

Estudios cariotípicos en especies de Gilliesieae Lindl. (Gilliesioideae-Alliaceae) de Chile central

Karyotypic studies in species of Gilliesieae Lindl. (Gilliesioideae-Alliaceae) from central Chile

INELIA ESCOBAR*, EDUARDO RUIZ & CARLOS BAEZA

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

*iescobar@udec.cl

RESUMEN

La tribu Gilliesieae Lindl. es parte del grupo sudamericano de Alliaceae, caracterizada por presentar una alta diversificación floral, desplegando diferentes grados de simetría bilateral, variación del número de tépalos y estambres, y presencia de apéndices florales, con altos niveles de endemismo principalmente en la zona del clima mediterráneo de Chile central. Desde el punto de vista citológico, sólo se conoce la dotación cromosómica de tres especies. Este estudio presenta el cariotipo de 10 especies representantes de los géneros *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia*, *Miersia*, *Solaria* y *Speea*. Se indican los primeros reportes para 7 taxones: *Ancrumia cuspidata*, *Gilliesia graminea*, *G. montana*, *Miersia minor*, *M. leporina*, *M. tenuiseta* y *Speea humilis*. Se observan tres set cromosómicos, *Miersia spp.* y *Speea* $2n=12$ (10 m+2t), *M. chilensis* $2n=20$ (2m+18t) y *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia* y *Solaria* $2n=14$ (4m+4sm+6t). Las especies estudiadas muestran cariotipos diploides, con largos cromosomas de hasta 22 μm , frecuentemente del tipo metacéntrico y telocéntrico y un conservado número fundamental (NF=11). Los resultados sugieren que translocaciones Robertsonianas podrían jugar un rol importante en la evolución del cariotipo en la tribu y subfamilia.

PALABRAS CLAVE: Cariotipos, número cromosómico, translocaciones Robertsonianas, fisiones céntricas, endemismo.

ABSTRACT

The tribe Gilliesieae Lindl. belong to the South American group of Alliaceae, is characterized by high floral diversification, displaying different degree of bilateral symmetry, varied number of tepals and stamens and floral appendages, with high levels of endemism mainly in the Mediterranean climate zone of central Chile. Cytologically chromosome numbers only of three species are known. In the present study, the karyotype of ten species corresponding to the genera *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia*, *Miersia*, *Solaria* and *Speea*, are documented. First reports are provided for seven taxa: *Ancrumia cuspidata*, *Gilliesia graminea*, *G. montana*, *Miersia minor*, *M. leporina*, *M. tenuiseta* and *Speea humilis*. Three chromosomal sets are observed, *Miersia spp.* and *Speea* with $2n=12$ (10m+2t), *M. chilensis* with $2n=20$ (2m+18t) and *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia* and *Solaria* with $2n=14$ (4m+4sm+6t). The studied species are diploid and showed large chromosomes, some of them larger than 22 μm , frequently metacentric or telocentric, and with a conserved fundamental number (FN=11). The results suggest that Robertsonian exchanges could play a major role in the evolution of the tribe and subfamily.

KEYWORDS: Karyotypes, chromosome number, Robertsonian exchanges, centric fission, endemism.

INTRODUCCION

Los representantes sudamericanos de Alliaceae Borkh se encuentran reunidos en la subfamilia Gilliesioideae (Lindl.) Arn., la cual a su vez está formada por dos tribus, una ampliamente diversificada y distribuida en la región, reconocida informalmente como tribu Ipheieae, que comprende los géneros *Nothoscordum* Kunth, *Ipheion* Raf.,

Tristagma Poepp., *Leucocoryne* Lindl., *Zoellnerallium* Crosa y la tribu Gilliesieae Lindl. mayormente diversa en Chile central, y que comprende los géneros *Gethyum* Phil., *Gilliesia* Lindl., *Miersia* Lindl., *Speea* Loes., *Solaria* Phil. *Trichlora* Baker y *Schickendanziella* Speg., que reúnen entre 9 y 24 especies dependiendo del autor (Fay & Chase 1996, Rahn 1998, Muñoz 2000, Ravenna 2000 a-c, 2005 a-b, Souza *et al.* 2010). Gilliesieae es una tribu de geófitas

bulbosas, diferenciada del resto de los representantes de la familia por sus variados grados de simetría floral bilateral, variación en el número de tépalos y estambres, y novedosos apéndices florales (Rudall *et al.* 2002). Esta se distribuye principalmente en la zona del clima mediterráneo de Chile (30°-36° S), área considerada dentro del hotspot de biodiversidad chileno, pero también con algunos representantes en Argentina, Perú y Bolivia (Myers *et al.* 2000, Arroyo *et al.* 2004, Fay & Hall 2007, Escobar *et al.* 2010, Negritto *et al.* 2010).

A diferencia del amplio conocimiento citológico que se tiene del resto de los representantes de la subfamilia (Crosa 1972, 1975, 1981, 1988, Araneda *et al.* 2004, Salas & Manzur 2004, Meric & Dane 2005, Souza *et al.* 2009, Souza *et al.* 2010), estudios citológicos en los representantes de Gilliesieae son escasos y sólo han provisto información acerca de la dotación cromosómica de tres especies. Cave & Bradley (1943) señalaron el número diploide, $2n=20$ y 21 para *Miersia chilensis* Lindl., posteriormente Goldblatt (1976) confirmó el $2n=20$ para esta misma especie, con un par metacéntrico y nueve pares de cromosomas telocéntricos, sin embargo, Del Poso & Zöllner (1976) indican un número cromosómico $2n=12$ para esta misma especie. En *Gethyum atropurpureum* Phil., el número cromosómico es $2n=14$, con 2 pares metacéntricos y 3 pares telocéntricos (Goldblatt 1976), y en *Solaria attenuata* Ravenna (sinonimizada bajo *Solaria miersioides* Phil. por Muñoz, 2000) $2n=14$, con 2 pares submetacéntricos, 3 pares subteloecéntricos y 2 pares acrocéntricos (Ravenna 1967, Rahn 1998).

