



ESTUDIOS CITOGENÉTICOS EN EL COMPLEJO POLIPLÓIDE *ZEPHYRANTHES MESOCHLOA* (AMARYLLIDACEAE)

CYTOGENETIC STUDIES IN THE POLYPLOID COMPLEX *ZEPHYRANTHES MESOCHLOA* (AMARYLLIDACEAE)

Analía C. Gianini Aquino¹, Orlando A. Rodríguez Mata^{1,2}, Ana I. Honfi¹
& Julio R. Daviña^{1*}

1. Programa de Estudios Florísticos y Genética Vegetal, Instituto de Biología Subtropical (CONICET-UNaM), nodo Posadas, Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Posadas, Misiones, Argentina

2. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria EEA-Rafaela, Rafaela, Santa Fe, Argentina

*juljordavina@gmail.com

Citar este artículo

GIANINI AQUINO, A. C., O. A. RODRÍGUEZ MATA, A. I. HONFI & J. R. DAVIÑA. 2023. Estudios citogenéticos en el complejo poliploide *Zephyranthes mesochloa* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 375-387.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n3.40181>

Recibido: 10 Feb 2023
Aceptado: 5 Jun 2023
Publicado en línea: 30 Ago 2023
Publicado impreso: 30 Sep 2023
Editores: Agostina B. Sassone
& Nicolás García Berguecio

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Zephyranthes mesochloa*, is a bulbous species with white flowers that inhabits the subtropical region of South America and presents different chromosome numbers. The aim of this work is to carry out the chromosome analysis of *Z. mesochloa* from northern Argentina, to contribute to the cytogenetic knowledge of the genus.

M&M: Ploidy levels and somatic chromosome numbers were determined in individuals from 8 populations in northern Argentina using conventional staining. In addition, meiotic preparations with acetic carmine were performed on individuals from one population.

Results: Seventy-five percent of the populations were diploid, with $2n = 2x = 12$ and presented a karyotypic formula of $4m + 4sm + 4st$. In two of the diploid populations, individuals with $2n = 13$ were observed, with the presence of an additional metacentric chromosome, possibly a B chromosome. Microsporogenesis analysis, in diakinesis and metaphase I, of aneuploid cytotype ($2n = 13$), showed six bivalents and one univalent in all pollen mother cells analyzed. The remaining populations (25%) were tetraploids with $2n = 4x = 24$ and karyotypic formula $8m + 8sm + 8st$. Geographically, the distribution of cytotypes in *Z. mesochloa* is discontinuous.

Conclusions: The duplicate karyotype formula in tetraploids regarding its con-specific diploids may indicate the origin of an autopolyploid cytotype. The available data allows us to consider the group of cytotypes as part of a polyploid complex with a basic number of $x = 6$.

KEY WORDS

Autopolyploidy, B chromosome, chromosomes, karyotype, meiosis, ornamental bulb plant.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Zephyranthes mesochloa* es una especie bulbosa de flores blancas que habita en la región subtropical del sur de Sudamérica y registra distintos números cromosómicos. El objetivo del presente trabajo es analizar cromosómicamente individuos de la especie *Z. mesochloa* del norte de Argentina, con el objeto de contribuir al conocimiento citogenético del género.

M&M: El nivel de ploidía y el número cromosómico somático se determinó en individuos procedentes de 8 poblaciones del norte de Argentina a partir de tinción convencional. Además, se realizaron preparaciones meióticas con carmín acético en individuos de una de las poblaciones.

Resultados: El 75% de las poblaciones resultaron diploides, con $2n = 2x = 12$ y fórmula cariotípica $4m + 4sm + 4st$. En dos de las poblaciones diploides se observaron individuos con $2n = 13$, con presencia de un cromosoma metacéntrico adicional, que posiblemente se trate de un cromosoma B. El análisis de la microsporogénesis, en diacinesis y metafase I, del citotipo aneuploide ($2n = 13$), mostró 6 bivalentes y 1 univalente en todas las células madre del polen analizadas. Las poblaciones restantes (25%), resultaron tetraploides con $2n = 4x = 24$ y fórmula cariotípica $8m + 8sm + 8st$. Geográficamente, la distribución de los citotipos de *Z. mesochloa* es discontinua.

Conclusiones: La fórmula cariotípica duplicada en los tetraploides con respecto a los diploides conoespecíficos indicarían un origen autopoliploide de este citotipo. El conjunto de datos disponibles permite considerar al conjunto de citotipos como un complejo poliploide con número básico $x = 6$.

PALABRAS CLAVE

Autopoliploidía, cromosomas, cromosoma B, cariotipo, meiosis, plantas bulbosas ornamentales.

INTRODUCCIÓN

Actualmente, dentro de la familia Amaryllidaceae, la subfamilia Amaryllidoideae se caracteriza por presentar bulbos tunicados perennes, escapo que remata en inflorescencia pseudo-umbelar, flores hermafroditas con seis tépalos y seis estambres, ovario ínfero, alcaloides específicos y ausencia de sapogeninas (Meerow & Snijman, 1998; Hurrell, 2009). La subfamilia posee una amplia distribución, principalmente tropical con centros de diversidad en Sudamérica y sur de África, e incluye al menos 800 especies agrupadas en 59 géneros (Meerow & Snijman, 1998). Circumscripta dentro del grupo de Amaryllidaceae americanas se encuentra la tribu Hippeastreae Herb. ex Sweet, de taxonomía compleja debido a las posibles hibridaciones entre taxones (García *et al.*, 2014, 2019). Uno de los géneros representativos en el cono sur de Sudamérica es *Zephyranthes* Herb., que reúne a plantas comúnmente conocidas como lirios de lluvia (*rain lilies*) o azucenitas de campo (Hurrell, 2009; García *et al.*, 2019). Debido a las controversias taxonómicas del género, el número de especies puede variar entre los autores, registrándose en Argentina, endemismos y especies nativas, entre ellas, *Z. mesochloa* Herb. (Ulloa *et al.*, 2017; Zuloaga *et al.*, 2019). Las especies de *Zephyranthes* se caracterizan por ocupar un amplio nicho ecológico, desde condiciones xerófitas a temporalmente anegadas, y poseen muchas características de interés ornamental, razón por la cual algunas especies son naturalizadas y comercializadas en diversos países (Tapia-Campos *et al.*, 2012; Katoch & Singh, 2015). A su vez, diferentes órganos de estas plantas han sido utilizadas como medicina tradicional en algunos países, tratando enfermedades desde resfriados hasta tuberculosis y cáncer de mamas (Katoch & Singh, 2015).

