

VARIACIÓN DEL COLOR DE FLORES Y NÚMEROS CROMOSÓMICOS EN EL NOROESTE DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN DE *TURNERA SIDOIDES* (TURNERACEAE)

VIVIANA G. SOLÍS NEFFA^{1,3}, ANDREA F. PANSERI^{2,3}, WALTER REYNOSO^{2,3} & J. GUILLERMO SEIJO^{2,3}

Summary: Solis Neffa, V.G., A.F. Panseri, W. Reynoso & J.G. Seijo. 2004. Flower colour variation and chromosome numbers in the north western distributional area of *Turners sidoides* (Turneraceae). Bonplandia 13(1-4): 117-128. ISSN: 0524-0476.

In the context of the evolutionary studies that are being carried out in *Turners sidoides* autopolyploid complex ($x=7$), a systematic survey was made in the northwestern area (Bolivia) of its distribution. Six populations with salmon flowers and thirty five with yellow ones of the subsp. *pinnatifida* were found. The distribution of these populations is associated with climatic and spatial variables. The populations with salmon flowers live in the dry forests (Chaco Boreal Biogeographical Province), while yellow flowered populations occur in the inter-andean valleys (Boliviano-Tucumana Biogeographical Province). All the population studied are diploid. The results obtained support the allopatric diversification model of populations with yellow and salmon flowers at the diploid level, probably favoured by the orographic barriers and climatic changes that have arisen during the Andes development and Quaternary glaciations. Moreover, our analysis evidences that the north western area of *T. sidoides* constitutes an important centre of variation of the subsp. *pinnatifida* and the major centre of diploids hitherto detected.

Key words: Cytogeography, diversification.

Resumen: Solís Neffa, V.G., A.F. Panseri, W. Reynoso & J.G. Seijo. 2004. Variación del color de flores y números cromosómicos en el noroeste del área de distribución de *Turnera sidoides* (Turneraceae). Bonplandia 13(1-4): 117-128. ISSN: 0524-0476.

En el marco de los estudios evolutivos que se desarrollan en el complejo autoploiploide *Turnera sidoides* ($x=7$) se realizó un muestreo sistemático en el noroeste de su área de distribución. Se hallaron 6 poblaciones con flores de color salmón y 35 con flores amarillas de la subsp. *pinnatifida*. La distribución de estas poblaciones está asociada con variables climáticas y espaciales. Las poblaciones que presentan flores de color salmón viven en los bosques semiáridos (Provincia Biogeográfica del Chaco Boreal) y las de flores amarillas en los valles interandinos (Provincia Biogeográfica Boliviano-Tucumana). Todas las poblaciones analizadas son diploides. Los resultados obtenidos sustentan el modelo de diversificación alopatrica de las poblaciones con diferente color de flores a nivel diploide, probablemente favorecido por el sistema de barreras orográficas y los cambios climáticos surgidos a partir del levantamiento de los Andes y de las glaciaciones del Cuaternario. Además, el análisis evidencia que el noroeste del área de *T. sidoides* constituye un importante centro de variación

¹ Facultad de Ciencias Agrarias (UNNE).

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

³ Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE - CONICET), Casilla de Correo 209, 3400 Corrientes, Argentina.

de la subsp. *pinnatifida* y es el mayor centro de diploides hasta ahora detectado.

Palabras clave: Cltogeografía, diversificación.

Introducción

Turnera sidoides L. es un complejo autopoliploide ($x=7$) de hierbas alógamas perennes. Su área de distribución coincide, en casi toda su extensión, con el Dominio Chaqueño propuesto por Cabrera (1971) y Cabrera & Willink (1973). Se extiende desde el sur de Bolivia y Paraguay, sur de Brasil hasta Uruguay y Argentina, donde alcanza los 39°S (Arbo, 1985, 1987; Solís Neffa, 2000). Es una especie politípica compuesta por cinco subespecies taxonómicas que exhiben una gran variabilidad morfológica, principalmente en el indumento, el grado de incisión de la lámina foliar y el color de las flores que puede ser amarillo, salmón o rosado (Arbo, 1985, 1987). Presentan diversos citotipos desde diploide, $2n=2x=14$, hasta octoploide, $2n=8x=56$ (Fernández, 1987; Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa & Seijo, 2003). Los diploides y hexaploides ($2n=6x=42$) poseen actualmente áreas geográficas restringidas y disyuntas, los tetraploides ($2m=4x=28$) poseen una amplia distribución y los octoploides son raros (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa & Seijo, 2003). Teniendo en cuenta esta distribución de los citotipos y considerando el criterio de Stebbins (1971) se ha propuesto que la especie constituiría un complejo poliploide maduro (Solís Neffa & Fernández, 2001).

Las investigaciones que se desarrollan actualmente en *Turnera sidoides* están orientadas a la comprensión de los procesos genéticos, ecológicos e históricos que determinaron la diversificación del complejo y los patrones actuales de distribución geográfica de las poblaciones y citotipos. A partir del análisis biosistemático de *T. sidoides* y de la información sobre la historia geológica y paleoclimática disponible (Groeber, 1936; Ab'Saber, 1990; Iriondo, 1992, 1995; Iriondo & García, 1993), se ha sugerido que la diferenciación en cinco subespecies así como la distribución ac-

tual de los citotipos, habrían estado influenciadas por procesos de retracción y expansión de las poblaciones en respuesta a los eventos geomorfológicos y climáticos del Plioceno-Holoceno ocurridos en Sudamérica en la región comprendida entre los 15°S y 39°S (Solís Neffa, 2000; Solís Neffa & Fernández, 2001). Este modelo propone que los diploides actuales habrían estado sujetos a procesos de diferenciación alopatrica, mientras que los tetraploides se habrían originado en múltiples eventos de poliploidización a partir de dichos diploides. Estos poliploides habrían expandido sus áreas hasta establecer eventuales contactos secundarios de los acervos génicos hasta entonces aislados, determinando la distribución actual del complejo (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa & Seijo, 2003).