El número cromosómico es una útil herramienta en sistemática, dado la simplicidad para obtener información substancial acerca del genoma de una especie, sin embargo sólo tienen implicancias en la filogenia y evolución del cariotipo la variación de éste por procesos de dispoloidía y poliploidía (Guerra 2000, 2008). En este contexto los reordenamientos estructurales (ej. translocaciones Robertsonianas) y la duplicación o multiplicación de un complemento cromosómico completo constituyen importantes procesos. Por lo cual, la incorporación de evidencia citológica resulta fundamental para esclarecer las relaciones filogenéticas dentro de la tribu y subfamilia.

Frecuentemente, un conservado número fundamental (NF) junto a la presencia de cromosomas metacéntricos y telocéntricos, sugieren procesos de reorganización Robertsoniana entre los diferentes cariotipos, donde cambios en el número cromosómico son generados por fusión o fisión de cromosomas (Duncan & MacLeod 1950, Cox *et al.* 1998, Tamura 1995, Pires *et al.* 2006). Tamura (1995) señaló que rearrreglos Robertsonianos ocurren en Alliaceae *s.l.*, siendo reconocido *Nothoscordum* como un clásico ejemplo de evolución cariotípica, con un cariotipo bimodal originado por fusiones y fisiones céntricas, exhibiendo cromosomas metacéntricos con una longitud equivalente a la suma de dos telocéntricos (Jones 1998, Pires *et al.* 2006, Souza *et al.*

2009). A su vez en Gilliesieae, Goldblatt (1976) señala que los cariotipos de *Miersia chilensis* y *Gethyum atropurpureum* responden claramente a este tipo de procesos, postulando que la dirección del cambio cromosómico en estas dos especies relacionadas haya sido a la fusión de cromosomas y por ende disminución en el número de éstos. De este modo, *G. atropurpureum* con cromosomas metacéntricos y telocéntricos y morfológicamente con sólo tres estambres sería más especializado que los representantes de *M. chilensis*, la cual presenta mayoritariamente cromosomas telocéntricos y seis estambres Goldblatt (1976).

En el presente trabajo se estudió el cariotipo para 10 especies de la tribu Gilliesieae que crecen en Chile central, con el objetivo de determinar la dotación cromosómica y proveer información cariológica que ayude a inferir la evolución cromosómica del grupo y esclarecer las relaciones de parentesco en el contexto de recientes investigaciones filogenéticas (Escobar 2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL

Se estudiaron 70 individuos de 17 poblaciones correspondientes a 10 de las 17 especies actualmente reconocidas para la tribu (Escobar 2012), representando a todos los géneros que crecen en Chile (Tabla I). Los bulbos fueron cultivados en el invernadero del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción y el material de referencia depositado en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC), acrónimos *sensu* Holmgren *et al.* (1990).

OBTENCIÓN DE CARIOTIPOS

Se extrajo puntas de raíces (8-10 mm de longitud), las que fueron pre-tratadas en una solución 2 mM de 8-hidroxiquinoleína durante 24 h a 4°C, para una posterior fijación del material en una solución de etanol-ácido acético (3:1) a 4°C. Posteriormente, se realizó una hidrólisis ácida con HCl 0,5 N durante 25 minutos a 45°C, lavando posteriormente reiteradas veces con agua destilada, finalmente, se tiñó el ápice de la raíz con una gota de orceína acética al 1% para el posterior aplastado (Baeza *et al.* 2000, con modificaciones). El conteo e interpretación de los cromosomas se realizó usando un microscopio Axioskop Zeiss con cámara fotográfica incluida. Se consideró un mínimo de 10 placas metafásicas por especie, incluyendo entre 4 y 12 individuos, dependiendo de la disponibilidad de material. Los cromosomas fueron medidos con el programa MicroMeasure 3.3 (Reeves 2001) y clasificados de acuerdo a la nomenclatura propuesta por Levan *et al.*, (1964), designados por la posición del centrómero: 1.0-1.7 (metacéntrico: m), 1.7-3.0 (submetacéntrico; sm), 3.0-7.0 (subtelocéntrico: st) y 7.0-∞ (telocéntrico: t).

TABLA I. Especies de Gilliesieae Lindl. citológicamente estudiadas y localidades de recolección del material vegetal. Al final de cada localidad se señala la identificación de las poblaciones.

TABLE I. Species cytologically studied of Gilliesieae Lindl. and locations of collection of plant material. At the end of each location indicates the population identification.