Numerosos estudios cromosómicos han sido realizados en el género *Zephyranthes*, que cuenta con algunas especies diploides, una gran cantidad de especies poliploides y una importante proporción de taxones con individuos aneuploides (Naranjo, 1969, 1974; Raina & Khoshoo, 1971; Bhattacharyya, 1972; Greizerstein & Naranjo, 1987; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001; Felix *et al.*, 2011; Daviña *et al.*, 2019). Tradicionalmente, dentro de este género se han propuesto cuatro números básicos de cromosomas, $x = 5, 6, 7$ y 9 (Naranjo, 1969, 1974; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001; Daviña

et al., 2019; García *et al.* 2019). En esta familia, en general, los estudios de cromosomas meióticos y su comportamiento son escasos (Daviña, 2001), en parte, debido a que la microsporogénesis transcurre cuando los botones florales aún se encuentran dentro del bulbo. Como consecuencia, para poder estudiar el comportamiento meiótico, los bulbos deben ser sacrificados sin garantía de hallar los estadios de la microsporogénesis. Sin embargo, este germoplasma se podría recuperar a partir de la propagación vegetativa utilizando la técnica de regeneración de bulbos propuesta por Rodríguez Mata *et al.* (2018), sin dejar de tener en cuenta que se debe esperar el crecimiento de al menos un año para que vuelva a florecer.

Zephyranthes mesochloa, de flores campanuladas blancas, habita principalmente en el subtrópico de Sudamérica, incluyendo norte de Argentina y sur de Bolivia, sur de Brasil, Paraguay y Uruguay (Arroyo-Leuenberger, 1996; Mamani *et al.*, 2011). Esta especie fue descrita por Herbert en 1830 a partir de ejemplares recolectados en los alrededores de Buenos Aires (Lindley, 1837; Baker, 1888). Se caracteriza por poseer bulbos ovalados, negruzcos; hojas lineares de ca. 6 mm de ancho, canaliculadas; escapo de 10-23 cm de largo; pedúnculo de 1,2-5 cm, bráctea de 2,5-3 cm de largo; corola de 2,5-5 cm de largo, la mitad inferior verdosa, la mitad superior blanca manchada con rojo; estilo 2,5 cm más corto que el borde superior de la corola; estigma trifido; filamentos externos casi tan largos como el estilo, los internos más cortos (Lindley, 1837; Baker, 1888).

Citológicamente, esta especie cuenta con varios registros de números cromosómicos. El primer reporte conocido fue $2n = 48$ cromosomas, publicado por Sharma & Gosh (1954). Posteriormente, Flory (1968) obtuvo un recuento de $2n = 39$ y Bhattacharyya (1972) reportó una gran variedad de números cromosómicos somáticos, todos pertenecientes a accesiones cultivadas. Greizerstein & Naranjo (1987) estudiando distintas procedencias cultivadas y de poblaciones naturales, encontraron citotipos diploides $2n = 2x = 12$ y aneuploides $2n = 13, 26$. Además, identificaron cuatro fórmulas cariotípicas para las diferentes accesiones e informaron la presencia de un cromosoma supernumerario (B) en una de ellas. En contraposición, en los trabajos de Daviña & Fernández (1989) y Daviña (2001) hallaron únicamente diploides $2n = 2x = 12$ para todas las

procedencias naturales analizadas y determinaron una única fórmula cariotípica constituida por $4m + 4sm + 4st$ cromosomas. También se reportó la presencia de seis bivalentes en todas las CMP (células madre del polen) analizadas (Daviña & Fernández, 1989).

Debido a la variedad de números cromosómicos reportados para la especie, el objetivo del presente estudio es caracterizar cromosómicamente ejemplares de *Z. mesochloa* del norte de Argentina, para contribuir al conocimiento citogenético del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Las accesiones de *Z. mesochloa* fueron coleccionadas en 8 localidades del norte argentino (Fig. 1; Tabla 1). Los ejemplares testigo están depositados en el Herbario de la Universidad Nacional de Misiones (MNES). Las plantas vivas se mantuvieron en cultivo en el banco de germoplasma del Programa de Estudios Florísticos y Genética Vegetal (PEFyGV) del Instituto de Biología Subtropical, nodo Posadas (IBS-CONICET-UNaM), Argentina.

Mitosis

Se determinó el número cromosómico somático utilizando ápices radiculares previamente tratados con 8-hidroxiquinoleína 0,002 M durante 8 hs, fijados en etanol absoluto: ácido acético glacial en proporción 3:1 y conservados en el mismo fijador a 4 °C hasta su utilización en al menos cinco individuos por población. Para elaborar las



Fig. 1. Fotografías de *Z. mesochloa*. **A:** Individuo a campo (Gianini Aquino 72, MNES). **B:** Individuo a campo (Daviña & Honfi 664, MNES) **C:** Ejemplar completo con flor y frutos en formación. **D:** Individuo con un escapo. **E:** Individuo con dos escapos. Escala= 3 cm.

preparaciones se aplicó la técnica convencional de Feulgen siguiendo los protocolos de Daviña (2001) y para ello, las raíces fueron hidrolizadas con HCl 1N por 10 minutos a 60 °C, se colorearon con

Tabla 1. Materiales estudiados de *Zephyranthes mesochloa*.

Procedencia y fecha	Recolectores y Herbario	2n
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Esquina, Esquina, noviembre 2012	Daviña & Honfi 649 (MNES)	12, 13
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. General Paz, Itá Ibaté, octubre 2013	Daviña & Honfi 668 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Itatí, Itatí, octubre 2013	Daviña & Honfi 667 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Corrientes, Dpto. Santo Tomé, Santo Tomé, marzo 2000	Daviña & Honfi 435 (MNES)	24
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Fachinal, Parada Leis, Ruta Prov. N° 105 Km 17, marzo 2013	Daviña & Honfi 664 (MNES)	24
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Posadas, Miguel Lanús, Ruta Nac. 12, Km 7, noviembre 2012	Gianini Aquino 72 (MNES)	12, 13
ARGENTINA Prov. Misiones, Dpto. Capital, Posadas. Soldado Argentino N° 9550, marzo 2013	Gianini Aquino 73 (MNES)	12
ARGENTINA Prov. Salta, Dpto. Rosario de Lerma, Campo Quijano, octubre 2013	Daviña & Honfi 667 (MNES)	12

reactivo de Schiff y se maceraron en orceína acética 2%. Las fotomicrografías fueron obtenidas con un microscopio óptico binocular Olympus CX31 y cámara Moticam 1000.

Cariotipos

A partir de un mínimo de 10 metafases óptimas se realizó un análisis morfométrico de los cromosomas para cada accesión, de acuerdo con la nomenclatura propuesta por Levan *et al.* (1964), utilizando el Micromeasure 3.3 (Reeves, 2001). Además, se estimaron los índices de asimetría intracromosómica (A_1) e intercromosómica (A_2) establecidos por Romero Zarco (1986).

