

IMPORTANCIA DEL CARIOTIPO EN LA TAXONOMIA Y EVOLUCION DEL
GENERO *CHAETANTHERA* (ASTERACEAE): EVIDENCIAS PRELIMINARES
PARA ESPECIES QUE CRECEN EN CHILE

*TAXONOMIC AND EVOLUTIONARY RELEVANCE OF KARYOTYPE IN GENUS
CHAETANTHERA (ASTERACEAE): PRELIMINARY EVIDENCE
IN CHILEAN SPECIES*

Carlos Baeza, Eduardo Ruiz & María A. Negritto

Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
cbaeza@udec.cl

RESUMEN

El género *Chaetanthera* es exclusivamente sudamericano y comprende cerca de 42 especies. A pesar de ser un género aparentemente bien estudiado desde el punto de vista taxonómico, existen discrepancias con los estudios evolutivos. El trabajo taxonómico más reciente del género es el publicado por Cabrera en 1937, donde se reconocen siete subgéneros sobre la base del hábito y de las características de las brácteas del involucre. Sin embargo, en el único estudio filogenético que existe sobre el género, indican que la mayoría de estos grupos infragenéricos son parafiléticos. En el presente trabajo se dan a conocer las características cariotípicas de *Chaetanthera moenchioides* y se compara esta información con la que se ha obtenido anteriormente para otras cinco especies del género. Además, se discuten los resultados cariotípicos, desde una perspectiva taxonómica y evolutiva. Aunque preliminares, las evidencias cariotípicas son coincidentes con los resultados filogenéticos, corroborando la parafilia del subgénero *Chaetanthera* e indicando que, en general, los cambios tenderían a una disminución en el número de cromosomas. Por otro lado, la longitud del genoma disminuye y la asimetría del cariotipo aumenta en especies que crecen a mayor altitud.

PALABRAS CLAVE: *Chaetanthera*, cariotipo, evolución.

ABSTRACT

Chaetanthera is an exclusively South American genus comprising 42 species approximately. Although being a genus taxonomically well-studied, there are discrepancies with the evolutionary studies that have been made about it. The most recent taxonomic study of *Chaetanthera* was published by Cabrera in 1937 recognizing seven subgenera, based on the habit and involucre bracts characteristics. However, in the only phylogenetic study about the genus, these groups are paraphyletic. In the present work, karyotypical characteristics of *Chaetanthera moenchioides* are given and comparisons with other five species of *Chaetanthera* are done. The results are discussed from taxonomic and evolutionary perspective. Although preliminary, karyotypical evidence is congruent with the phylogenetic results corroborating to *Chaetanthera* as a paraphyletic subgenus and indicating that changes in the karyotype of *Chaetanthera* would occurred with decrease in chromosome number. On the other hand, there could be a decrease of the length of total genome and an increase of asymmetric karyotypes in species that are growing in high altitude.

KEYWORDS: *Chaetanthera*, karyotype, evolution.

INTRODUCCION

El género *Chaetanthera* Ruiz et Pav. (Asteraceae) está constituido por alrededor de 42 especies herbáceas anuales o perennes, nativas de Sudamérica, de las cuales cerca de 20 crecen en Chile (Cabrera 1937, Katinas 1996). Este género presenta

una gran variabilidad morfológica, lo que hace a veces difícil el reconocimiento taxonómico de las especies que lo conforman. El estudio descriptivo más completo sobre *Chaetanthera* corresponde al de Cabrera (1937), quien divide al género en siete subgéneros sobre la base, principalmente, del hábito y de la morfología de las brácteas del involucre. Sin

