis : Asociaciones en metafase I: Sobre 50 C. M. P. observadas se encontraron las asociaciones siguientes: tres células con 10 II; cuatro con 9 II + 2 I; trece con 8 II + 4 I; una con 8 II + 1 IV; dos con 7 II + 6 I; cuatro con 7 II + 3 I + 1 III; cuatro con 7 II + 2 I + 1 IV; seis con 6 II + 5 I + 1 III; una con 6 II + 2 I + 2 III; cinco con 6 II + 4 I + 1 IV; una con 6 II + 2 IV; dos con 5 II + 6 I + 1 IV; dos con 5 II + 3 I + 1 III + 1 IV; una con 5 II + 4 I + 2 III; una con 4 II + 2 I + 2 III + 1 IV (fig. 3 A-D). En anafase I y metafase II se hallaron dos células con dos grupos de 10 cromosomas y una con tres grupos (9 + 9 + 2). Se observó también una anafase I con puente y fragmento cromosómico (fig. 3 E, F). En anafase II se observó una célula con 4 grupos (10 + 10 + 10 + 10); dos con cuatro grupos de 9 + 9 + 11 + 11; una con 5 grupos (11 + 11 + 8 + 8 + 1 monovalente no dividido); tres con 6 grupos (10 + 10 + 9 + 9 + 1 + 1); y una con 8 grupos (9 + 9 + 8 + 8 + 2 + 2 + 1 + 1).

Esporadas : Observadas 100, de las cuales 30 con 4 núcleos, 17 con 5 núcleos, 35 con 6 núcleos, 10 con 7 núcleos y 8 con 8 núcleos (fig. 4 D-F).

Granos de polen : De 1.342 granos montados en azul de algodón, tiñeron 942 (70,2%); de estos, 85 con 3 poros germinativos, 833 con 4 poros, 23 con 5, y 1 con 6 (fig. 4 J).

Fertilidad en la producción de semillas : Sobre 888 óvulos cuajaron 127 (14,3%).

En el cuadro 2 se han resumido las principales diferencias entre el híbrido diploide y su derivado tetraploide.

CUADRO 2

Diferencias principales entre el híbrido diploide «laciniata × peruviana» y su derivado tetraploide

Raza	Híbrido diploide %	Híbrido tetraploide %
Proporción polen teñido.....	42,4	70,2
Proporción óvulos cuajados.....	0,5	14,3
Proporción granos polen con 4 ó más poros..	0,41	93,0
Proporción esporadas con 4 núcleos.....	93,0	30,0

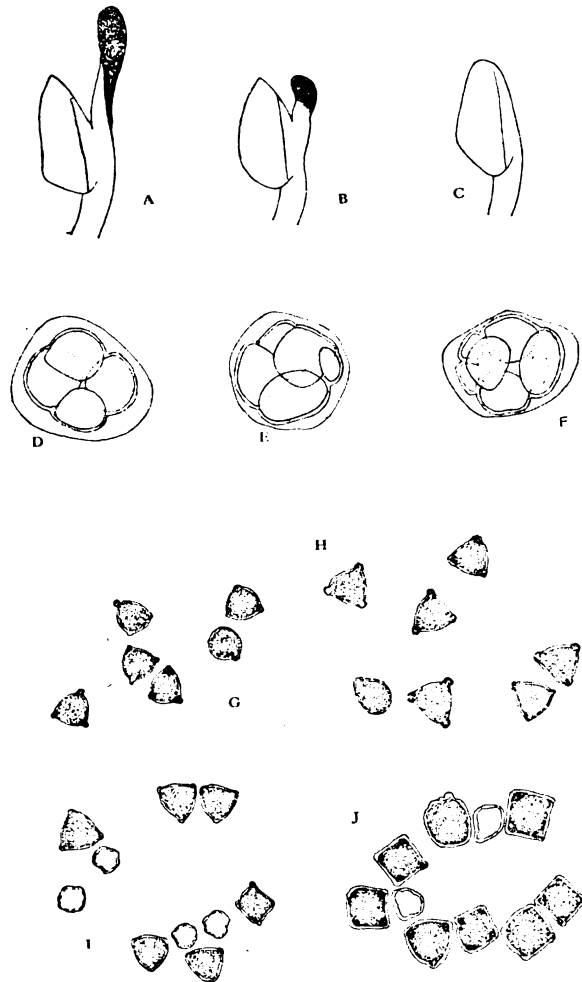


Fig. 4. — A, B y C, Anteras de *G. laciniata*, *G. laciniata* x *G. peruviana* y *G. peruviana*, respectivamente, mostrando las diferencias en el desarrollo de los apéndices glandulares conectivos; D, E y F, Esporas del alotetraploide, con 4, 5 y 8 núcleos, respectivamente; G, H, I, J, Granos de polen de *G. laciniata*, *G. peruviana*, *G. laciniata* x *G. peruviana*, 2n, y *G. laciniata* x *G. peruviana*, 4n; A, B, C, 20 x aprox.; D, E, F, 500 x aprox.; G, H, I, J, 375 x aprox.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies progenitoras del híbrido ocupan en común una gran área geográfica en nuestro país y posiblemente también en otros países sudamericanos. En muchas ocasiones se las ve crecer entre-mezcladas en un mismo lugar. Es muy raro observar híbridos naturales entre ellas, y cuando se producen muy posiblemente no dejan descendientes, ya que estos nunca han sido observados en la naturaleza. No existiendo barreras geográficas y en muchas ocasiones tampoco ecológicas, ni aislamiento estacional ni fisiológico, el libre intercambio de genes debe ser evitado por barreras genéticas, como por otra parte lo prueban las observaciones realizadas en el híbrido artificial estudiado.