Microsporogénesis

Se utilizaron botones florales obtenidos a partir de bulbos cortados, fijados en etanol absoluto: ácido acético glacial en proporción 3:1 v/v y conservados en el mismo fijador a 4 °C hasta su utilización. Se realizó una incisión transversal de la antera y se maceró suavemente en una gota de carmín acético al 2% para extraer las células madre del polen (CMP). Los preparados permanentes se realizaron usando solución de Terpentina de Venecia. Se estimó la viabilidad polínica en anthesis colocando sobre la muestra de polen una gota de carmín glicerina por 24 hs. Se contaron al menos 1000 granos de polen considerando como viables a los granos coloreados.

Citogeografía

El análisis citogeográfico se llevó a cabo siguiendo la rutina de Pozzobon & Valls (1997) y Urbani *et al.* (2002), la cual consiste en georreferenciar los registros citogenéticos sobre un mapa de distribución geográfica de la especie. Se confeccionó una lista con los ejemplares estudiados cromosómicamente en trabajos precedentes y los datos obtenidos en el presente trabajo (Tabla 2). Los datos fueron procesados utilizando el software de mapeo y análisis de datos geográficos Diva-GIS versión 4 (Hijmans, 2004)

RESULTADOS

En cuatro de las accesiones (Daviña & Honfi 665, Daviña & Honfi 667, Daviña & Honfi 668 y Gianini Aquino 73) todos los individuos

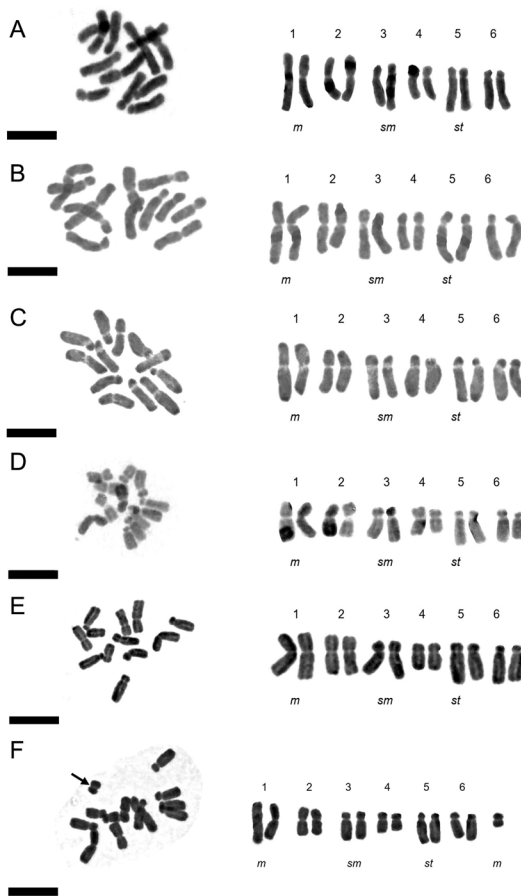


Fig. 2. Metafases mitóticas y cariogramas de *Z. mesochloa* diploides. **A-E:** Citotipo con $2n = 12$ cromosomas y una fórmula cariotípica diploide conservada estándar con $4m + 4sm + 4st$. **A:** Gianini Aquino 72; **B:** Gianini Aquino 73; **C:** Daviña & Honfi 665; **D:** Daviña & Honfi 667; **E:** Daviña & Honfi 668. **F:** Citotipo con $2n = 13$ cromosomas (Gianini Aquino 72). El cromosoma adicional se representa por separado debido a que no forma par homólogo con ningún cromosoma del complemento normal. Escala= 10 μ m.

estudiados resultaron diploides con $2n = 2x = 12$ (Figs. 2A-E; 4A; Tabla 1). Por otra parte, dos de las poblaciones analizadas (Daviña & Honfi 649; Gianini Aquino 72) resultaron polimórficas, presentando además del citotipo diploide, individuos aneuploides con $2n = 13$ cromosomas (Figs. 2F; 4B). Mientras que, las dos poblaciones restantes (Daviña & Honfi 664

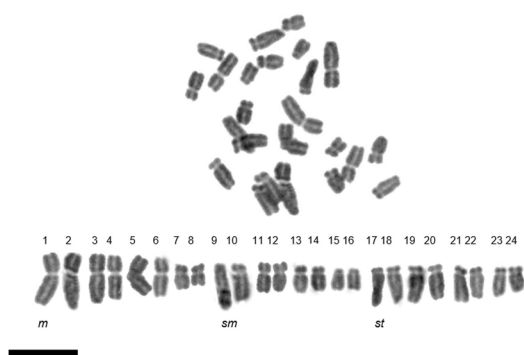


Fig. 3. Metáfase mitótica y cariógrama de *Z. mesochloa* tetraploide $4x$ (Daviña & Honfi 664). Se observa la fórmula cromosómica de $8m + 8sm + 8st$, los cromosomas se disponen en cuartetos debido al probable origen autotetraploide del mismo. Escala= 10 μ m.

y Daviña & Honfi 435) presentaron $2n = 4x = 24$ cromosomas (Figs. 3; 4C) en todos los individuos analizados. La distribución de los citotipos diploides, tetraploides y aneuploides puede observarse en la Fig. 6.

En las poblaciones diploides se observó la fórmula cromosómica $4m + 4sm + 4st$ (Tablas 3 y 4), cuya longitud total del complemento (LTC) varió en un rango de 72,6 μ m a 125,5 μ m, con una media de 96,13 μ m. Los valores de las poblaciones diploides fueron unificados mediante un valor promedio y considerado como una única entidad referida al citotipo diploide estándar (Tabla 3).

Los individuos del citotipo $2n = 13$ cromosomas (Gianini Aquino 72) presentaron un cariotipo compuesto por $4m + 4sm + 4st + 1m$, donde el cromosoma adicional es metacéntrico y el de menor longitud cromosómica del complemento (2,8 μ m) (Figs. 2F; 4B; Tabla 4).

La población tetraploide analizada (Daviña & Honfi 664) presentó la fórmula cromosómica $8m + 8sm + 8st$, y posee una LTC de 118,77 μ m (Tabla 2). El cariotipo del citotipo tetraploide se representa con el complemento cromosómico completo en el idiograma representativo (Figs. 3; 4C).

