

ESTUDIOS EN EL GENERO « VERBENA »¹

Por BENNO SCHNACK², SAUL FEHLEISEN³ y ALFREDO E. COCUCCI⁴

INTRODUCCION

El número de cromosomas de algunas entidades del género *Verbena*, de distribución sudamericana, fué determinado por Schnack y Covas (1947), quienes encontraron que las "especies" *V. montevicensis* y *V. intermedia* tienen, respectivamente, los números cromosómicos $3x = 21$ y $5x = 35$, lo que indicaba la presencia de apomixia dentro del género. Con el objeto de estimar el grado de difusión del fenómeno en el género mencionado hemos realizado observaciones citológicas sobre un número de entidades de distintas procedencias, cuyos resultados informamos en esta publicación.

MATERIAL Y METODOS

El material analizado está constituido por 26 entidades, indicadas en el cuadro 1. Los recuentos cromosómicos se realizaron sobre cé-

¹ Publicación n° 62 del Instituto Fitotécnico de "Santa Catalina", Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Plata, Llavallol, FNCR, República Argentina. Recibida para su publicación el 20 de enero de 1959.

² Ingeniero agrónomo. Director del Instituto Fitotécnico de "Santa Catalina".

³ Ingeniero agrónomo. Técnico del Instituto Fitotécnico de "Santa Catalina".

⁴ Doctor en Ciencias Naturales. Jefe de Trabajos Prácticos de la Cátedra de Botánica Sistemática de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.

Nota.— Agradecemos la gentil colaboración de los botánicos Augusto C. Schulz, de Colonia Benítez (Prov. del Chaco, República Argentina), quien nos envió las semillas de dicha procedencia, y Hartwig, de Chile, a quien debemos el material de Zapallar (República de Chile).

lulas madres del polen en dos o más individuos de cada procedencia, previo aplastado sobre carmín acético férrico, de anteras que habían sido fijadas en Carnoy 3:1 y conservadas luego en alcohol de 70°; simultáneamente se hicieron algunas observaciones sobre comportamiento meiótico. En la mayor parte del material se determinó el número de células en las esporadas y se registraron ciertas características del polen, montado en azul de algodón al lactofenol. También se llevaron a cabo observaciones sobre algunas características morfológicas.

RESULTADOS

Los resultados de las observaciones citológicas están consignados en los cuadros 1 y 2, en los cuales están indicadas las distintas entidades, su procedencia, número de cromosomas, tipos observados de asociaciones en metafase I, tipos de esporadas y tipo de polen. Las figuras 1 y 2 ilustran algunas de las observaciones realizadas. Las diferencias morfológicas registradas están indicadas en el cuadro 3 y en la figura 3, que muestra la variabilidad en la forma de la hoja entre las entidades estudiadas.

CUADRO 1

Procedencia, número de cromosomas y asociaciones observadas en metafase I, de las entidades estudiadas del género «*Verbena*»

Entidad	Procedencia	Número de cromosomas	Tipos de asociación más frecuentes en metafase I
54.1: <i>Verbena</i> sp.	Anizacate (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	3x = 21	7 II + 7 I
54.2: <i>Verbena</i> sp.	Copina (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	3x = 21	21 I
54.3: <i>Verbena</i> sp.	Híbrido espontáneo (ver texto)	6x = 42	Desde 21 II hasta 15 II + 12 I
54.4: <i>Verbena</i> sp.	Sierra de la Ventana (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg.)	4x = 28	28 I
54.5: <i>Verbena</i> sp.	Sierras de Tandil (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg.)	4x = 28	Desde 13 II + 2 I hasta 1 IV + 9 II + 6 I

CUADRO 1 (conclusión)