ESPECIES ESTUDIADAS	ORIGEN DEL MATERIAL ESTUDIADO
<i>Ancrumia cuspidata</i> Baker	-Región de Coquimbo. Prov. Limarí. Parque Nacional Fray Jorge, cerca de la administración. 256 m. 30°39'S 71°40'W. 7-IX-2006. I. Escobar, A. Marticorena, M. Negritto & E. Ruiz 12 (CONC). Pobl.12.
<i>Gethyum atropurpureum</i> Phil.	-Región Metropolitana. Prov. Santiago. Peñalolén. Quebrada Nido de Águila. 1132 m. 33°28'33,6"S 70°30'03,5"W. 19-VIII-2007. I. Escobar 44 & N. García (CONC). Pobl. 44.
<i>Gilliesia graminea</i> Lindl.	-Región de Valparaíso. Prov. Quillota. Parque Nacional La Campana, sector Palmas de Ocoa. 435 m. 32°56'N 71°04'W. 10-IX-2006. I. Escobar, A. Marticorena, M. Negritto & E. Ruiz 18 (CONC). Pobl. 18. -Región Metropolitana. Prov. Melipilla. Alhué, camino al cerro Talamí, cercano a la estación de electricidad. 600 m. 34°06'S 71°00'W. 06-IX-2007. I. Escobar 94 (CONC). Pobl. 94.
<i>Gilliesia montana</i> Poepp.	-Región del Maule. Prov. Cauquenes. Reserva Nacional Los Ruiles de Empedrado. 350 m. 35°37'41"S 72°20'36"W. 31-VIII-2007. I. Escobar 56 (CONC). Pobl. 56.
<i>Miersia chilensis</i> Lindl.	-Región Metropolitana. Prov. Melipilla. Alhué, camino al cerro Talamí, interior estación de electricidad. 600 m. 34°06'S 71°00'W. 06-IX-2007. I. Escobar 95 (CONC). Pobl. 95. -Región del Libertador Gral. Bernardo O'Higgins. Prov. Cardenal Caro. Camino entre Paredones y San Pedro de Alcántara, bajo palmas. 100 m. 34°41'57"S 71°52'44"W. 03-IX-2007. I. Escobar 74 (CONC). Pobl. 74. -Región del Maule. Prov. Talca. Entrada a la Reserva Nacional Los Ruiles de Empedrado, camino forestal, portón El Fin P1 y 2-P6. 380 m. 35°37'27,7"S 72°20'26,3"W. 31-VIII-2007. I. Escobar 49, 50, 52 (CONC). Pobl. 50. -Región del Maule. Prov. Talca. Cruce de Gualleco a Curepto, Llongocura Alto. 200 m. 35°09'57"S 71°58'19"W. 01-IX-2007. I. Escobar 67 (CONC). Pobl. 67.
<i>Miersia leporina</i> Ravenna	-Región de Valparaíso. Prov. Quillota. La Campana, por Ocoa, camino hacia la cascada, cerca del mirador. 535 m. 32°56'S 71°04'W. 9-IX-2006. I. Escobar, A. Marticorena, M. Negritto & E. Ruiz 23 (CONC). Pobl. 23.
<i>Miersia minor</i> Kunth	-Región del Libertador Gral. Bernardo O'Higgins. Prov. Cardenal Caro. Tanumé Alto, Centro Experimental Tanumé, sector Los Quillayes, Cerro Cruz de Los Muertos, sendero a Quebrada Honda. 220 m. 34°11'02,8"S 71°53'53"W. 03-IX-2007. I. Escobar 75 (CONC). Pobl. 75. -Región del Biobío. Prov. Ñuble. Cerro Cayumanque, camino a las antenas de la cumbre, ladera camino lateral. 600 m. 36°41'S 72°30'W. 31-VII-2007. I. Escobar 40 (CONC). Pobl. 40.
<i>Miersia tenuisetata</i> Ravenna	-Región de Valparaíso. Prov. Quillota, Parque Nacional La Campana, por Olmué, orilla del riachuelo. 32°58'S 71°07'W. 10-IX-2006. I. Escobar, A. Marticorena, M. Negritto & E. Ruiz 27, 33 (CONC). Pobl. 33. -Región Metropolitana. Prov. Melipilla. El Paico Alto, cerro. 400 m. 33°38'31"S 71°02'56"W. 07-IX-2007. I. Escobar 101, 104,105 (CONC). Pobl. 105.
<i>Solaria. miersioides</i> Phil.	-Región del Maule. Prov. Talca, sector Los Álamos-Cipreses, bajo bosque de <i>Nothofagus obliqua</i> y <i>N. dombeyi</i> . 1000 m. 35°48'40"S 70°48'57,5"W. 18-X-2007. I. Escobar 137 (CONC). Pobl. 137.
<i>Speea humilis</i> (Phil.) Loes. ex K. Krause	-Región de Valparaíso. Prov. Quillota, Parque Nacional La Campana, por Olmué, bajo bosque de <i>Nothofagus macrocarpa</i> . 839 m. 32°58'31'57"S 71°06'46,86"W 10-IX-2006. I. Escobar, A. Marticorena, M. Negritto & E. Ruiz 30 (CONC). Pobl. 30. -Región Metropolitana. Prov. Chacabuco, Lampa, fundo Altos de Chicauma, sector Los Ganaderos bajo <i>Nothofagus macrocarpa</i> . 1000 m. 33°11'48,6"S 70°56'33,9"W. 10-IX-2007. I. Escobar 127,128 (CONC). Pobl. 128.