Los estudios llevados a cabo hasta el momento, tanto en condiciones naturales como experimentales, han incluido poblaciones que cubren gran parte de la distribución geográfica de *Turnera sidoides*. Hacia el noroeste del área, los muestreos sistemáticos realizados han alcanzado los 24°S y 65°W, que corresponde a los límites geográficos de Argentina. En estos muestreos se han hallado poblaciones de *T. sidoides* subsp. *pinnatifida* (Juss. ex Poir.) Arbo, con diferencias en los niveles de ploidía ($2x$ y $4x$) y en el color de las flores (Solís Neffa, 2000, 2003; Solís Neffa & Seijo, 2003). Sin embargo, la información disponible (Arbo, 1985, 1987; Antezana & Navarro, 2002) sobre las poblaciones del extremo noroeste de la distribución de *T. sidoides*, ubicado en Bolivia, es aún escasa desconociéndose los patrones de distribución y de variación de dichas poblaciones, así como los límites precisos del complejo.

Sobre la base de estos antecedentes y considerando que el estudio de las áreas marginales posee una gran importancia para la comprensión de los procesos evolutivos (Dobzhansky & al., 1980; Grant, 1980; King, 1993), y que el extremo noroeste del área de *Turnera sidoides* estaría incluida en uno de los centros

más importantes de diversificación de la flora sudamericana (Gentry, 1982; Gentry & Dodson, 1987; Moraes & Beck, 1992; Killeen & al., 1993; Navarro & Maldonado, 2002; Young & al., 2002), el análisis detallado de las poblaciones en esta región podría aportar información de relevancia para realizar inferencias sobre la historia evolutiva del complejo. Por tal motivo, se realizó un muestreo sistemático en el extremo noroeste del área potencial de este taxón y las poblaciones halladas fueron estudiadas con los objetivos de 1) establecer el límite noroeste del área geográfica del complejo, 2) analizar la distribución geográfica del color de las flores, 3) analizar la distribución geográfica de los citotipos y 4) discutir la información obtenida en relación con los patrones climáticos, ambientales, biogeográficos e históricos de la región.

Área de estudio

El área de estudio está ubicada en Bolivia entre los 16°-21°S y los 59°-65°W (Fig. 1). La misma presenta características ecológicas muy diversas debido a su topografía variable y a su ubicación en una zona de transición climática (Killeen & al., 1993; Ribera Arismendi, 1993; Navarro & Maldonado, 2002). La cordillera de los Andes establece un gradiente hipsométrico desde alturas superiores a los 5000 m hasta por debajo de los 200 m en la llanura aluvial, generando una diferenciación vertical de formaciones ecológicas. Las variaciones latitudinales definen una región tropical en el norte y una subtropical-templada hacia el sur, con una amplia faja transicional intermedia, situación que es más definida en las tierras bajas (Ribera Arismendi, 1993).

Las exploraciones en la región cordillerana comprendieron las formaciones ecológicas de montaña y subandinas de la provincia Biogeográfica Boliviano - Tucumana que se distribuyen, en general, a manera de franjas siguiendo el rumbo cordillerano. En un mismo piso altitudinal pueden presentarse variaciones horizontales de carácter geológico y ecológico que determinan diferencias marcadas en la vegetación entre valles paralelos e, inclusive, en-

tre las laderas opuestas de un mismo valle. La discontinuidad de la cordillera origina la presencia de amplios valles mesotérmicos ubicados en la sombra de lluvia. En estos valles interandinos, la época seca se extiende de seis a ocho meses, siendo el promedio anual de precipitación de 500 - 600 mm. La temperatura máxima promedio llega a 28°C y la mínima a 2°C, mientras que la temperatura anual promedio es de 12° - 16°C. El suelo está compuesto, en su mayor parte, por areniscas o conglomerados (Killeen & al., 1993; Navarro & Maldonado, 2002).

En las tierras bajas, el estudio se realizó en territorios correspondientes a las Provincias Fitogeográficas del Cerrado y del Chaco Boreal. La primera de ellas, incluye sabanas bien drenadas junto a bosques húmedos o semidecíduos con condiciones climáticas variables pero que, en general, coinciden con 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. Hacia el sur, la región de los bosques chaqueños, forman un complejo de bosques bajos y matorrales espinosos, sabanas secas y tierras húmedas. Las precipitaciones varían desde 1000 mm en el límite con el pedemonte andino hasta 500 mm en el occidente de la planicie y en un gradiente creciente hacia el este hasta el río Paraguay. 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. Las variaciones estacionales son marcadas y la temperatura máxima puede llegar hasta los 48°C en el verano, mientras que la mínima es de cerca de 1°C en el invierno. En estas regiones, a partir del paralelo 17°S hacia el norte no se producen heladas. Los suelos varían desde arenosos hasta arcillosos en pequeñas distancias (Ramella & Spichiger, 1989; Killeen & al., 1993; Navarro & Maldonado, 2002).

Material y Métodos

El material utilizado en este trabajo se obtuvo a partir de dos expediciones realizadas en

los meses de enero- febrero y abril de 2004. Dichas expediciones incluyeron 226 localidades de muestreo en los Departamentos de Tarija (Provincias Gran Chaco, O'Connor, Cercado y Méndez), Chuquisaca (Provincias Azero, Mendoza y Zudáñez), Santa Cruz (Provincias Cordillera, Chiquitos, Ñuflo de Chaves, Guarayos, José Miguel de Velasco, Florida y Caballero) y Cochabamba (Provincias Carrasco, Mercado, Arani, Mizque y Campero). Los ejemplares de herbario testigo de las poblaciones halladas fueron depositados en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB) y en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES). Se registraron las coordenadas geográficas (LS y LW), la altitud (m) y, cuando fue posible, el color de las flores.