Entidad	Procedencia	Número de cromosomas	Tipos de asociación más frecuentes en metafase I
54.7: <i>Verbena montecidensis</i> Spreng.	Llavallol (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg.)	3x = 21	21 I
54.8: Id. id.	Id. id.	3x = 21	7 II + 7 I
54.11: <i>Verbena</i> sp.	Colonia Benítez (prov. del Chaco, Rep. Arg.)	2x = 14	7 II
54.12: <i>Verbena</i> sp.	La Rancherita (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	4x = 28	14 II
54.15: <i>Verbena</i> sp.	Id. id.	3x = 21	5 II + 11 I
54.16: <i>Verbena</i> sp.	Id. id.	4x + 1 = 29	29 I
54.17: <i>Verbena</i> sp.	Id. id.	5x = 35	7 II + 21 I
54.14: <i>Verbena</i> sp.	La Serranita (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	8x = 56	56 I
54.18: <i>Verbena</i> sp.	Copina (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	4x = 28	14 II
54.20: <i>Verbena</i> sp.	La Población, San Javier (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	5x = 35	8 II + 19 I
54.22: <i>Verbena</i> sp.	Zapallar (Rep. de Chile)	8x = 56	28 II
54.23: <i>Verbena</i> sp.	Trujillo (Rep. del Perú)	8x = 56	28 II
54.26: <i>Verbena</i> sp.	Tartagal (prov. de Salta, Rep. Arg.)	4x = 28	14 II
55.44: <i>Verbena</i> sp.	Colonia Benítez (prov. del Chaco, Rep. Arg.)	4x = 28	14 II
55.45: <i>Verbena</i> sp.	Id. id.	3x = 21	1 III + 6 II + 6 I y 1 III + 4 II + 10 I
55.77: <i>Verbena</i> sp.	La Población, San Javier (prov. de Córdoba, Rep. Arg.)	4x = 28	28 I
55.95: <i>Verbena littoralis</i> H.B.K.	Llavallol (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg.)	4x = 28	8 II + 12 I y 7 II + 14 I
55.100: <i>Verbena</i> sp.	Metileo (prov. de La Pampa, Rep. Arg.)	3x = 21	7 II + 7 I
55.101: <i>Verbena rigida</i> Spreng.	Estancia « El Riucón », V. Elisa (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg. Cultivada).	6x = 42	Desde 21 II hasta 18 II + 6 I
55.105: <i>Verbena</i> sp.	Colonia Yerúá (prov. de Entre Ríos, Rep. Arg.)	3x = 21	Desde 7 II + 7 I hasta 21 I
55.106: <i>Verbena bonariensis</i> L.	Llavallol (prov. de Buenos Aires, Rep. Arg.)	4x = 28	Desde 8 II + 12 I hasta 5 II + 18 I