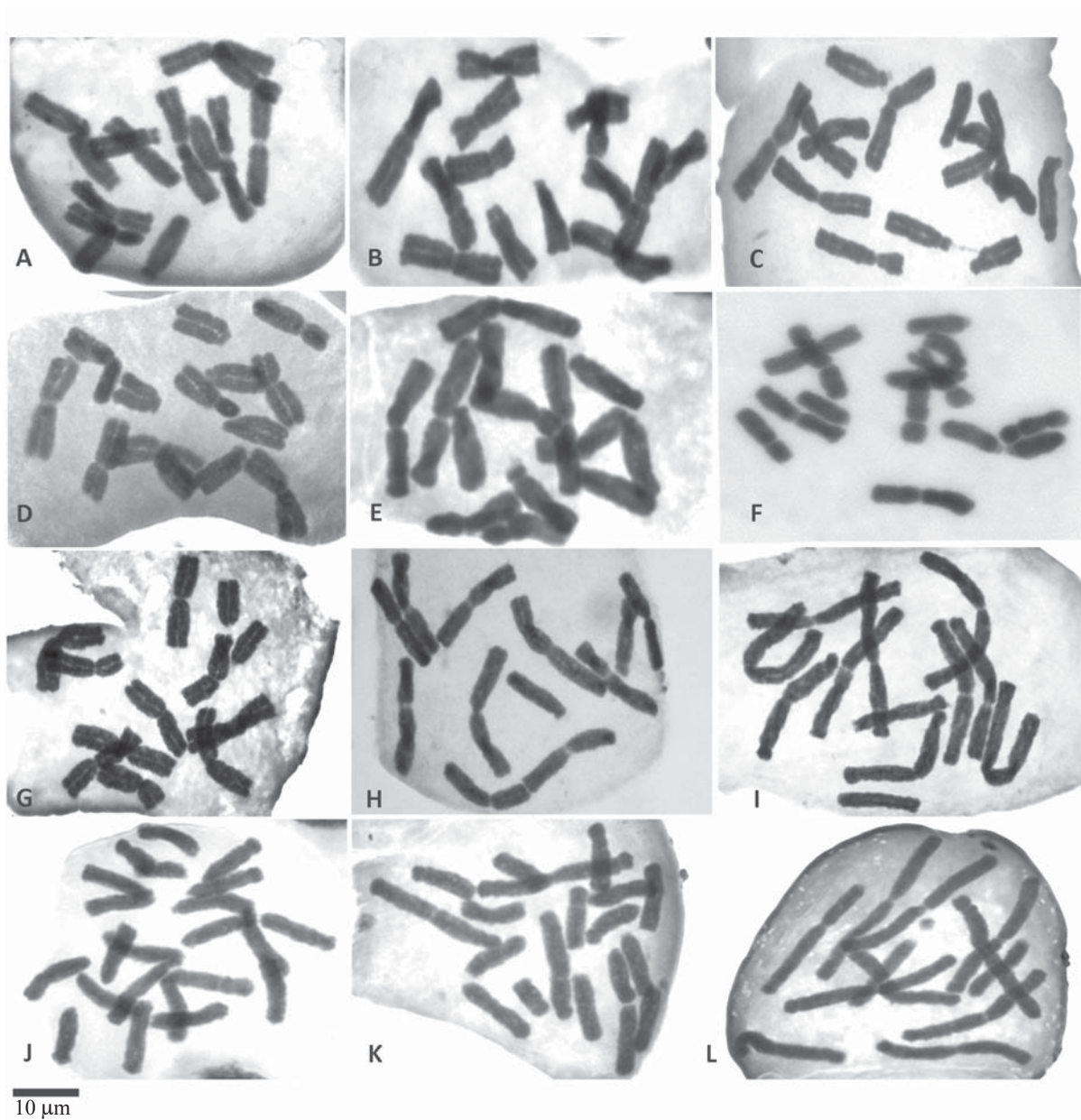


FIGURA 1. Chromosomas mitóticos de las especies de Gilliesieae estudiadas. A. *Ancrumia cuspidata*, B. *Gethyum atropurpureum*, C-D. *Gilliesia graminea*, E. *G. montana*, F. *Solaria miersioides* (fotografía de LGR Souza), G. *Miersia tenuiseta*, H. *M. leporina*, I. *Speea humilis*, J-K. *M. chilensis*, L. *M. minor*. Escala=10 μm.

FIGURE 1. Mitotic metaphases of studied Gilliesieae species. A. *Ancrumia cuspidata*, B. *Gethyum atropurpureum*, C-D. *Gilliesia graminea*, E. *G. montana*, F. *Solaria miersioides* (by LGR Souza), G. *Miersia tenuiseta*, H. *M. leporina*, I. *Speea humilis*, J-K. *M. chilensis*, L. *M. minor*. Bars=10 μm.

ANÁLISIS DE LOS CARIOTIPOS

Para cada población se analizó el número, morfología y tamaño de los cromosomas (LT). Se determinó el índice de asimetría del cariotipo (As K%) descrito por Arano (1963) y Arano & Saito (1980), expresado como la razón entre la sumatoria de la longitud de los brazos largos de cromosomas individuales y la longitud haploide total del complemento

cromosómico. Se estimó el valor R (razón de la longitud relativa del par de cromosoma más largo dividido por el par más corto en el set cromosomal). Para una mejor comparación de los cariotipos se calculó la longitud total del complemento haploide (LTC, μm). Representaciones gráficas y procesamiento de imágenes fueron realizadas con el programa Paint Shop Pro 7.

RESULTADOS

La fórmula cariotípica, número cromosómico y tamaño de los cromosomas señalados en el presente estudio corresponden a los primeros reportes para siete representantes de la tribu: *Ancrumia cuspidata* Baker, *Gilliesia graminea* Lindl., *G. montana* Poepp., *Miersia minor* Kunth, *M. leporina* Ravenna, *M. tenuiseta* Ravenna y *Speea humilis* (Phil.) Loes. ex K. Krause (Tabla II, Fig. 2). En las placas analizadas, correspondientes a las especies con más de una población, *Gilliesia graminea* (2), *Miersia chilensis* (4), *M. minor* (2), *M. tenuiseta* (2), *Speea humilis* (2) no se observaron diferencias cariotípicas intraespecíficas.