En todas las CMP estudiadas del citotipo diploide, los cromosomas del complemento

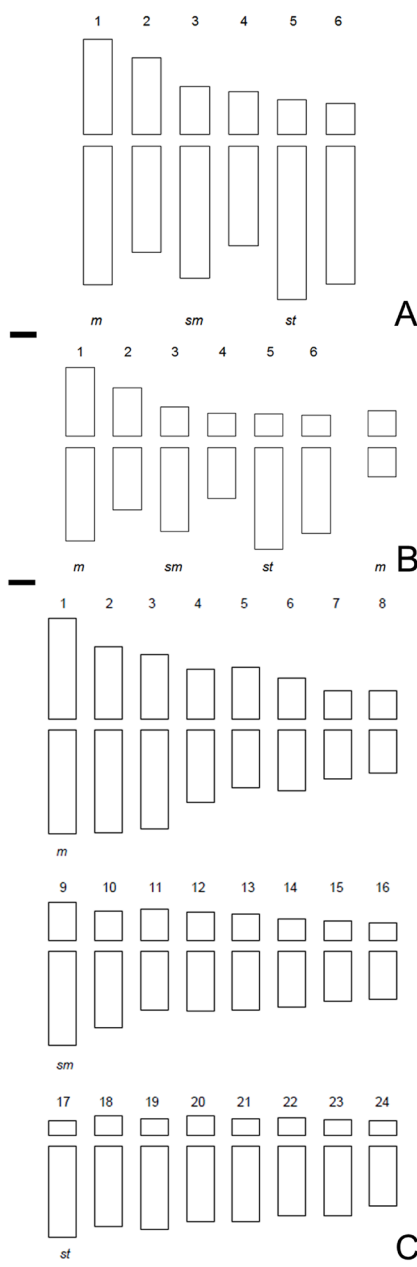


Fig. 4. Idiogramas de *Z. mesochloa*. **A:** Idiograma del citotipo diploides $2n = 2x = 12$, con $4m + 4sm + 4st$. **B:** Idiograma del citotipo $2n = 13$ con fórmula $4m + 4sm + 4st + 1m$. El cromosoma adicional se representa por separado debido a que no presenta homología con ninguno del complemento normal. **C:** Idiograma del citotipo tetraploide $2n = 2x = 24$ (Daviña & Honfi 664), con fórmula cromosómica $8m + 8sm + 8st$, donde se representa el complemento cromosómico completo. Escala= 10 μ m.

estándar se aparean formando 6 II, ya sea abierto (25%) o cerrados (75%) (Tabla 5). En los cromosomas apareados se observaron tanto quiasmas distales e intersticiales, y ausencia de quiasmas proximales. En el citotipo aneuploide, el cromosoma adicional se comportó como un univalente, separado del resto de los cromosomas del complemento (Fig. 5). Durante la segregación meiótica en anafase I, los bivalentes segregaron regularmente hacia cada polo y no se observaron puentes en anafase I y telofase I temprana ni migración rezagada de cromosomas. El comportamiento del univalente es aleatorio y errático, aunque generalmente se integra de modo intacto a uno de los núcleos telofásicos. Ocasionalmente se observó segregación de cromátides hermanas en telofase I. La microsporogénesis concluye con la formación del 47% de granos de polen viables.

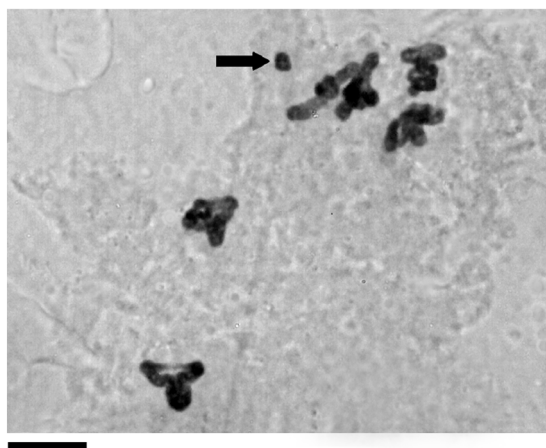


Fig. 5. Meiosis. Metafase I de *Z. mesochloa* (Daviña & Honfi 649). Se observan seis bivalentes (II) (uno II abierto y cinco II cerrados) y un univalente (señalado con la flecha). Escala= 10 μ m.

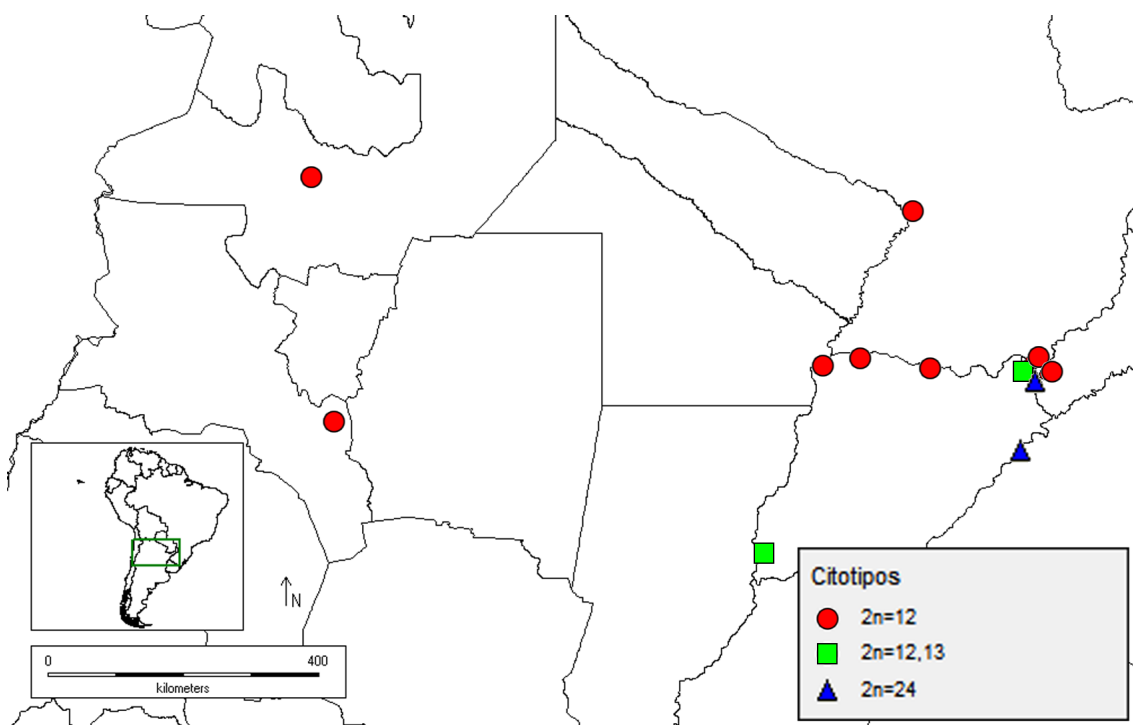


Fig. 6. Mapa de distribución geográfica de los citotipos de *Z. mesochloa* en el norte de Argentina. En círculo los citotipos diploides $2n = 12$; en cuadrado las accesiones polimórficas $2n = 12, 13$; en triángulo el citotipo tetraploide $2n = 4x = 24$. Nótese la diversidad de citotipos en el sur de Misiones, Argentina. Escala: 400km.