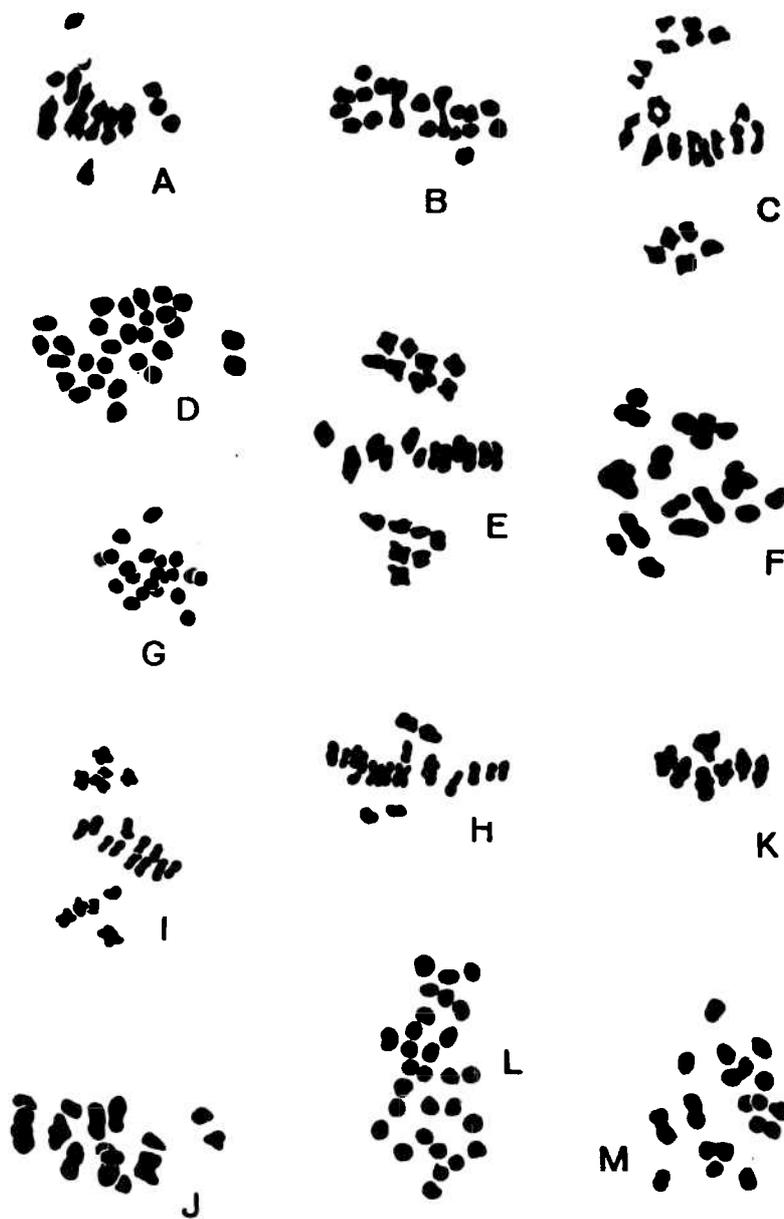


Fig. 1. — A. metafase I en *Verbena* 54.1, con 7 II + 7 I; B, ídem en 54.2, con 2 II + 17 I; C. anafase I en 54.2, con 7 cromosomas hacia un polo, 5 hacia el otro, y 9 monovalentes dividiéndose en la placa ecuatorial; D. prometafase I en 54. 4, con 28 I; E. anafase I en 54.4, con 9 cromosomas hacia un polo, 7 hacia el otro y 12 monovalentes en la placa ecuatorial; F. prometafase I en 54.5, con 1 IV + 9 II + 6 I; G. prometafase I en 54.7, con 21 I; H. metafase I en 54.7, con 17 monovalentes dividiéndose en la placa ecuatorial; I. anafase I en 54.8, con 11 monovalentes en la placa ecuatorial; J. metafase I en 54.8, con 7 II + 7 I; K. metafase I en 54.11, con 7 II; L. prometafase I en 54.12, con 29 monovalentes (4x + 1); M. prometafase I en 54.15, con 5 II + 11 I. Todo $\times 1.500$.

CUADRO 2

Número de células en las esporadas, número de poros germinativos en los granos de polen, y polen teñido y vacío, en distintas entidades del género « Verbena »

Entidad	Número de esporadas con los siguientes números de células :								Características del polen		
	1	2	3	4	5	6	7	8	Granos teñidos	Granos vacíos	% de granos con más de 3 poros
54.1.1..		19	3	67	7	4			289	507	24,8
54.2.2..	1	59	16	15	8	1			379	490	79,2
54.3.3..		2	6	138	58	14			428	281	41,6
54.4.4..		200	22	28	1				409	873	70,2
54.5.5..		7	9	62	18	19	5		361	528	10,3
54.7.7..		89	11						925	6	49,3
54.8.8..		68	4	26	1	1			564	239	99,1
54.11.11.				200					839	20	00,0
54.12.12.				200					1.006	5	00,4
54.14.14.		96	4						265	130	100,0
54.15.15.		74	15	11					597	323	86,4
54.16.16.		196	3	1					768	33	99,8
54.17.17.		60	13	21	6				233	436	45,6
54.18.18.				200					801	6	2,4
54.20.20.		76	22	1		1			708	93	100,0
54.22.22.				200					553	2	0,1
54.23.23.				200					495	5	2,4
54.26.26.				100					492	8	00,0
55.44.44.				100					1.073	11	00,0
55.77.77.		99	1						583	243	100,0
55.95.95.		38	20	55	12	20	4	2	644	152	95,5

Observaciones : La presencia de esporadas con número anormal de células (mayor o menor de 4) indica comportamiento polisómico, distribución irregular de cromosomas o producción de células con combinaciones génicas desequilibradas. Por otra parte, la presencia de granos de polen con más de 3 poros germinativos es una señal de poliploidía y especialmente de comportamiento polisómico (ver Schnack y Fehleisen, 1955).