El análisis del cariotipo en la tribu reveló tres complementos cromosómicos diferentes $2n=12$ ($10m+2t$), $2n=14$ ($4m+4sm+6t$) y $2n=20$ ($2m+18t$), todos con el mismo número fundamental, $NF=11$ y grandes cromosomas ($5-22 \mu m$) variando su morfología entre metacéntricos, submetacéntricos y telocéntricos (Tabla II, Fig. 1-3). Las especies estudiadas de *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia* y *Solaria* presentan un número diploide $2n=14$, con un cariotipo formado por dos pares de cromosomas metacéntricos, dos pares submetacéntricos y tres pares telocéntricos. El índice de asimetría (As K%) varió de 68 a 72,5% y la longitud cromosómica desde 5 a 14 μm (Fig. 3). Por otro lado, las

especies de *Miersia* (con excepción de *M. chilensis*) y *Speea*, presentan un $2n=12$, con un cariotipo formado por largos cromosomas, con cinco pares metacéntricos de entre 13 y 22 μm de longitud y dos pares telocéntricos, de 6,5 a 12 μm y valores de As K%, entre 57,8 y 58,5. Adicionalmente, fue posible observar en algunas placas metafásicas de *M. minor* un pequeño satélite. El número cromosómico para *Miersia chilensis* es de $2n=20$, con un cariotipo bimodal altamente asimétrico (As K% 83,2), con un par de cromosomas metacéntricos de 20 μm y nueve pares telocéntricos, de entre 6 y 12 μm (Fig. 3).

En *Ancrumia cuspidata*, *Gethumatropurpureum*, *Gilliesia graminea*, *G. montana* y *Solaria miersioides*, se observa una alta similitud del tamaño relativo de sus brazos cortos y largos para los tres tipos de cromosomas encontrados, sin embargo en *Ancrumia cuspidata* el par III muestra variación entre metacéntrico y submetacéntrico (Fig. 1 A, 2, 3), de acuerdo a la clasificación propuesta por Levan *et al.* (1964). Además, la longitud de cada par cromosómico difiere muy poco entre las especies mencionadas (Fig. 2, 3), variando la longitud del complemento cromosómico haploide de 56,5 a 68,5 μm , siendo *Ancrumia cuspidata* el taxón con los cromosomas de mayor longitud (Tabla II). En los representantes de *Miersia* spp. y *Speea*, la longitud del complemento cromosómico haploide varía de 86,5 a 104 μm .

Tabla II. Características del cariotipo de las diez especies de Gilliesieae Lindl. estudiadas. Número diploide (2n), fórmula cariotípica de acuerdo a Levan *et al.* (1964). As K%= índice de asimetría del cariotipo (Arano 1963, Arano & Saito 1980), valor R= razón del par de cromosomas más largo/ par más corto, LTC (μm)= longitud total de los cromosomas haploides. *= Primer reporte.

TABLE II. Karyotype characteristics from ten studied species of Gilliesieae Lindl. Diploid number (2n), karyotype formula according to Levan *et al.* (1964), As K%= karyotype asymmetry index (Arano 1963, Arano & Saito 1980), R= ratio longest pair of chromosome/shortest pair, LTC (μm)= total haploid chromosome length. *= first record.

ESPECIES	2n	FÓRMULA CARIOTÍPICA	As K%	VALOR R	LTC (μm)
<i>Ancrumia cuspidata</i> *	14	4m+4sm+6t	68,0	2,1	68,5
<i>Gethyum atropurpureum</i>	14	4m+4sm+6t	69,6	2,0	62,0
<i>Solaria miersioides</i>	14	4m+4sm+6t	68,0	2,2	56,5
<i>Gilliesia graminea</i> *	14	4m+4sm+6t	72,5	2,0	65,5
<i>Gilliesia montana</i> *	14	4m+4sm+6t	69,4	2,1	57,5
<i>Miersia chilensis</i>	20	2m+18t	83,2	3,1	104
<i>Miersia tenuiseta</i> *	12	10m+2t	58,2	2,3	102
<i>Miersia minor</i> *	12	10m+2t	57,8	2,2	86,5
<i>Miersia leporina</i> *	12	10m+2t	58,5	1,9	99,0
<i>Speea humilis</i> *	12	10m+2t	57,9	2,0	86,5



FIGURA 2. Cariotipos de *Ancrumia cuspidata*, *Gilliesia graminea*, *G. montana*, *Miersia leporina*, *M. minor*, *M. tenuiseta* y *Speea humilis*. Los cromosomas se han ordenado de acuerdo a su tamaño decreciente. Escala=10 μm.

FIGURE 2. Karyotypes of *Ancrumia cuspidata*, *Gilliesia graminea*, *G. montana*, *Miersia leporina*, *M. minor*, *M. tenuiseta* y *Speea humilis*. Chromosomes were ordered by decreasing size. Bars=10 μm.



FIGURA 3. Parte 1.