Tabla 2. Antecedentes cromosómicos de *Z. mesochloa*. Abreviaturas de los coleccionistas= Hunz: A. Hunziker; Sch: A. Schinini; D: J. Daviña; H: A. Honfi; R: M. Rodriguez; S: J. Seijo. (a): coordenadas estimadas a partir de los datos de la tarjeta de campo.

2n	n	Fórmula cariotípica	Procedencia	Autor
48	-	-	Cultivada. Sin datos	Sharma & Gosh, 1954
39	-	-	Cultivada. Sin datos	Flory, 1968
24	-	-	Cultivada. Sin datos	Bhattacharyya, 1972
12	-	4m + 2sm + 6st	Hunz. 20160. Argentina, Catamarca, Sierra de Ancasti. Entre El Alto y Las Cañas por RN 64 (28,24S; 65,32W). (a)	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	-	4m + 2sm + 6st	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	-	2m + 10sm	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
13	-	4m + 2sm + 6st + 1B(m)	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
26	-	4m + 10sm + 12st	Cultivada. Sin datos	Greizerstein & Naranjo, 1987
12	6	4m + 4sm + 4st	Sch&D 24630. Argentina, Corrientes, Depto. Capital, Corrientes, Molina Punta (27,44S; 58,78W). (a)	Daviña & Fernández, 1989
12	-	4m + 4sm + 4st	D,H&R 338. Argentina, Misiones, Depto. Capital, Posadas. RN12 y Av. Lavalle (27,403 S; 55,910W).	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	D&S 403. Argentina, Corrientes, Depto Capital, Cambá Punta (27,45S; 58,76W) (a)	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	D&S 412. Argentina, Misiones, Depto. Candelaria, Profundidad (27,56S; 55,71W) (a)	Daviña, 2001
12	-	4m + 4sm + 4st	H&D 1115. Paraguay, Dpto. Central, San Lorenzo, Campus Universitario, FACEN (25,34S; 57,52W). (a)	Daviña et al., 2001

Tabla 3. Detalle del análisis morfométrico de los cromosomas de las accesiones de *Z. mesochloa*. * se calcularon sin tomar en cuenta el cromosoma adicional.

Accesión	2n	Ploidía	Fórmula	A ₁	A ₂
Gianini Aquino 72	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,516	0,142
	13	2x	4m + 4sm + 4st + 1m	0,502*	0,227*
Gianini Aquino 73	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,519	0,178
Daviña & Honfi 665	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,549	0,130
Daviña & Honfi 667	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,500	0,134
Daviña & Honfi 668	12	2x	4m + 4sm + 4st	0,535	0,180
Daviña & Honfi 664	24	4x	8m + 8sm + 8st	0,508	0,284

Tabla 4. Resumen de los parámetros morfométricos para los tres citotipos de *Z. mesochloa*.

Abreviaturas= LTC: Longitud total del complemento; c: lóngritud media cromosómica promedio; \bar{r} : índice cromosómico promedio; A₁: Índice de asimetría intracromosómico de Romero Zarco (1970); A₂: Índice de asimetría intercromosómico de Romero Zarco (1970). * se calcularon sin tomar en cuenta el cromosoma adicional.

2n	LTC ± ES (µm)	c (µm)	\bar{r}	A ₁	A ₂
2x = 12*	96,13 ± 9,85	8,01 ± 0,82	30,73 ± 0,3 (sm)	0,53	0,155
2x = 13	67,21 ± 7,31	5,37 ± 0,28	31,97 ± 0,45 (sm)	0,502	0,227
4x = 24	118,77 ± 7,87	4,95 ± 0,33	31,86 ± 1,45 (sm)	0,508	0,284

Tabla 5. Análisis del comportamiento meiótico durante la microsporogénesis de *Z. mesochloa* (Daviña & Honfi 649). Abreviaturas= ES: error estándar, P: proximal, I: intersticial, D: distal, Qx: quiasma, VP: viabilidad polínica, p: proporción.

2n	Frec. de II/ CMP ± ES		Proporción de quiasmas según posición (p ± ES)			Frec. Qx/ CMP ± ES	Frec. Qx/ II ± ES	CMP	VP
	Abiertos	Cerrados	P	I	D				
13	1,5 ± 0,2	4,5 ± 0,2	0	0,54 ± 0,03	0,46 ± 0,03	11,64 ± 2,8	1,94 ± 0,06	14	47%

DISCUSIÓN

El citotipo diploide de Z. mesochloa y la presencia de un cromosoma B

El 75% de las accesiones estudiadas resultaron diploides con $2n = 2x = 12$, en concordancia con otros recuentos previos para la especie (Greizerstein & Naranjo, 1987; Daviña & Fernández, 1989; Daviña, 2001). Además de las observaciones en este trabajo, se ha reportado la existencia de un citotipo aneuploide ($2n = 13$) para una procedencia cultivada de esta especie (Greizerstein & Naranjo, 1987). Es la primera vez que se encuentra la condición aneuploide en poblaciones naturales, coexistiendo con el citotipo diploide estándar. Los resultados obtenidos sobre morfología cromosómica para las accesiones diploides son coincidentes con los publicados por Daviña & Fernández (1989), cuya fórmula cariotípica está constituida por $4m + 4sm + 4st$ cromosomas. Por otro lado, dicha fórmula no concuerda con los datos encontrados por Greizerstein & Naranjo (1987, sub *Z. bakeriana* Morong, sub *Z. kurtzii* Hunz. & Coccuci). En el citotipo aneuploide hallado en este trabajo, la fórmula cromosómica concuerda con la observada en los diploides, a la que se adiciona un cromosoma metacéntrico y mucho más pequeño que los del complemento A. Al considerar el cromosoma adicional de las accesiones aneuploides (Daviña & Honfi 649; Gianini Aquino 72), se pueden plantear dos hipótesis para explicar su origen y estado polimórfico en las poblaciones naturales del norte de Argentina. La primera de ellas consiste en considerar al cromosoma adicional como un cromosoma B, y la segunda, considerar que se trata de una variación numérica aneuploide derivada del complemento normal, específicamente una trisomía. Las evidencias encontradas sugieren mayor apoyo a la primera hipótesis. Entre ellas: *i*)