A fin de caracterizar bioclimáticamente las localidades citadas se emplearon los índices propuestos por Rivas-Martínez & al. (1999) que cuantifican la influencia del clima en la distribución de los tipos de vegetación y que relacionan la zonación latitudinal con la zonación altitudinal de los bioclimas. Los índices empleados son los siguientes:

- Índice de termicidad (It) = (T + M + m) 10

- Índice ombrotérmico anual (Io) = P / 12T
 - Índice ombrotérmico de los dos meses consecutivos más secos del año (Iod2) = P2 / T2
 donde T: temperatura media anual; M: promedio de las temperaturas máximas del mes más frío del año; m: promedio de las temperaturas mínimas del mes más frío del año; P: precipitación media anual.

Para cada población se determinó el bioclima a partir del índice ombrotérmico anual y del régimen estacional de precipitaciones. Los termotipos y los ombrotipos se establecieron basados en los índices de termicidad y ombrotérmico anual, respectivamente. Los datos climáticos para las estaciones más próximas a las localidades de colección se obtuvieron a partir de los registros existentes en el trabajo de Navarro & Maldonado (2002).

El análisis de la distribución de las poblaciones halladas en relación con las variables climáticas y espaciales se realizó mediante un análisis de correspondencias libre de tendencias (DCA) a partir de una matriz de 41 localidades x 8 variables climáticas y espaciales (Tabla 1).

Tabla 1. Descripción de las localidades de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* estudiadas.

Código	Leg.	Dpto.	LS	LW	M	T	P	Io	Iod2	It	BC	TT	OT	PB	Flor	Ploidía	
S250	SN, S, Sch & A	1025	Tar	21°17'32"	63°20'55"	374	23,5	916	3,3	0,5	573	X	TTS	SS	CHB	salmón	2x
S251	SN, S, Sch & A	1033	Chq	20°34'33"	63°16'35"	850	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S294	SN & S	1484	Chq	20°39'05"	63°07'55"	704	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S252	SN, S, Sch & A	1035	Chq	20°45'00"	63°13'00"	500	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S253	SN, S, Sch & A	1042	Chq	20°39'32"	63°07'34"	705	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S295	SN & S	1485	Chq	20°40'55"	63°06'38"	678	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S296	SN & S	1486	Chq	20°40'00"	63°06'00"	678	21,9	659	2,5	0,1	533	X	TTS	SI	CHB	salmón	-
S255	SN, S, Sch & A	1327	Scz	18°09'43"	63°54'52"	1359	20,9	575	2,3	1,2	567	X	TTS	SI	BT	amarilla	-
S256	SN, S, Sch & A	1346	Scz	18°06'08"	64°20'17"	1884	17,8	576	2,7	0,8	487	X	MTI	SI	BT	amarilla	-
S257	SN, S, Sch & A	1355	Scz	18°01'03"	64°32'50"	1964	17,8	576	2,7	0,8	487	X	MTI	SI	BT	amarilla	-
S258	SN, S, Sch & A	1363	Cba	17°44'32"	64°5'14"	2295	17,8	576	2,7	0,8	487	X	MTI	SI	BT	amarilla	-
S259	SN, S, Sch & A	1366	Cha	17°43'32"	65°05'05"	2580	17,8	576	2,7	0,8	487	X	MTI	SI	BT	amarilla	2x
S260	SN, S, Sch & A	1377	Cba	17°43'52"	65°31'21"	2153	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	2x
S261	SN, S, Sch & A	1378	Cba	17°54'01"	65°20'58"	2124	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	-

V.G. Solís Neffa & al. Color de flores y citogeografía en *Turnera sidoides*

Mgo	Leg.	Dpto.	LS	LW	M	T	P	lo	Iod2	It	BCTT	OT	PB	Flor	Ploidía	
S262	SN, S, Sch & A 1379	Cba	17°55'01"	65°20'T9"	2128	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	2x
S263	SN, S, Sch & A 1380	Cba	17°55'32"	65°20'34"	2045	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	-
S264	SN, S, Sch & A 1382	Cba	17°55'32"	65°20'34"	2045	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	2x
S265	SN, S, Sch & A 1385	Cba	17°59'55"	65°17'27"	2199	19,5	533	2,3	0,1	460	X	MTI	SI	BT	amarilla	-
S266	SN, S, Sch & A 1390	Cba	18°04'27"	65°16'08"	2232	18,8	540	2,4	0,1	497	X	ITS	SI	BT	amarilla	2x
S267	SN, S, Sch & A 1396	Cba	18°10'T3"	65°12'40"	2364	18,8	540	2,4	0,1	497	X	TTS	SI	BT	amarilla	-
S268	SN, S, Sch & A 1398	Cba	18°13'25"	65°12'07"	2331	18,8	540	2,4	0,1	497	X	TTS	SI	BT	amarilla	2x
S269	SN, S, Sch & A 1403	Cba	18°18'09"	65°13'T9"	2147	18,8	540	2,4	0,1	497	X	TTS	SI	BT	amarilla	-
S270	SN, S, Sch & A 1405	Chq	19°04*36"	64°48'23"	2638	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	s s	BT	amarilla	-
S271	SN, S, Sch & A 1406	Chq	19°03'59"	64°48'09"	2540	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	s s	BT	amarilla	2x
S272	SN, S, Sch & A 1407	Chq	19°03'2r	64°46'T8"	2391	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MII	ss	BT	amarilla	2x
S273	SN, S, Sch & A 1409	Chq	19°04'56"	64°43'54"	2399	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	ss	BT	amarilla	-
S274	SN, S, Sch & A 1412	Chq	19°07'09"	64°4ri2"	2504	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	s s	BT	amarilla	-
S275	SN, S, Sch & A 1413	Chq	19°09'52"	64°33'54"	2277	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	s s	BT	amarilla	-
S276	SN, S, Sch & A 1415	Chq	19°08'55"	64°30'57"	2047	16,1	555	2,9	0,1	417	X	MTI	s s	BT	amarilla	-
S277	SN, S, Sch & A 1416	Chq	19°11'45"	64°27'38"	2063	17,1	762	3,7	0,3	457	PE	MTI	SHI	BT	amarilla	-
S278	SN, S, Sch & A 1417	Chq	19°17'40"	64°24'21"	2298	17,1	762	3,7	0,3	457	PE	MII	SHI	BT	amarilla	2x
S279	SN, S, Sch & A 1419	Chq	19°21'47"	64°15'03"	2059	17,9	658	3,06	0,28	477	X	MII	SS	BT	amarilla	-
S280	SN, S, Sch & A 1423	Chq	19°23'30"	64°14'06"	2258	17,9	658	3,06	0,28	477	X	MTI	SS	BT	amarilla	-
S281	SN, S, Sch & A 1427	Chq	19°22'47"	64°12'54"	2375	17,9	658	3,06	0,28	477	X	MTI	s s	BT	amarilla	2x
S282	SN, S, Sch & A 1436	lar	21°26'T7"	64°28'T9"	2400	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	2x
S283	SN, S, Sch & A 1438	Tar	21°27'59"	64°30'05"	2251	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	2x
S284	SN, S, Sch & A 1441	Tar	21°26'50"	64°29'02"	2403	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	-
S285	SN, S, Sch & A 1449	Tar	21°26'59"	64°45'T6"	1992	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	-
S286	SN, S, Sch & A 1450	Tar	21°27'05"	64°47'31"	1992	18,7	294	1,3	0	448	X	MII	SAI	BT	amarilla	2x
S287	SN, S, Sch & A 1463	Tar	21°27'51"	64°49'28"	2522	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	-
S289	SN, S, Sch & A 1466	Tar	21°37'48"	64°46'01"	1920	18,7	294	1,3	0	448	X	MTI	SAI	BT	amarilla	-