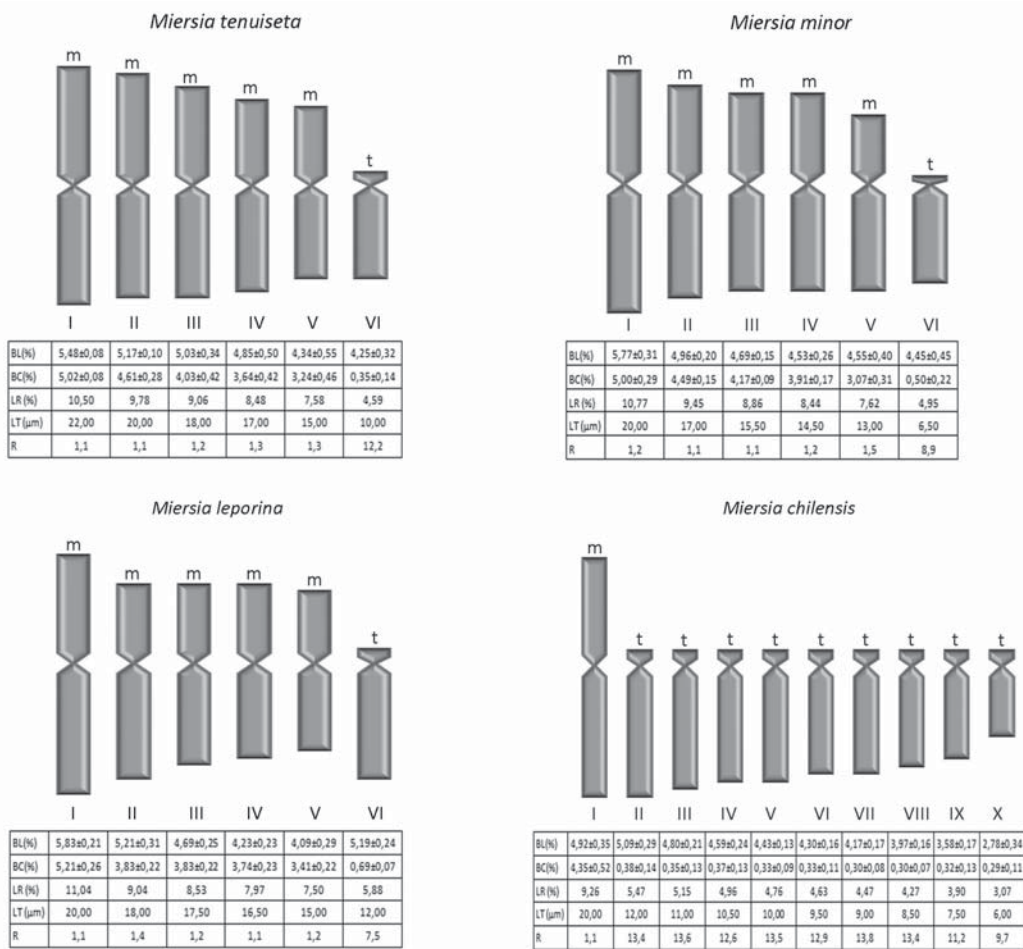


FIGURA 3. Parte 2.

FIGURA 3. Idiogramas de los complementos cromosómicos haploides de las especies de Gilliesieae, mostrando las longitudes promedio calculadas como porcentajes (BL, brazo largo; BC, brazo corto y LR, largo relativo), longitud total del cromosoma (LT, µm) y razón cromosómica (R=brazo largo/brazo corto).

FIGURE 3. Idiogram of the haploid chromosomes complement of Gilliesieae species, showing measurements calculated as percent (BL, long arm; BC, short arm and LR, relative length), total chromosome length (LT, µm) and chromosome arm ratios (R= long /short arm).

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio representan los primeros reportes sobre el cariotipo para la mayoría de las especies de la tribu Gilliesieae que crecen en Chile, constituyendo la información cariotípica más completa para el grupo (Fig. 2). Nuestros resultados son plenamente congruentes con los de Goldblatt (1976) para *Miersia chilensis*, reconociéndose un número cromosómico 2n=20, con sólo 2 metacéntricos y los restantes telocéntricos, por lo cual el 2n=12 señalado por Del Poso & Zöllner (1976) para esta misma especie podría

corresponder a un error en la determinación del material estudiado, pudiendo tratarse de *M. tenuiseta*, dado que ambas especies coexisten y han sido consideradas sinónimos (Muñoz 2000, Escobar *et al.* 2010, Escobar 2012), y sobre la base de nuestros resultados presenta la misma dotación cromosómica. Sin embargo, nuestros resultados difieren parcialmente de los señalados para *Solaria miersioides* (*Solaria attenuata*, Ravenna 1967) y *Gethyum atropurpureum*. Ravenna (1967) señala, para *Solaria miersioides*, un complemento cromosómico con 4 submetacéntricos, 6 subtlocéntricos y 4 telocéntricos, contrariamente a lo observado en este estudio

donde se muestran 4 metacéntricos, 4 submetacéntricos y 6 telocéntricos. Por otro lado, Goldblatt (1976) indica 8 cromosomas metacéntricos en *G. atropurpureum*, sin embargo, en el presente estudio corresponden a 4 metacéntricos y 4 submetacéntricos. Tales diferencias estarían dadas por la interpretación del tipo de cromosomas.

La variación del número cromosómico, debido a poliploidía y disiploidía, tiene clara repercusión en la filogenia y evolución del cariotipo (Guerra 2000, 2008). Mecanismos de ambas vías han sido señalados en Alliaceae, siendo común la presencia de cariotipos bimodales originados por translocaciones Robertsonianas y variados grados de ploidía (Crosa 1988, Tamura 1995, Jones 1998, Fritsch & Friesen 2002, Pires *et al.* 2006, Souza *et al.* 2009, Souza *et al.* 2010, Leitch *et al.* 2010). Sin embargo en Gilliesieae no se observó poliploidía interpoblacional o interespecífica.

Desde un punto de vista filogenético, la estrecha relación entre *Gilliesia graminea* y *Gethyum atropurpureum* (Fay & Chase 1996, Meerow *et al.* 1999, Fay *et al.* 2006, Escobar 2012), es apoyada por nuestros resultados, dado que ambas especies presentan la misma dotación cromosómica, por lo cual se trataría de especies evolutivamente muy relacionadas.