se trata de un cromosoma metafásico, adicional, que es el más pequeño del complemento y carece de su correlato homólogo en el set A de cromosomas, *ii*) se comporta invariablemente como un univalente en diacinesis y metafase I, no aparea en meiosis con ningún otro cromosoma e incluso, en algunas oportunidades, se ubica por fuera de la placa metafásica; *iii*) se presenta en algunos de los individuos de la población en coexistencia con otros individuos diploides estándar que carecen del mismo. Estas evidencias encontradas concuerdan con algunas de las características comunes que fueron postuladas para los cromosomas B (Battaglia, 1964; Camacho *et al.*, 2000; Jones & Houben, 2003). En *Zephyranthes* y géneros allegados, los cromosomas B son frecuentes (por ejemplo, Dutilh, 1987, Ising & Wide-Andersson, 1991; Daviña, 2001; Felix *et al.*, 2011; Nascimento *et al.*, 2022) y también se registran variaciones aneusómicas en algunas especies del grupo (Mookerjea, 1955; Sharma, 1956; Bhathacharyya 1972). De acuerdo con Dutilh (1987), en *Hippeastrum* Herb., la aneuploidía y la presencia de cromosomas B son fenómenos de difícil distinción, dado que se encuentran desde cromosomas accesorios indistintos hasta claramente diferentes en tamaño y morfología de los autosomas normales del complemento. Por toda la evidencia citada, la presencia variable de un cromosoma adicional al complemento diploide y el tamaño extremadamente inferior respecto de los demás cromosomas del complemento estándar de *Z. mesochloa*, indican que se trataría de un cromosoma B en condición polimórfica.

El análisis del comportamiento de la meiosis en Amaryllidaceae en general es poco frecuente. Se analizó por primera vez la meiosis de un citotipo aneuploide en la especie y el cromosoma adicional se comporta segregando regularmente hacia alguno de los polos. En términos fenotípicos, los individuos

aneuploides son morfológicamente indistinguibles de los diploides, y ambos citotipos coexisten en una misma población. El comportamiento del cromosoma adicional en meiosis I como un univalente y la separación de las cromátidas hermanas en meiosis II es frecuente en cromosomas B, por ej. fue reportado en *Hippeastrum* (Dutilh, 1987) y observado en este trabajo.

El hallazgo del citotipo tetraploide de Z. mesochloa

La poliploidía es un proceso muy dinámico que juega un papel importante en la evolución y especiación de las angiospermas, y tiene un rol significativo en la historia evolutiva de otros eucariotas (Grant, 1981). Estudios genómicos recientes sugieren que quizás todos los eucariotas poseen genomas con redundancia genética, en parte, resultado de duplicaciones del genoma en el pasado (Soltis *et al.*, 2004). Estimaciones del número de taxones de angiospermas que son de origen poliploide varían de 30% a 70% (Soltis *et al.*, 2004). La poliploidía en Amaryllidaceae ha tenido un rol diversificador en varios géneros y se han registrado desde especies poliploides hasta series poliploides intraespecíficas constituyendo un complejo poliploide (Daviña, 2001; García *et al.*, 2014). En *Zephyranthes*, la existencia de un complejo poliploide fue descrito en *Z. seubertii* H.H. Hume por Daviña (2001) y Daviña *et al.* (2019). En *Z. mesochloa* se presenta por primera vez la existencia de un complejo poliploide, con citotipos $2x$ y $4x$, en base a un número básico $x = 6$ con equivalente fórmula cariotípica haploide. Un citotipo $8x$ fue reportado por Sharma & Gosh (1954), sin embargo, no se ha vuelto a encontrar en la naturaleza hasta el momento, y se desconoce la procedencia de la accesión analizada.

El tamaño genómico (estimado en LTC) en *Z. mesochloa* varía entre los citotipos a causa de su condición de aneuploidía y nivel de ploidía. Al comparar la LTC del citotipo tetraploide con la del diploide, observamos que no existe relación lineal entre la longitud total del complemento y el nivel de ploidía, puesto que la LTC del tetraploide es menor al doble del valor del $2x$ (Tabla 4). Se ha reportado una tendencia hacia la reducción del tamaño genómico debido a la pérdida de ADN posterior a la poliploidización (Leitch & Bennett, 2004; Vu *et al.*, 2015). Existen diversas hipótesis de los mecanismos subyacentes que podrían estar implicados en la

reducción del genoma (Bennetzen, 2002; Longhui *et al.*, 2018). Por ejemplo, la reducción del tamaño del genoma posterior a eventos de poliploidía conlleva a una extensa eliminación de una parte del material genómico redundante (Adams & Wendel, 2005). En maíz se ha demostrado que alrededor de la mitad de todos los genes duplicados se han perdido en los aproximadamente 11 millones de años desde el evento de poliploidización que dio origen al progenitor del mismo (Lai *et al.*, 2004). Otros mecanismos involucrados en la evolución genómica luego de la poliploidización incluyen el silenciamiento génico, la diversificación funcional y la subfuncionalización de genes (Adams & Wendel, 2005), sin embargo, éstos no necesariamente estarían relacionados con una disminución del tamaño genómico. Las diferencias de longitudes cromosómicas intra-cuartetos del citotipo tetraploide puede sugerir cambios tendientes hacia la diploidización del genoma tetraploide (Reutemann *et al.*, 2021). El proceso de diploidización que sigue a un evento de poliploidización puede provocar reordenamientos cromosómicos y silenciamiento de genes, pudiendo influir tanto en la regulación como en la función del genomio y su apareamiento (Soltis *et al.*, 2015; Van de Peer *et al.*, 2017). Estos procesos de diploidización pueden estar ligados a reducción del tamaño del genoma, pérdida de genes duplicados y disploidía descendente (Dodsworth *et al.*, 2015; Mandáková & Lysak, 2018; Wendel, 2015).

Por otro lado, la fórmula cariotípica conservada -y duplicada- entre todas las accesiones de la especie permite sugerir que el origen del citotipo tetraploide sería un autopoliploide reciente. Hasta hace poco tiempo, las plantas autopoliploides fueron consideradas como extremadamente raras en la naturaleza (Stebbins, 1950; Grant, 1981), pero ahora son reconocidas como más comunes (Soltis *et al.*, 2004; Parisod *et al.* 2010). Varios mecanismos pueden ser responsables de la formación de poliploides, como duplicación somática o polispermia (Ramsey & Schemske, 1998), pero la producción y unión de gametas diploides no reducidas es considerado el mecanismo principal de formación de autotetraploides (Bretagnolle & Thompson, 1995).