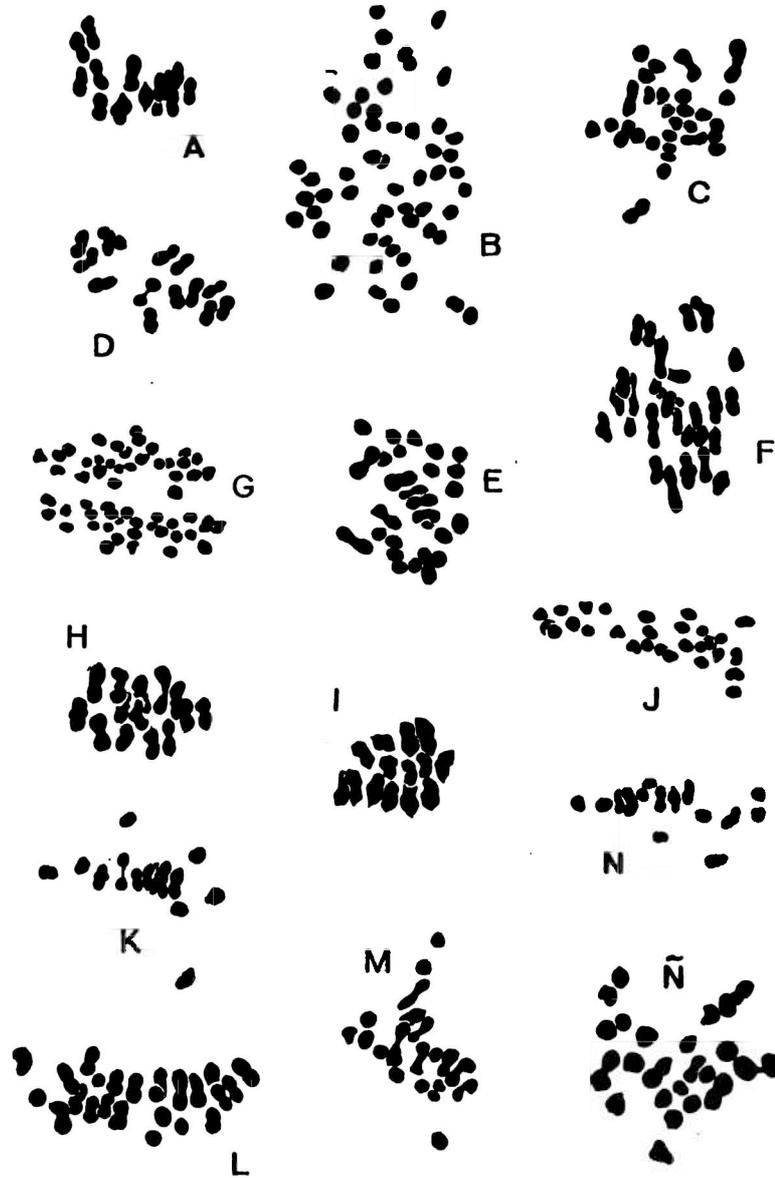


Fig. 2. — A, metafase I en 54.12, con 14 II; B, prometafase I en 54.14, con 54 I; C, prometafase I en 54.17, con 7 II + 21 I; D, metafase I en 54.18, con 14 bivalentes; E, prometafase I en 54.20, con 8 II + 19 I; F, metafase I en 54.22, con 28 II; G, anafase I en 54.23, con dos grupos de 28 cromosomas cada uno; H, metafase I en 54.26, con 14 II; I, metafase I en 55.44, con 14 II; J, metafase I en 55.77, con 28 I; K, metafase I en 55.100, con 7 II + 7 I; L, metafase I en 55.101, con 18 II + 6 I; M, metafase I en 55.95, con 8 II + 12 I; N, metafase I en 55.105, con 6 II + 9 I; Ñ, prometafase I en 55.106, con 6 II + 16 I. Todo $\times 1.500$.