Leg.: Coleccionistas y número de colección (SN: Solís Neffa, S: Seijo, Sch: Schinini, A: Almada). Dpto.: Departamento (Tar: Tarija, Chq: Chuquisaca, Cba: Cochabamba, Scz: Santa Cruz). LS: latitud sur. LW: longitud oeste. M: altura sobre el nivel del mar en metros. T: temperatura media anual; P: precipitación media anual; lo: índice ombrotérmico anual; Iod2: índice ombrotérmico de la época seca; It: índice de termicidad; BC: bioclima (X: xérico, PE: pluviestacional); TT: termotipo (TTS: termotropical superior, MTI: mesotropical inferior); OT: ombrotipo (SS: seco superior, SI: seco inferior, SAI: semiárido inferior, SHI: subhúmedo inferior); PB: provincia biogeográfica (CHB: Chaco Boreal, BT: Boliviano-Tucumana). Ploidía: Nivel de ploidía.

La caracterización biogeográfica de la región estudiada se realizó de acuerdo con las regiones propuestas por Navarro & Maldonado (2002).

Los números cromosómicos se determinaron examinando células en meiosis. Se emplearon a tal efecto botones florales coleccionados en poblaciones naturales, fijados en alcohol etílico absoluto: ácido láctico en la proporción 5 : 1 (Fernández, 1973) durante 12 h y conservados en etanol 70%. Los preparados se obtuvieron por aplastado de las anteras en orceína acética al 3%.

Resultados

Las exploraciones realizadas permitieron localizar un total de 41 poblaciones, todas de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida*, en los Departamentos de Tarija (Provincias Gran Chaco, O'Connor, Cercado y Méndez), Chuquisaca (Provincias Azero, Mendoza y Zudáñez), Santa Cruz (Provincias Florida y Caballero) y Cochabamba (Provincias Carrasco, Mizque y Campero) de Bolivia (Fig. 1).

Las coordenadas geográficas, la altitud, así como las características climáticas y biogeográficas de las diferentes localidades se resumen en la Tabla 1. Las poblaciones halladas presentaron característicamente flores de color salmón o amarillo. Habitan regiones muy diversas con bioclimas que van desde xérico ($I_o = 1,0 - 3,6$) a pluviestacional ($I_o > 3,6$ e $I_{od2} < 2,5$); con termotipos desde termotropical superior ($I_t = 490 - 610$) a mesotropical inferior ($I_t = 395 - 490$) y con ombrotipos desde semiárido inferior ($I_o = 1,0 - 1,5$), a subhúmedo inferior ($I_o = 3,6 - 4,8$). La temperatura media anual varía desde 16,1°C a 23,5°C y las precipitaciones varían desde 294 a 916 mm por año según la región considerada.

Las poblaciones que poseen flores amarillas viven exclusivamente en los valles interandinos, desde Cochabamba hasta Tarija, entre los 17° 43' - 21° 37'S y los 63° 54' - 65° 31'W, y en alturas que varían entre los 1359-2638 m. Por otra parte, las poblacio-

nes de flores color salmón habitan en los bosques semiáridos del Gran Chaco (Fig. 1 y Tabla 1), en una región comprendida entre los 20° 39' - 21° 17'S y 63° 06' - 63° 20' W, en alturas que oscilan desde 374 m en la parte más oriental hasta 850 m hacia el oeste. Desde un punto de vista biogeográfico, las primeras se distribuyen en la Provincia Boliviano - Tucumana, en los Sectores Biogeográficos Cuencas de los ríos Grande (Distritos Valles de Río Grande y Subandino del Río Grande), Pilcomayo (Distrito Alto Pilcomayo) y Bermejo (Distritos de Sama-Santa Victoria y Valluno - Subandino del Bermejo). A su vez, las poblaciones con flores de color salmón se hallaron en la Provincia del Chaco Boreal, Sector del Chaco Boreal Occidental (Distrito Chaqueño del Pilcomayo).