La distribución geográfica de los citotipos en un complejo poliploide puede ofrecer una idea de la magnitud del aislamiento reproductivo entre

los mismos y sobre los mecanismos y procesos responsables de su separación espacial. Estos datos pueden servir de base para responder preguntas acerca del origen de los poliploides y explorar la historia de los patrones de distribución contemporánea (Duchoslav *et al.*, 2010). La distribución geográfica de los citotipos $2x$ y $4x$ de *Z. mesochloa* es discontinua, con poblaciones discretas que abarcan desde pocos m^2 hasta extensiones de centenas de metros, muy probablemente asociadas a requerimientos edáficos y estrategias de dispersión de semillas (Fig. 6). Hasta el momento no se han encontrado combinaciones simpátricas o adyacentes de los diferentes niveles de ploidía. Tampoco se hallaron citotipos con ploidía impar como podría esperarse en los sitios cercanos a la contigüidad entre poblaciones $2x$ y $4x$. El citotipo $2x$ sería predominante, ocupando la mayor parte del área de distribución latitudinal desde su extremo oeste (Salta y Catamarca) hasta el nordeste argentino (NEA). El citotipo $4x$ se encontraría restringido a dos poblaciones del norte argentino, una en el sur de Misiones y la otra en el centro-este de la provincia de Corrientes. Además, en dos poblaciones diploides se encontró al citotipo $2n = 13$ en condición polimórfica. El aislamiento geográfico entre las poblaciones y la reproducción asexual facilitarían el establecimiento de las variantes cromosómicas en especies del género *Zephyranthes* y en particular de *Z. mesochloa*.

CONCLUSIONES

Las poblaciones diploides de *Z. mesochloa* poseen un número cromosómico $2n = 2x = 12$ con fórmula cariotípica $4m + 4sm + 4st$, y algunas poblaciones diploides son polimórficas con $2n = 12, 13$, debido a la presencia de un cromosoma metacéntrico pequeño adicional, tipo cromosoma B. Las poblaciones poliploides encontradas son tetraploides, con cariomorfometría duplicada (respecto al $2x$) fundamentan proponer un origen autotetraploide. Citogeográficamente, el citotipo diploide se distribuye ampliamente, mientras que el citotipo tetraploide se hallaría restringido a áreas marginales al este del área geográfica estudiada. El conjunto de citotipos de *Z. mesochloa* son constituyentes de un complejo poliploide con número básico $x = 6$, conformado por diploides, aneuploides y tetraploides conespecíficos.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

AIH & JRD realizaron el diseño y conducción de la investigación; ACGA & OARM la obtención y el análisis de los datos, todos los autores participaron en la redacción y revisaron la versión final del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Misiones (SGCyT - UNaM, 16Q1758-PI, 16Q1240-PI y 16Q1082-PDTS; Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) PICT-2017 #4203 y PICT 2020 # 3783, Préstamo BID/OC-AR. ACGA es becaria doctoral y AIH investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, K. L. & J. F. WENDEL. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 135-141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.001>
- ARROYO-LEUENBERGER, S. C. 1996. Amaryllidaceae. En: ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledonae)*, 60: 90-100. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- BAKER, J. G. 1888. *Handbook of the Amaryllidaceae, including the Alstroemerieae and Agaveae*. G. Andesite Press, London.
- BATTAGLIA, E. 1964. Cytogenetics of B-chromosomes. *Caryologia* 17: 245-299. <https://doi.org/10.1080/00087114.1964.10796127>
- BENNETZEN, J. L. 2002. Mechanisms and rates of genome expansion and contraction in flowering plants. *Genetica* 115: 29-36. <https://doi.org/10.1023/A:1016015913350>
- BHATTACHARYYA, N. K. 1972. Chromosome inconstancy in *Zephyranthes mesochloa* Baker. *Cytologia* 37: 423-433. <https://doi.org/10.1508/cytologia.37.423>
- BRETAGNOLLE, F. & J. D. THOMPSON. 1995. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the

- evolution of autopolyploid plants. *New Phytol.* 129: 1-22.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03005.x>
- CAMACHO, J. P. M., T. F. SHARBEL & L. W. BEUKEBOOM. 2000. B-chromosome evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 163-178.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0556>
- DAVIÑA, J. R. 2001. *Estudios citogenéticos en algunos géneros argentinos de Amaryllidaceae*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DAVIÑA, J. R. & A. FERNÁNDEZ. 1989. Karyotype and meiotic behaviour in *Zephyranthes* (Amaryllidaceae) from South America. *Cytologia* 54: 269-274.
<https://doi.org/10.1508/cytologia.54.269>
- DAVIÑA, J. R., A. FERNÁNDEZ & A. I. HONFI. 2019. Amaryllidaceae. En: MARHOLD, K., J. KUČERA, C. AGUIAR-MELO, E. M. DE ALMEIDA... & E. ZYKOVA. IAPT chromosome data 31. *Taxon* 68: 1374-1380. <https://doi.org/10.1002/tax.12176>
- DODSWORTH, S., A. R. LEITCH & I. J. LEITCH. 2015. Genome size diversity in angiosperms and its influence on gene space. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 35: 73-78. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.10.006>
- DUCHOSLAY, M., L. ŠAFAROVÁ & F. KRAHULEC. 2010. Complex distribution patterns, ecology and coexistence of ploidy levels of *Allium oleraceum* (Alliaceae) in the Czech Republic. *Ann. Bot.* 105: 719-735. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq035>
- DUTILH, J. H. A. 1987. *Investigações citotaxonomicas em populações brasileiras de Hippeastrum Herb.* Tesis de Maestría. Universidade Estadual de Campinas, San Pablo, Brasil.
- FELIX, W. J. P., L. P. FELIX, N. F. MELO, M. B. M. OLIVEIRA ... & R. CARVALHO. 2011. Karyotype variability in species of the genus *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae-Hippeastreae). *Plant Syst. Evol.* 294: 263-271.
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0467-6>
- FLORY, W. S. 1968. Chromosome diversity in species, and in hybrids, of tribe Zephyrantheae. *Nucleus* 11: 79-95.
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, D. E. SOLTIS & P. S. SOLTIS. 2014. Testing deep reticulate evolution in Amaryllidaceae tribe Hippeastreae (Asparagales) with ITS and chloroplast sequence data. *Syst. Bot.* 39: 75-89. <https://doi.org/10.1600/036364414X678099>
- GARCÍA, N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA ... & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481-498. <https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GRANT, V. 1981. *Plant speciation*. 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- GREIZERSTEIN, E. J. & C. A. NARANJO. 1987. Estudios cromosómicos en especies de *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Darwiniana* 28: 169-186.
- HIJMANS, R. J., L. GUARINO, C. BUSSINK, P. MATHUR ... & E. ROJAS. 2004. DIVA-GIS. Versión 4. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Disponible en: <http://www.diva-gis.org>
- HURRELL, J. A. 2009. *Flora Rioplatense. Sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses. Parte 3. Monocotiledóneas*, vol. 4: *Asparagales, Dioscoreales, Liliales*. LOLA-Literature of Latin America, Buenos Aires.
- ISING, G. & K. WIDE-ANDERSSON 1991. *Hippeastrum pardinum* crossed to a white *H. hybridum* I. Segregation of the B chromosome. *Herbertia* 47: 11 - 32.
- JONES, N. & A. HOUBEN. 2003. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome. *Trends Plant Sci.* 8: 417-423.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00187-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00187-0)
- KATOCH, D. & B. SINGH. 2015. Phytochemistry and pharmacology of genus *Zephyranthes*. *Med. Aromat. Plants* 4: 2167-0412.
- LAI, J. M., A. J. SWIGONOVÁ, Z. RAMAKRISHNA, W. LINTON, ... & J. MESSING. 2004. Gene loss and movement in the maize genome. *Genome Res.* 14: 1924-31. <https://doi.org/10.1101/gr.2701104>
- LEITCH, I. J. & M. D. BENNETT. 2004. Genome downsizing in polyploid plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 651-663.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00349.x>
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LINDLEY, J. 1837. *Edwards's Botanical Register; or, ornamental flower-garden and shrubbery*. Vol. 23. Ridgway, London.
- MANDÁKOVÁ, T. & M. A. LYSAK. 2018. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 42: 55-65. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.001>
- MEEROW, A. W. & D. A. SNIJMAN. 1998. Amaryllidaceae. En: KUBITSKI, K. (ed.), *Flowering plants: monocotyledons*, 3: 83-110. Springer, Berlin.