CUADRO 3

Características morfológicas de distintas entidades del género «Verbena»

Entidad	Compacidad y posición espigas	Longitud espigas en cm	Longitud corola en mm	Pubescencia planta	Grado de intensidad color flores	Rizomas	Altura de la planta en cm
54.1	Compactas, erectas	6,1	11,0	Pubescente	Mediano	Cortos	90-100
54.2	»	4,7	10,0	»	Intenso	»	70-85
54.3	»	3,0	11,0	»	Sub-intenso	Largos	80-90
54.5	»	4,6	8,0	»	Mediano	Breves	50-60
54.7	»	2,0	4,0	Glabrescente	Muy pálido	Ausentes	80-100
54.8	»	2,7	4,0	»	»	»	40-75
54.11	»	2,8	3,5	Semi-pubescente	Pálido	»	95-165
54.12	»	6,0	6,0	Pubescente	Mediano	»	95-125
54.14	»	3,1	3,5	Semi-pubescente	Pálido	»	55-80
54.15	»	5,0	8,0	Pubescente	Mediano	»	50-60
54.16	»	5,0	5,0	Glabrescente	Pálido	»	70-100
54.17	»	12,0	5,0	Semi-pubescente	Mediano	»	80-115
54.18	»	4,7	6,0	Pubescente	Mediano	»	75-90
54.20	»	7,7	5,0	Semi-pubescente	Mediano	»	85-115
54.22	»	8,2	4,0	Glabrescente	Semipálido	»	80-105
54.23	Semi-compactas erectas	12,8	5,0	»	»	»	70-95
54.26	Semi-compactas péndulas	14,7	4,0	Semi-pubescente	Mediano	»	60-75

Observaciones: La longitud de espigas y corola, que se indica en el cuadro presente, corresponde a un promedio de cinco mediciones individuales.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados registrados confirman la predicción de Schnack y Covas (1949) de que el género *Verbena* está integrado por una proporción relativamente elevada de apomictos. En efecto, entre 26 entidades analizadas, 19 tienen un número cromosómico o un comportamiento citológico que revelan dicha condición, la que está además corroborada por la irregularidad en la formación del polen. Dicho número corresponde a una proporción del 73,1 %, y si se acepta que el conjunto de formas estudiadas es representativo de la situación que prevalece dentro del género, debemos concluir que la apomixia ha jugado un papel importante en su evolución. De