El tipo de cromosomas y el conservado número fundamental (NF=11), observado en las especies de Gilliesieae estudiadas, sugiere una evolución del cariotipo por este tipo de procesos, coincidiendo con la propuesta de Goldblatt (1976), sin embargo, contrariamente a lo propuesto por este autor, y en consideración de recientes estudios filogenéticos (Escobar 2012), nuestros resultados sugieren que la tendencia sería a aumentar el número cromosómico, por procesos de sucesivas fisiones céntricas, desde un $2n=12$ observado en *Speea* y *Miersia* a un $2n=14$ en *Gilliesia*, *Ancrumia*, *Gethyum* y *Solaria* y $2n=20$ en *Miersia chilensis*. En este contexto, los números cromosómicos señalados caracterizan los dos principales clados observados dentro de Gilliesieae (Escobar 2012). Un clado conformado por especies de *Ancrumia*, *Gethyum*, *Gilliesia* y *Solaria* con un número cromosómico $2n=14$ y presencia de tres tipos de cromosomas, caracterizado desde el punto de vista floral por una marcada simetría bilateral dada por la reducción del número de estambres (2-3) y tépalos (en *Gilliesia*), y un segundo clado formado por especies de *Miersia* y *Speea*, con características florales ampliamente presentes en la familia (flores con 6 tépalos, 6 estambres y simetría levemente bilateral) y un número cromosómico $2n=12$, con cromosomas mayoritariamente metacéntricos, como en representantes de la sudafricana subfamilia Tulbaghioideae (Vosa 2000), excepto por *Miersia chilensis*. Tal situación observada en *M. chilensis*, con características florales típicas de la familia y un mayor número cromosómico ($2n=20$), con un cariotipo altamente asimétrico dominado por cromosomas telocéntricos, parece no ser exclusiva de la tribu, ya que ocurre también en

representantes de la tribu hermana. Dentro de Ipheieae, *Ipheion* y *Zoellnerallium*, afin morfológicamente a *Nothoscordum* (6 tépalos y 6 estambres), poseen un mayor número cromosómico, $2n=20$ y 14, respectivamente, con cromosomas predominantemente del tipo telocéntrico y mayores índices de asimetría (Crosa 2004, Souza *et al.* 2009, Souza *et al.* 2010).

Si bien la ocurrencia de translocaciones Robertsonianas parecen ser las responsables de la variación cariotípica dentro de Gilliesieae, futuros estudios que incluyan técnicas de bandeado cromosómico e hibridación podrían corroborar esta hipótesis, considerando aún más, que análisis de hibridación de sitios de bandas heterocromáticas y DNAr han contribuido a la circunscripción taxonómica y al entendimiento de variaciones cromosómicas en representantes de Ipheieae (Souza *et al.* 2009, Souza *et al.* 2010). La ocurrencia de translocaciones Robertsonianas parece común en los representantes sudamericanos de Alliaceae, a diferencia de lo señalado para las otras dos subfamilias (Fritsch & Friesen 2002, Vosa 2000).

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias a varias personas, quienes otorgaron apoyo logístico en terreno e intercambios de información, entre ellos los investigadores Patricio Peñailillo, Nicolás García, Luiz Gustavo Rodrigues Souza y Orfeo Crosa. A los proyectos Flora de Chile, DIUC 208.111.049-1.0 y Beca CONICYT para estudios de postgrado y de apoyo a la realización de tesis doctoral.

BIBLIOGRAFÍA

- ARANO, H. 1963. Cytological studies in subfamily Carduoideae (Compositae) of Japan. IX. The karyotype analysis and phylogenetic considerations on *Pertya* and *Ainsliaea*. Botanical Magazine Tokyo 76: 32-39.
- ARANO, H. & H. SAITO. 1980. Cytological studies in family Umbelliferae 5. Karyotypes of seven species in subtribe Seselinae. La Kromosomo 2: 471-480.
- ARANEDA, L., SALAS, P. & L. MANSUR. 2004. Chromosome numbers in the Chilean Endemic Genus *Leucocoryne*. Journal of the American Society for Horticultural Science 129(1): 77-80.
- ARROYO, M.T.K., P. MARQUET, C. MARTICORENA, J. SIMONETHI, L. CAVIERES, F.A. SQUEO & R. ROZZI. 2004. Chilean winter rainfall-valdivian forests. In: R.A. Mittermeier, P. Robles Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C. Goettsch, J. Lamoreux & G.A.B. da Fonseca (eds). Hotspots Revisited. pp. 99-103. CEMEX, México.
- BAEZA, C., J. GRAU, M. VOSYKA, T. STUESSY & H. WEISS. 2000. Recuentos cromosómicos en especies de *Hypochaeris* L. de Chile. Gayana Botánica 57(1):105-106.
- CAVE, M.S. & M.V. BRADLEY. 1943. Alteration of chromosome