- MEEROW, A. W., C. L. GUY, Q. B. LI & S. L. YANG. 2000. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* 25: 708-726. <https://doi.org/10.2307/2666729>
- MOOKERJEA, A. 1955. Cytology of Amaryllids as an aid to the understanding of evolution. *Caryologia* 7: 1-71. <https://doi.org/10.1080/00087114.1955.10797483>
- NARANJO, C. A. 1969. Cariotipos de nueve especies argentinas de *Rhodophiala*, *Hippeastrum*, *Zephyranthes* y *Habranthus* (Amaryllidaceae). *Kurtziana* 5: 67-87.
- NARANJO, C. A. 1974. Karyotypes of four Argentine species of *Habranthus* and *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Phyton* 32: 61-71.
- NASCIMENTO, T. R., S. GONÇALVES, M. BÁEZ, G. SEIJO & M. GUERRA. 2022. Molecular cytogenetics reveals an uncommon structural and numerical chromosomal heteromorphism in *Zephyranthes brachyandra* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 39-49. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34304>
- PARISOD, C., R. HOLDEREGGER & C. BROCHMANN. 2010. Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytol.* 186: 5-17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x>
- POZZOBON, M. T. & J. F. M. VALLS. 1997. Chromosome number in germplasm accessions of *Paspalum notatum* (Gramineae). *Braz. J. Genet.* 20: 29-34. <https://doi.org/10.1590/S0100-84551997000100006>
- RAINA, S. N. & T. N. KHOSHOO. 1972. Cytogenetics of tropical bulbous ornamentals VII. Male meiosis in some cultivated taxa of *Zephyranthes*. *Cytologia* 37: 217-224. <https://doi.org/10.1508/cytologia.37.217>
- RAMSEY, J. & D. W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29: 467-501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- REEVES, A. 2001. MicroMeasure: A new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. *Genome* 44: 439-443. <https://doi.org/10.1139/g01-037>
- REUTEMANN, A.V., E. J. MARTÍNEZ, J. R. DAVIÑA, D. H. HOJSGAARD & A. I. HONFI. 2021. El cariotipo de *Paspalum cromyorrhizon* diploide y tetraploide (Poaceae, Panicoideae, Paspaleae). *Darwiniana*, N. S. 9: 375-386. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.92.987>
- RODRÍGUEZ MATA, O. A., A. I. HONFI & J. R. DAVIÑA. 2018. Regeneración de bulbos de *Hippeastrum striatum* y *Habranthus brachyandrus* (Amaryllidaceae) sometidos a corte longitudinal. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 53: 609-618. <http://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.21983>
- ROMERO ZARCO, C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530. <https://doi.org/10.2307/1221906>
- SHARMA, A. K. A. 1956. New concept of a means of speciation in plants. *Caryologia* 9: 93-130. <https://doi.org/10.1080/00087114.1956.10797584>
- SHARMA, A. K. & C. GHOSH. 1954. Further investigation on the cytology of the family Amaryllidaceae and its bearing on the interpretation of its phylogeny. *Genet. Iber.* 6: 71-100.
- SOLTIS, D. E., P. S. D. SOLTIS & J. A. TATE. 2004. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytol.* 161: 173-191. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00948.x>
- SOLTIS, P. S. D., B. MARCHANT, Y. VAN DE PEER & D. E. SOLTIS. 2015. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 35: 119-125. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003>
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. West Sussex: Columbia University Press, New York.
- TAPIA-CAMPOS, E., J. M. RODRIGUEZ-DOMINGUEZ, M. M. REVUELTA-ARREOLA, J. M. VAN TUYL & R. BARBA-GONZALEZ. 2012. Mexican Geophytes II. The Genera *Hymenocallis*, *Sprekelia* and *Zephyranthes*. *Floriculture and Ornamental Biotechnology* 6: 129-139.
- ULLOA ULLOA, C., P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, S. BECK, M. J. BELGRANO, ... & P. M. JÖRGENSEN. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617. <http://doi.org/10.1126/science.aao0398>
- URBANI, M. H., C. L. QUARIN, F. ESPINOZA, M. I. O. PENTEADO & I. F. RODRIGUES. 2002. Cyto geography and reproduction of the *Paspalum simplex* polyploid complex. *Plant Syst. Evol.* 236: 99-105. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0237-6>
- VAN DE PEER, Y., E. MIZRACHI, & K. MARCHAL. 2017. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat. Rev. Genet.* 18: 411-424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- VU, G. T., T. SCHMUTZER, F. BULL, H. X. CAO, ... & I. SCHUBERT. 2015. Comparative genome analysis reveals divergent genome size evolution

- in a carnivorous plant genus. *Plant Genome* 8; 1-14.
<https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.04.0021>
- WENDEL, J. F. 2015. The wondrous cycles of polyploidy in plants. *Am. J. Bot.* 102: 1753-6.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500320>
- MAMANI, F., P. POZO, D. SOTO, D. VILLARROEL & J. R. I. WOOD. 2011. *Guía Darwin de las plantas de los cerrados de la Chiquitania*. Darwin Inactive, Santa Cruz.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & C. A. ZANOTTI. 2019. Actualización del catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Darwiniana, N. S.* 7: 208-278.