El análisis de DCA muestra que existe una asociación entre la distribución de las poblaciones con diferentes colores de flores y las variables climáticas y espaciales consideradas. Los resultados obtenidos se representan gráficamente en el mismo espacio bidimensional en el que se muestra la distribución de las localidades en relación con los diferentes gradientes climáticos y espaciales (Fig. 2). El eje 1, que explica el 94,4% de la varianza total, está correlacionado positivamente con la altitud y la longitud y, negativamente con la temperatura media anual y el índice de termicidad (Tabla 2). Dicho eje permite separar claramente a las poblaciones de los valles secos interandinos con flores amarillas de las poblaciones de la llanura sudoriental con flores de color salmón. El eje 2 explica un 2,7% adicional de la varianza y se correlaciona positivamente con el índice ombrotérmico y negativamente con la latitud. Este eje permite diferenciar a las poblaciones de los valles interandinos distribuidas en los Sectores Biogeográficos de las Cuencas de los ríos Grande, Pilcomayo y Bermejo.

Por otra parte, del total de poblaciones analizadas, se determinaron los números cromosómicos de 14 poblaciones, 13 de flores amarillas y una de flores salmón; todas presentaron $2n = 7 II$ (Tabla 1, Fig. 3).

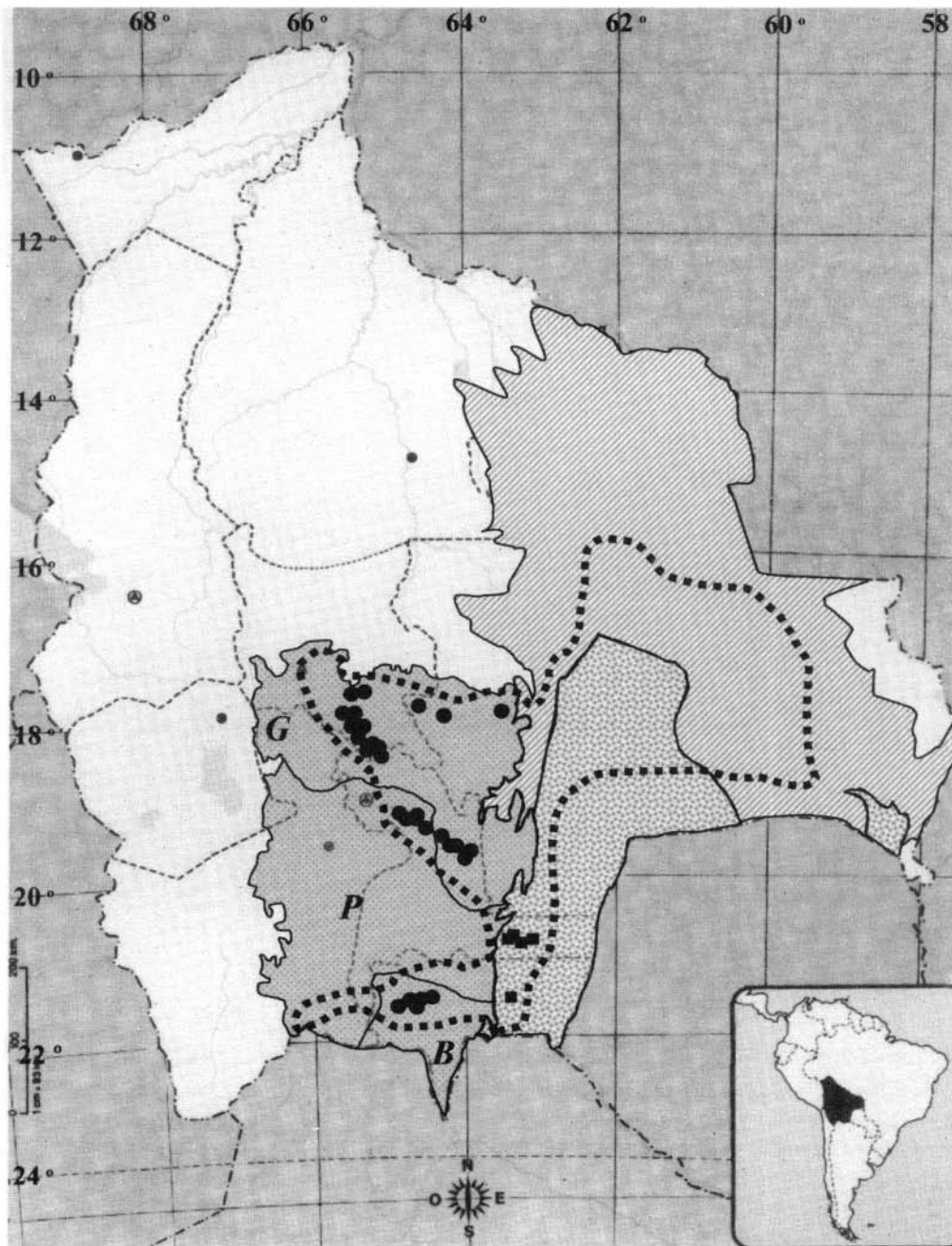


Fig. 1. Distribución de las poblaciones de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* en el área estudiada. Línea de puntos muestra el área estudiada. Provincias Biogeográficas Boliviano-Tucumana (▤), del Chaco Boreal (▨) y del Cerrado (▧). G: Cuenca del río Grande, P: Cuenca del río Pilcomayo y B: Cuenca del río Bermejo. Poblaciones con flores de color salmón (●) v amarillas (○).