Desde el punto de vista morfológico ambas especies presentan diferencias relativamente grandes dentro del género; consideradas desde este ángulo se las juzgaría especies poco emparentadas. Por otra parte, los datos citogenéticos indican que no es muy distante el parentesco entre ellas. El tipo de asociación más común en metafase I del híbrido diploide es el de 5 II (85,9% de las C. M. P.); había además un 13,5% de asociaciones de 4 II + 2 I y un 0,6% de asociaciones de 3 II + 4 I. La proporción de granos de polen no teñidos con azul de algodón, formados por el híbrido diploide, fué de 57,6%. El estado de hibridez estructural para una inversión, evidenciado en el híbrido, y la baja proporción de células con monovalentes, no pueden explicar la esterilidad relativamente elevada, que debe atribuirse en su mayor parte a hibridez estructural críptica, o sea hibridez para diferencias estructurales tan pequeñas que prácticamente no influyen el apareamiento en la meiosis (ver Stebbins, 1951, pág. 222 y sigs.). La proporción de óvulos cuajados (0,5%) permite suponer que la proporción de granos de polen funcionales es muchísimo menor que la proporción de los que tiñen con azul de algodón. Estos granos llevaría pequeñas deficiencias y duplicaciones que aun cuando no afectaran su condición de teñir, anularían su capacidad de efectuar fertilización.

En el alotetraploide el 12,4% de los cromosomas se han encontrado formando multivalentes en metafase I. Esta cifra podría tomarse como índice del parentesco relativo entre las especies progenitoras de un alotetraploide, ya que a mayor homología de los cromosomas de dichas especies, mayor será la tendencia a formar multivalentes.

El tipo de asociación más frecuente en metafase I del alotetraploide es el de 8 II + 4 I, presente en el 24,3 % de las C. M. P. El número máximo de multivalentes por C. M. P. es de tres, en el tipo de asociación de 4 II + 2 I + 2 III + 1 IV. La fertilidad del polen, medida por la proporción de los granos que tiñen con azul de algodón, que es de 70,2 %, ha aumentado en relación con la del diploide correspondiente; ello se debe probablemente a una proporción relativamente alta de bivalentes en los cuales el apareamiento es autosindético. La observación de anafases con puentes y fragmentos (fig. 3 F), indica que también se forman en el tetraploide bivalentes mediante apareamiento alosindético. En cuanto al número de núcleos por esporada, el comportamiento ha sido mucho más irregular en el tetraploide que en el diploide, aunque la esterilidad es mucho mayor en el último, debido probablemente al efecto de la hibridez estructural críptica, ya mencionado.

En el tetraploide, el 88,4 % de los granos de polen teñidos poseían 4 poros germinativos, y junto con los de 5 y 6 poros constituían el 91 %, habiendo sólo un 9 % con 3 poros germinativos. En el híbrido diploide había aproximadamente un 0,4 % de granos de polen con 4 poros y un 99,6 % de granos con 3 poros. Según Darlington (1945) en las especies cuyas razas diploides poseen granos de polen con 3 poros germinativos, el cambio hacia 4 poros indica poliploidía. Esto en *Glandularia* puede quizá ser el resultado de distribución irregular de los cromosomas mas bien que del estado poliploide, ya que en el híbrido diploide encontramos una pequeña proporción de granos de polen con 4 poros.

Las observaciones anotadas permiten concluir que el tetraploide en estudio es un alopoliploide segmentario, más cercano al estado de alopoliploidía estricta (con formación constante de 10 II en metafase I) que al estado de autopoliploidía (con la máxima proporción de multivalentes en metafase I). Debe aceptarse que las especies progenitoras tienen un grado relativamente bajo (aunque no muy bajo) de parentesco.

Resumen. — En el trabajo presente se informan las observaciones morfológicas y citogenéticas realizadas en las especies *Glandularia laciniata* (L.) Schnack et Covas, *G. peruviana* (L.) Small, en su híbrido diploide y en el correspondiente alotetraploide, obtenido por tratamiento con colchicina. El objeto fué determinar el grado relativo de parentesco entre las especies progenitoras. Se llega a la conclusión de que el tetraploide en estudio es

un alopoliploide segmentario y que las especies progenitoras tienen un grado relativamente bajo (aunque no muy bajo) de parentesco.

Abstract. — In this paper we inform the morphological and cytogenetical observations made on the species *Glandularia laciniata* (L.) Schnack et Covas, *G. peruviana* (L.) Small, on their diploid hybrid and on the respective allotetraploid obtained by colchicine treatment. The end pursued was to determine the degree of relationship between both parent species. We conclude that the studied tetraploid is a segmental allopolyploid and that the parent species have a low degree of relationship, yet not very low.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- DARLINGTON, C. D. *Introduction*, en DARLINGTON, C. D. y E. K. JANAKI AMMAL, *Chromosome Atlas of Cultivated Plants*. London, 1945.
- STEBBINS, G. L. *Variation and Evolution in Plants*. New York, 1951.