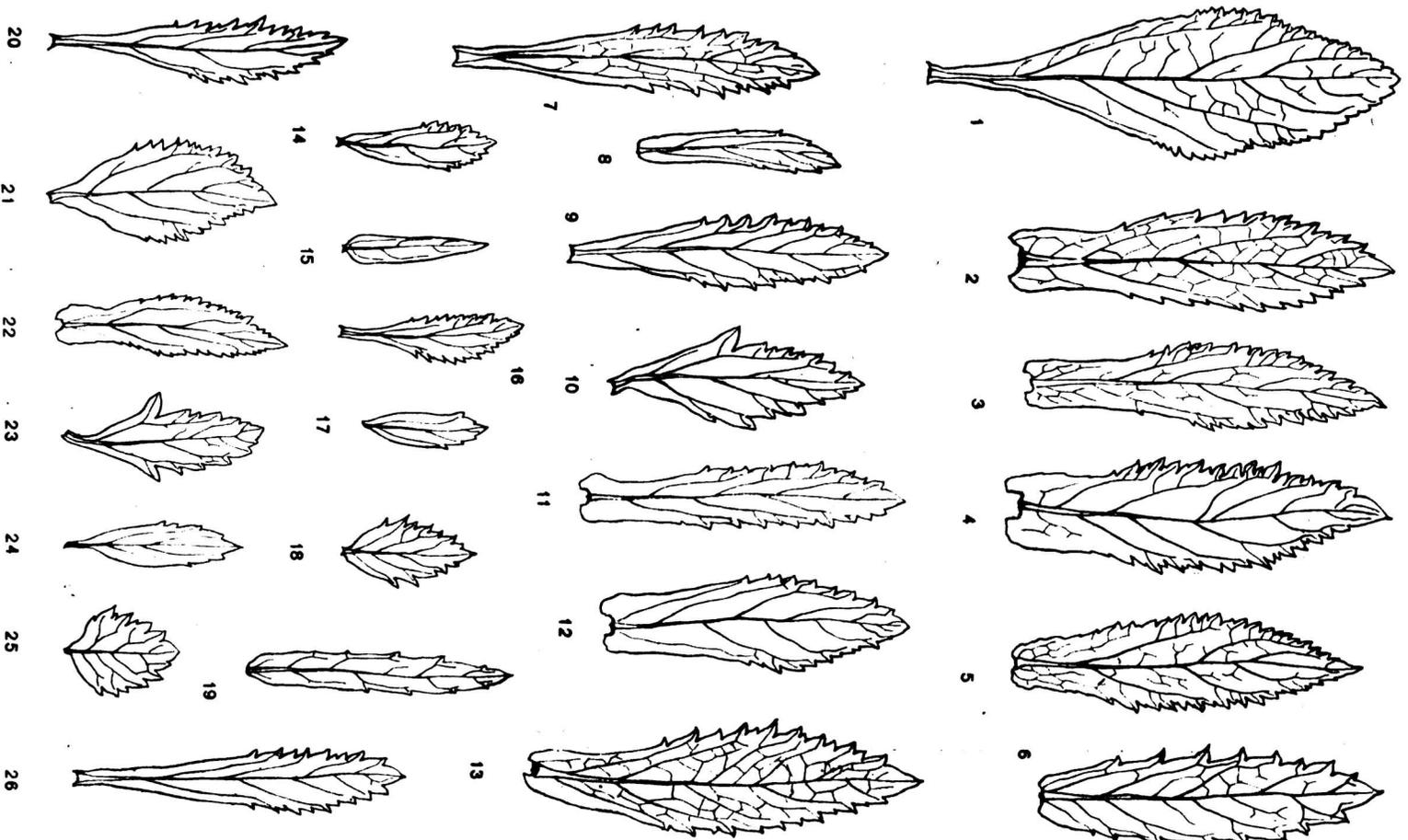


Fig. 3. — Hojas de las distintas entidades estudiadas del género *Verbena*. 1, 34.11; 2, 55.44; 3, 55.46; 4, 54.12; 5, 55.106; 6, 55.101; 7, 54.1; 8, 54.5; 9, 55.100; 10, 54.22; 11, 55.45; 12, 55.48; 13, 54.3; 14, 54.26; 15, 54.16; 16, 54.17; 17, 54.8; 18, 55.105; 19, 54.15; 20, 54.20; 21, 55.95; 22, 54.18; 23, 54.23; 24, 54.7; 25, 54.14; 26, 54.2. Torno X $\frac{7}{10}$. En todas las entidades se tomaron hojas del quinto nudo debajo de la inflorescencia del tallo principal.

las 19 formas apomícticas 8 son triploides, 5 tetraploides, 2 pentaploides, 2 hexaploides y 1 octoploide; además 1 forma resultó ser aneuploide ($4x + 1$). Las tres "especies" más conocidas en nuestra zona son apomictos, a saber: *Verbena bonariensis* L., *V. littoralis* H.B.K. y *V. montevidensis* Spreng. Sin duda los apomictos en *Verbena* se reproducen ocasionalmente en forma sexual, hibridándose con otros apomictos o con especies puras; ello está indicado por la gran cantidad de formas halladas sobre el nivel diploide (particularmente triploides), las que en su mayor parte son apomícticas. Uno de los apomictos estudiados en el trabajo presente (54.3) es un hexaploide que se originó espontáneamente (véase Schnack y Covas, 1949) por hibridación entre otros dos que corresponden a los números 54.1 y 55.101 indicados en este trabajo; el primero es un triploide originario de Anizacate (Prov. de Córdoba, Rep. Argentina) y el segundo es *V. rigida* ($6x = 42$). También resultó hexaploide 54.3, originándose presumiblemente por la fertilización de una oósfera no reducida de la forma materna triploide con polen reducido ($3x$) de *V. rigida*. Dicho híbrido $6x$ se ha mantenido uniforme desde entonces, multiplicándolo por semilla. Por otra parte, descubrimos un híbrido originado de semillas cosechadas sobre plantas de la entidad sexual registrada bajo el número 54.22. y por las características morfológicas de dicho híbrido la forma paterna fué otra entidad sexual, que está registrada bajo el número 54.23. Ambas formas paternas son octoploides, siendo el híbrido completamente estéril. Ello indicaría que para la producción de nuevas formas apomícticas en el género *Verbena*, uno (o ambos) de los progenitores debe ser también apomíctico.