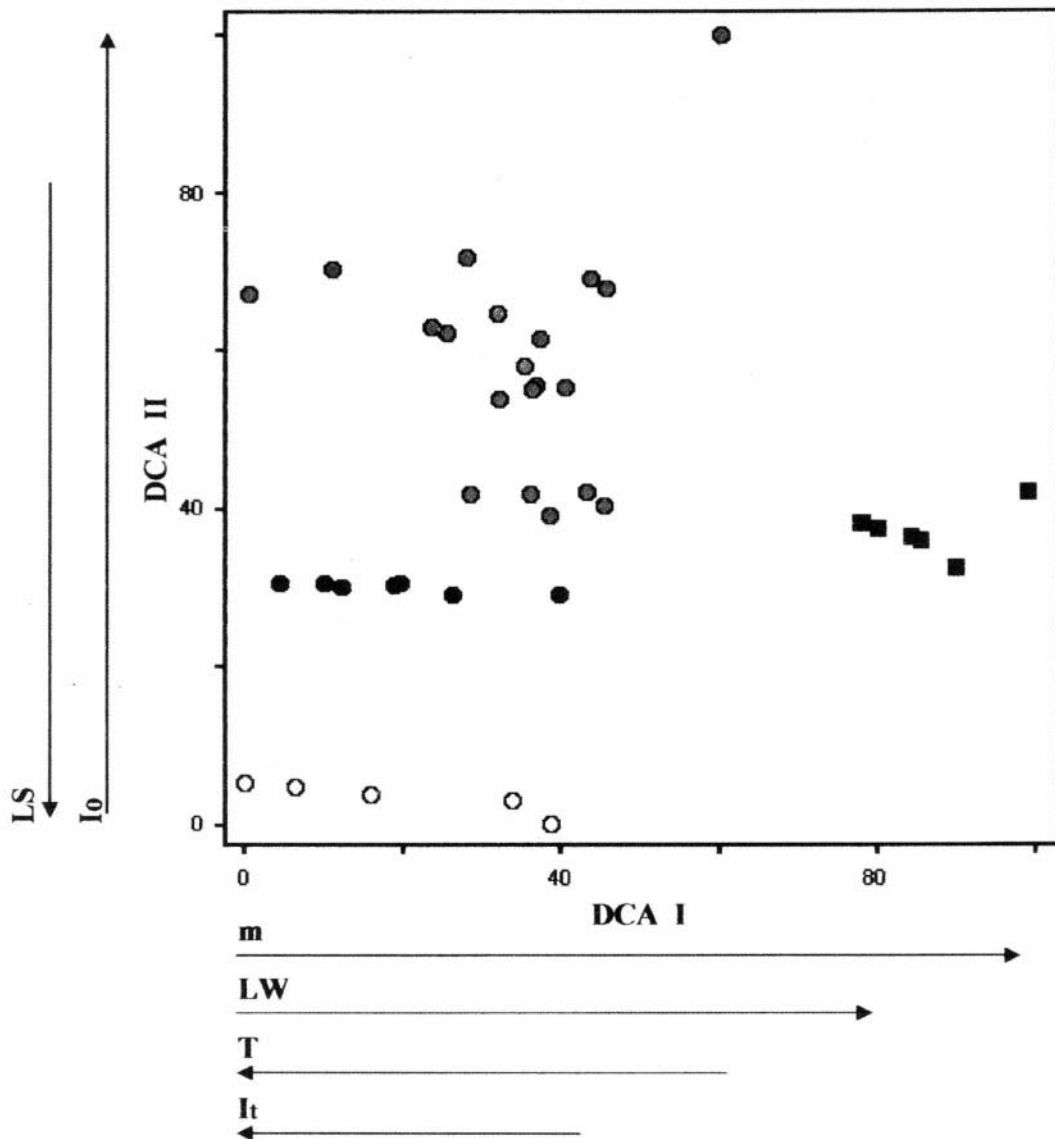


Fig. 2. Ordenamiento de las poblaciones de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* basado en las características climáticas, altitudinales y espaciales de las localidades. Poblaciones con flores de color salmón (■) y amarillas (●). Cuencas de los ríos Grande (●), Pilcomayo (●) y Bermejo (○). LS: latitud sur; LW: longitud oeste; m: altura sobre el nivel del mar en metros; T: temperatura media anual; I₀: índice ombrotérmico anual; It: índice de termicidad

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que en el noroeste del área geográfica del complejo *Turnera sidoides* solamente vive la subsp. *pinnatifida* cuya distribución se extiende hasta los 17° 43'S y los 65° 31'W.

En el área estudiada, el análisis de la distri-

bución de esta subespecie en relación con las variables ambientales y espaciales demuestra que las poblaciones se disponen a lo largo de un gradiente O - E determinado por la altitud, la temperatura media anual y el índice de termicidad. Las poblaciones con flores de color amarillo y que viven en los valles interandinos se encuentran en un extremo del gradiente mientras que las poblaciones con flores de