- number in *Miersia chilensis*. American Journal of Botany 30(2): 142-149.
- COX, A.V., G.J. ABDELNOUR, M.D. BENNETT & I.J. LEITCH. 1998. Genome size and karyotype evolution in the Slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae). American Journal of Botany 85(5): 681-687.
- CROSA, O. 1972. Estudios cariológicos en el género *Nothoscordum* (Liliaceae). Boletín de Investigación, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo. 122: 3-8.
- CROSA, O. 1975. Las especies unifloras del género *Nothoscordum* Kunth y el género *Ipheion* Rafinesque de la tribu Allieae (Liliaceae). Darwiniana 19: 335-344.
- CROSA, O. 1981. Los cromosomas de cinco especies del género *Tristagma* (Liliaceae). Darwiniana 23: 361-366.
- CROSA, O. 1988. Los cromosomas de nueve especies del género chileno *Leucocoryne* Lindley (Allieae-Alliaceae). Boletín de Investigación, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo. 17:1-12.
- CROSA, O. 2004. Segunda especie y justificación del género *Zoellnerallium* (Alliaceae). Darwiniana 42:165-168.
- DEL POSO, C. & O. ZÖLLNER. 1976. *Miersia chilensis* Lindley. Plant Life 32: 118-120.
- DUNCAN, R.E. & R.A. MACLEOD. 1950. The chromosomes of *Eremantha tessellata*. American Orchid Society Bulletin 19: 137-142.
- ESCOBAR, I. 2012. Sistemática de la tribu Gilliesieae Lindl. (Alliaceae), sobre la base de evidencias morfoanatómicas, citológicas y moleculares. Tesis Doctoral. Universidad de Concepción. Chile.
- ESCOBAR, I., P. NOVOA, E. RUÍZ, M. NEGRITTO & C. BAEZA. 2010. Nuevo hallazgo de *Miersia cornuta* Phil. (Gilliesieae-Alliaceae). Gayana Botánica 67:130-134.
- FAY, M.F. & M. CHASE. 1996. Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. Taxon 45: 441-451.
- FAY, M.F. & T. HALL. 2007. *Gethyum atropurpureum* (Alliaceae). Curtis's Botanical Magazine 24(2): 121-126.
- FAY, M.F., P.J. RUDALL & M.W. CHASE. 2006. Molecular studies of subfamily Gilliesioideae (Alliaceae). Aliso 22: 367-371.
- FRITSCH, R.M. & N. FRIESEN. 2002. Evolution, Domestication and Taxonomy. In: H.D. Rabinowitch & L. Currah (Eds.). *Allium* Crop Science: Recent Advances. pp. 5-30. CABI Publishing.
- GOLDBLATT, P. 1976. New or Noteworthy Chromosome Records in the Angiosperms. Annals of the Missouri Botanical Garden 63(4): 889-895.
- GUERRA, M. 2000. Chromosome number variation and evolution in monocots. In: Monocots: Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne, Australia.
- GUERRA, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotoxicity: concepts and implications. Cytogenetic and Genome Research 120(3-4): 339-350.
- HOLMGREN, P.K., N.H. HOLMGREN & L.C. BARNETT. 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of The World. Edition 8. New York Botanical Garden. New York. USA.
- JONES, K. 1998. Robertsonian fusion and centric fission in karyotype evolution of higher plants. Botanical Review 64: 273-289.
- LEITCH, I.J., J.M. BEAULIEU, M.W. CHASE, A.R. LEITCH & M.F. FAY. 2010. Genome size dynamics and evolution in Monocots. Journal of Botany, Article ID 862516, 18 pp.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201-220.
- MEEROW, A.W., M.F. FAY, CH.L. GUY, LI QIN-BAO, F.Q. ZAMAN & M.W. CHASE. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* and *trnL-F* sequence data. American Journal of Botany 86(9): 1325-1345.
- MERIC, C. & F. DANE. 2005. Determination of ploidy levels in *Ipheion uniflorum* (R. C. Graham) Rafin (Liliaceae). Acta Biologica Hungarica 56(1-2):129-136.
- MUÑOZ, M. 2000. Consideraciones sobre los géneros endémicos de monocotiledóneas de Chile. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile. 343: 16-27.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853- 858.
- NEGRITTO, M.A., E. RUÍZ, S. BECK, I. ESCOBAR & C. BAEZA. 2010. *Schickendantziella trichosepala* (Alliaceae), nueva cita para Bolivia. Gayana Botánica 67(1): 135-137.
- PIRES, J.C, I.J. MAUREIRA, T.J. GIVNISH, K.J. SYTSMAN, O. SEBERG, G. PETERSEN, J.I. DAVIS, D.W. STEVENSON, P.J. RUDALL, M.F. FAY & M.W. CHASE. 2006. Phylogeny, genome size, and chromosome evolution of Asparagales. Aliso 22: 287-304.
- RAHN, K. 1998. Alliaceae. In: K. Kubitzki (ed.). The families and genera of flowering plants. 3: 70-78. Springer, Verlag, Berlin, Germany.
- RAVENNA, P. 1967. Estudios sobre Liliáceas. El género *Solaria*, su presencia en la flora Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 11(2-3): 157-164.
- RAVENNA, P. 2000a. The family Gilliesiaceae. Onira 4(3): 11-14.
- RAVENNA, P. 2000b. Two new *Trichlora* species (Gilliesiaceae) from North Peru. Onira 4(9): 31-32
- RAVENNA, P. 2000c. New or noteworthy *Miersia* species (Gilliesiaceae). Onira 5(7): 31-34.
- RAVENNA, P. 2005a. *Gilliesia dimera* and *G. isopetala* new species from Central Chile (Gilliesiaceae). Onira 9 (16): 60-63.
- RAVENNA, P. 2005b. *Solaria brevicocalita* and *S. curacavina*, two new species of Chilean (Gilliesiaceae). Onira 9(17): 64-67.
- REEVES, A. 2001. MicroMeasure: a new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. Genome 44: 239-443.
- RUDALL, P., R. BATEMAN, M.F. FAY & A. EASTMAN. 2002. Anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. American Journal of Botany 89(12): 1867-1883.
- SALAS, P. & L. MANSUR. 2004. Gene flow between parents with different ploidy levels in a natural population of *Leucocoryne* Lindley. Journal of the American Society for Horticultural Science 129(6): 833-835.
- SOUZA, L.G.R., O. CROSA, H. WINGE & M. GUERRA. 2009. The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): a populational and

- cytomolecular analysis. *Genetics and Molecular Biology* 32: 111-116.
- SOUZA, L.G.R., O. CROSA & M. GUERRA. 2010. Karyological circumscription of *Ipheion* Rafinesque (Gilliesioideae, Alliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 287: 119-127.
- TAMURA, M.N. 1995. A karyological review of the orders Asparagales and Liliales (Monocotyledonae). *Feddes Repertorium* 106: 83-111.
- VOSA, C.G. 2000. A revised cytotaxonomy of the genus *Tulbaghia* (Alliaceae). *Caryologia* 53:83-112.

Recibido: 23.03.12
Aceptado: 18.07.12