La paulatina formación de apomictos mediante hibridación acompañada por poliploidía ha producido una gran cantidad de formas intermedias en el género *Verbena*, integrantes de un complejo agámico que no es fácil de estudiar sistemáticamente, sobre todo cuando se utiliza material de herbario. Por ejemplo, dentro de nuestro material hubo una serie de formas que serían clasificadas, si se utilizara material de herbario, dentro de *V. littoralis*, por responder aproximadamente al tipo morfológico de dicha entidad. Sin embargo, al determinar sus números cromosómicos se encuentra que ellos varían entre $2x$, $4x$, $5x$ y $8x$. Por otra parte, cuando estas entidades son cultivadas y se observan sus características morfológicas en material vivo, se aprecian con mayor facilidad sus diferencias morfológicas.

El polimorfismo relativamente grande del género *Verbena* sería

causado principalmente por la continua producción de nuevas entidades apomícticas mediante los procesos mencionados; constituiría además un factor importantísimo en la amplia difusión que dicho género tiene en el continente americano. Para este caso particular ello apoyaría la opinión de Gustafsson (1947) sobre el papel de las microespecies agamospérmicas en la evolución. Para citar sus propias palabras, "las microespecies agamospérmicas no implican necesariamente estructuras muertas. Muchas son altamente agresivas, debido parcialmente a vigor híbrido y superioridad poliploide, pero parcialmente también a una continua diferenciación en variantes ecológicas que mantienen el vigor híbrido y son completamente fértiles en su producción de semillas. La compleja heterocigosis no se pierde por fertilización y segregación. Por el contrario, hay una considerable diferenciación".

La elevada proporción de apomictos es una condición dentro del género *Verbena* que no hemos encontrado dentro del género *Glandularia*. Ello constituye otra importante diferencia en la modalidad de la variación de ambos géneros, y junto con otras diferencias ya estudiadas (véase Schnack y Covas, 1944 y 1946), es un firme argumento en apoyo de su separación.

Resumen. — En el trabajo presente se informan las observaciones citológicas y morfológicas realizadas sobre entidades del género *Verbena*. Estas entidades son en su mayor parte apomícticas. Se llega a la conclusión de que la apomixia ha jugado un papel importante en la evolución de este género.

Abstract. In this paper are reported the cytological and morphological observations made on entities of the genus *Verbena*. These entities are mainly apomictic. We conclude that apomixis has played an important part in the evolution of this genus.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- GUSTAFSSON, A. *Apomixis in higher plants. III. Byotype and species formation.* Lunds Univ. Arsskr., 44 (2) : 183-370. 1947.
- SCHNACK, P. Y G. COVAS. *Nota sobre la validez del género Glandularia (Verbenáceas).* Darwiniana, 6 (3) : 469-476. 1944.
- *Nota taxonómica sobre el género Glandularia (Verbenáceas).* Bol. Soc. Arg. de Botánica, 1 (4) : 282-284. 1946.
- *Estudios cariológicos en Antófitas.* Haumania, 1 (1) : 32-41. 1947.
- *Observaciones citológicas en Verbena spp.* Reunión Vª Aniv. Inst. de Fitotecnica de Castelar : 43-44. 1949.
- SCHNACK, B. Y S. FEHLEISEN. *Observaciones en poliploides del género Glandularia.* Rev. Fac. Agron. La Plata, XXXI (1) : 39-52. 1955.