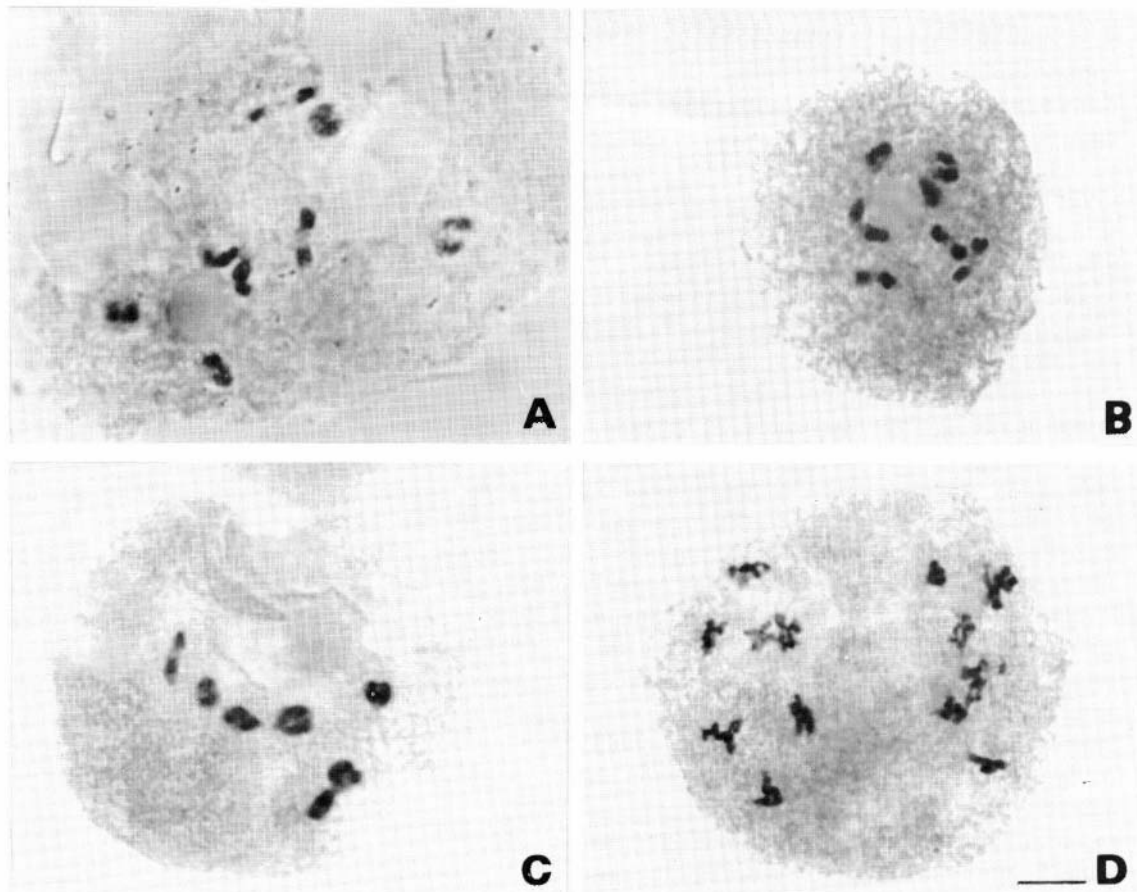


Fig. 3. Cromosomas meióticos de diferentes poblaciones de *T. sidoides* subsp. *pinnatifida*. A- Población S₂₅₅, 711. B- Población S₂₆₆, 711. C- Población S₂₆₈, 711. D- Población S₂₆₆, prometafase II (7 - 7). Barra= 5 µm.

color salmón y que habitan la llanura de la región chaqueña están en el extremo opuesto. Desde un punto de vista fitogeográfico, la distribución de las poblaciones con flores amarillas en la Provincia Boliviano - Tucumana se prolonga hacia el sur por el noroeste de Argentina siguiendo la franja oriental de la cordillera hasta Tucumán. Por otra parte, el área de las poblaciones con flores de color salmón coleccionadas en Bolivia se extienden hacia el E y S en la región chaqueña (Solís Neffa, 2003). Ambos grupos de poblaciones están separados por la selva Tucumano - Boliviana. Estos resultados sugieren que, actualmente, las poblaciones con flores de color amarillo y salmón estarían sujetas a diferentes presiones de selección las que podrían explicar, al menos en parte, la variación fenotípica observada.

Por otra parte, es ampliamente aceptado que la influencia ejercida por los cambios geomorfológicos, climáticos y de otras características ambientales, sobre la abundancia, la distribución y los cambios evolutivos de las poblaciones ancestrales, también se manifiestan en las especies contemporáneas (Avisé & al, 1987; Avisé, 1994, 1998; Hewitt, 1996; Comes & Kadereit, 1998; Cruzan & Templeton, 2000). En este sentido, los cambios geomorfológicos y climáticos más importantes ocurridos en el área actual de distribución de la subsp. *pinnatifida*, han sido el surgimiento de la cordillera de los Andes y los periodos secos ocurridos durante las glaciaciones del Pleistoceno y Holoceno, fenómenos que habrían delineado a las regiones Andina y Chaqueña como entidades biogeográficas (Damuth & Fairbridge,

1970; Vuilleumier, 1971; Gentry, 1982; Simpson & Todzia, 1990; Iriondo, 1992; Iriondo & García, 1993; Prado & Gibbs, 1993; Prance, 1996; Young & al., 2002). Además, si bien no se cuenta con registros fósiles que nos permitan inferir la edad de *T. sidoides*, Stebbins (1971) ha sugerido que los complejos poliploides maduros, como el aquí estudiado, se habrían originado durante el Plioceno - Pleistoceno.

En este contexto, los estudios biosistémáticos previos en el complejo *Turnera sidoides* (Solís Neffa & Seijo, 2003) y el presente, demuestran que la subsp. *pinnatifida* presenta dos centros disyuntos de variación, uno en Uruguay - NE de Argentina y el otro en la región cordillerana entre los paralelos 17°S y 28°S. Hacia el sur del centro cordillerano (entre los 24°S y 28°S), las poblaciones diploides de flores amarillas se concentran en una estrecha franja N - S limitada por los meridianos de 65°W y 65° 30'W, y en alturas entre los 1100 y 1400 m. Los tetraploides se hallaron hacia el oeste de esta franja hasta los 2400 m y en las Sierras de Santa Bárbara (Solís Neffa & Seijo, 2003). En contraposición con este patrón, las poblaciones de flores amarillas del norte del centro cordillerano (Bolivia) analizadas en este trabajo son todas diploides, distribuyéndose entre los 63° 54'W - 65° 31'W y en alturas que varían entre 1990 y 2500 m. Por otra parte, las poblaciones de flores de color salmón hasta ahora estudiadas en este centro eran todas tetraploides, excepto dos poblaciones diploides halladas a aproximadamente a 150 km al E (23° 28'S - 62° 52'W y a 242 m) de la zona de las poblaciones de flores amarillas (Solís Neffa & Fernández, 2001; Solís Neffa & Seijo, 2003). El hallazgo de una nueva población diploide de flores salmón en Bolivia (21° 17'S - 63° 20'W) permitiría extender la distribución de dichos diploides más hacia el norte y el oeste en el centro cordillerano de *T. sidoides* subsp. *pinnatifida*.

La distribución actual de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* en esta región, avala el modelo de diversificación alopatrica de las poblaciones con flores amarillas y salmón a nivel diploide. Como consecuencia del sistema de barreras orográficas y de los cambios climáticos surgidos a partir del levantamiento de los Andes y de las glaciaciones del Cuaternario, las poblaciones

diploides del centro cordillerano habrían quedado aisladas en refugios, cada uno con presiones de selección particulares. Este hecho habría conducido a la diferenciación genética que presentan actualmente los diploides (Solís Neffa & Faloci, 2003; Solís Neffa & al., 2003) con flores de color salmón y amarillo. A partir de estos refugios y siguiendo los antiguos abanicos fluviales de los ríos Grande, Parapetí, Pilcomayo y Teuco-Bermejo, que originaron la gran llanura aluvial xérica de la región desde fines del Plioceno o comienzos del Pleistoceno (Iriondo, 1995), las poblaciones de flores amarillas y salmón habrían expandido sus áreas hasta alcanzar la distribución actual. Las primeras a través de los valles interandinos y las segundas por las planicies del Chaco.

Este trabajo nos permite concluir que el noroeste del área geográfica del complejo *Turnera sidoides* constituye un importante centro de variación de la subsp. *pinnatifida*, y es el mayor centro de diploides de esta subespecie hasta ahora detectado.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado mediante subsidios de la Secretaría General de Ciencia y Técnica (UNNE) y de la Fundación Antorchas. Las colecciones se realizaron mediante un subsidio de la "Myndel Botánica Foundation" en el marco del Convenio de Cooperación Científica de la Dirección General de Biodiversidad (Bolivia) entre el Herbario Nacional de Bolivia y el Instituto de Botánica del Nordeste.

Bibliografía

- AB'SABER, A.N. 1990. Paleoclimas cuaternarios e prehistoria da América Tropical I. Rev. Brasil. Biol. 50: 805-820.
- ANTEZANA, C. & G. NAVARRO. 2002. Contribución al análisis biogeográfico y catálogo preliminar de la flora de los valles secos interandinos del centro de Bolivia. Rev. Bol. Ecol. 12: 3-38.
- ARBO, M.M. 1985. Notas taxonómicas sobre *Turnera*-

- ceas Sudamericanas. *Candollea* 40: 175-191.
- . 1987. Turneraceae. En Spichiger, R. (ed.). Flora del Paraguay. Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève. Missouri Botanical Garden. 6: 1-65.
- AVISE, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York.
- . 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Mol. Ecol.* 7: 371-379.
- , J. ARNOLD, R.M. BALL JR., E. BERMINGHAM, T. LAMB, J.E. NEIGEL, C.A. REEB & N.C. SAUNDERS. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 18: 489-522.
- CABRERA, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 1-55.
- & 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. (USA).
- COMES, H.P. & J.W. KADEREIT. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Plant Sci.* 3: 432-438.
- CRUZAN, M.B. & A.R. TEMPLETON. 2000. Paleocology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends Ecol. Evol.* 15: 491-496.
- DAMUTH, E. & R.W. FAIRBRIDGE. 1970. Equatorial Atlantic deep-sea arkosic sands and Ice-Age aridity in tropical South America. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 81: 189-206.
- DOBZHANSKY, T., F.J. AYALA, G.L. STEBBINS & J.W. VALENTINE. 1980. Evolución. Omega, Barcelona (España).
- FERNÁNDEZ, A. 1973. El ácido láctico como fijador cromosómico. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 287-290.
- . 1987. Estudios cromosómicos en *Turnera y Piriqueta* (Turneraceae). *Bonplandia* 6: 1-21.
- GENTRY, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- & 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.
- GROEBER, P. 1936. Oscilaciones de clima en la Argentina desde el Plioceno. *Rev. Centr. Est. Ciencias Naturales*: 71-84.
- HEWITT, G.M. 1996. Some genetic consequence of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 247-276.
- IRIONDO, M.H. 1992. El Chaco. Holoceno 1: 50-63.
- . 1995. El Cuaternario del Chaco. En: J. Argollo & P. Mourguiart (eds.). Climas cuaternarios en América del Sur, p. 263-282. Orstom. La Paz (Bolivia).
- & N.O. GARCÍA. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18.000 years. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 101: 209-220.
- KILLEEN, T.J., E. GARCÍA & S.G. BECK. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden.
- KING, M. 1993. Species evolution. The role of chromosome change. Cambridge University Press. New York (USA).
- 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).
- NAVARRO, G. & M. MALDONADO. 2002. Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patino. Santa Cruz (Bolivia).
- PRADO, D.E. & P.E. GIBBS. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902-927.
- PRANCE, G.T. 1996. Islands in Amazonia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 823-833.
- RAMELLA, L. & R. SPICHTER. 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.
- 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).
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., D. SÁNCHEZ-MATA & M. COSTA. 1999. North American Boreal and Western Temperate Forest Vegetation. *Itinera Geobotanica* 12: 5-316.
- SIMPSON, B.B. & C.A. TODZIA. 1990. Patterns and process in the development of the High Andean flora. *Amer. J. Bot.* 77: 1419-1432.
- SOLÍS NEFFA, V.G. 2000. Estudios biosistemáticos en el complejo *Turnera sidoides* L. (Turneraceae, Leiocarpae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.

- . 2003. Variación del color de flores en *Turnera sidoides* L. (Turneraceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 38, Suplemento: 248.
- & FERNÁNDEZ A. 2001. "Cytogeography of the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae, Leiocarpace)". Bot. J. Linn. Soc. 137 (2): 189-196.
- , M.B. FALOCI & J.G. SEIJO. 2003. Cyanogenesis variation in the *Turnera sidoides* L. polyploid complex (Turneraceae, Leiocarpace). Bot. J. Linn. Soc. 141: 85-94.
- & J.G. SEIJO. 2003. Citogeografía del complejo autopoliploide *Turnera sidoides* L. (Turneraceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 38, Suplemento: 247-248.
- STEBBINS, G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: Arnold.
- VUILLEUMIER, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173: 529-554.
- 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.

Original recibido el 14 de octubre de 2004; aceptado el 24 de noviembre de 2004.