embargo, estudios cladísticos, basados en caracteres moleculares, concluyen que los subgéneros son grupos no naturales (Hershkovitz *et al.* 2006). La excepción la constituye el subgénero *Egania*, cuyas especies se agrupan en un solo clado y concordantemente con esto, todas estas especies crecen sobre los 3.000 m de altura. Los subgéneros restantes aparecen como parafiléticos. Un grupo de especies muy similares morfológicamente entre sí y que según Cabrera (1937) pertenecen a un mismo subgénero son *C. ciliata* Ruiz et Pav., *C. incana* Poepp. y *C. moenchioides* Less. Sin embargo, en el estudio filogenético de Hershkovitz *et al.* (2006), *C. moenchioides* aparece en un clado muy divergente al de las otras dos especies. *Chaetanthera moenchioides* es una especie que crece hasta los 3.000 m en la Cordillera de los Andes y es una de las especies más ampliamente distribuida en Chile. La amplia variabilidad morfológica y la diversidad de ambientes que ocupan las especies de *Chaetanthera*, también se ve reflejado en la variabilidad del cariotipo que presentan las especies de este género. A pesar de que son pocas las especies que se han estudiado desde esta perspectiva, el número cromosómico ha resultado muy variable entre las especies. Grau (1987) describe para *Chaetanthera glabrata* (DC.) Meigen $2n=28$, *C. linearis* Poepp. var. *linearis* $2n=22$ y *C. linearis* Poepp. var. *albiflora* Phil. $2n=24$. Powell *et al.* (1974) indican un $n=14$ para *C. tenella* Less. Baeza y Schrader (2005 a y b), Baeza & Torres (2006) y Baeza *et al.* (2008) describen el número cromosómico y el cariotipo de *C. chilensis* (Willd.) DC. $2n=22$, *C. ciliata* Ruiz et Pav. $2n=22$, *C. microphylla* (Cass.) Hook. et Arn. $2n=24$, *C. pentacaenoides* (Phil.) Hauman $2n=20$ y *C. incana* Poepp. $2n=22$. Las características del cariotipo han contribuido de manera significativa en estudios taxonómicos y evolutivos en otros grupos de plantas (Cox *et al.* 1998, Seijo & Fernández 2003, Weiss-Schneeweiss *et al.* 2003, Almada *et al.* 2006, Badr 2006, Poggio *et al.* 2007).

En el presente trabajo se da a conocer el cariotipo de *Chaetanthera moenchioides* y se compara con los cariotipos de otras especies de *Chaetanthera* de Chile, que crecen a diferentes altitudes en la Cordillera de los Andes. Se discuten los resultados desde el punto de vista taxonómico y evolutivo, con el fin de contribuir al conocimiento sobre las relaciones evolutivas de las especies del género.

MATERIALES Y METODOS

MATERIAL VEGETAL

Se analizaron dos poblaciones de *Chaetanthera moenchioides* (5 individuos en cada población) recolectadas en la Región del Bío-Bío, Provincia de Bío-Bío, Comuna de Antuco, a 5 km de Villa Peluca, hacia Rayenco 710 m ($37^{\circ}20'S-71^{\circ}35'W$), 8-I-2003, C. Baeza 4198 y en el sector de Malalcura, detrás del Hotel, en la meseta, 920 m ($37^{\circ}22'S-71^{\circ}29'W$), 8-I-2003, C. Baeza 4199. El material de referencia está depositado en el herbario de la Universidad de Concepción (CONC).

PREPARACIÓN DE LOS CROMOSOMAS Y MEDICIONES

Raicillas provenientes de plántulas fueron cortadas y pretratadas con una solución de 8-hidroxiquinoleína (2mM) durante 24 horas a 4 °C. Posteriormente, se fijaron en una mezcla de etanol / ácido acético (3:1) por 24 horas. Previo a la hidrólisis ácida, las raíces se lavaron 2 veces en agua destilada durante 10 minutos, para luego ser hidrolizadas con HCl 0,5 N durante 22 minutos a 42°C. Posteriormente, se lavaron 2 veces en agua destilada y por último se hizo un aplastado en una gota de orceína acética al 0,1%. Las placas metafásicas se fotografiaron en un microscopio Zeiss Axioskop con cámara fotográfica incluida. Los cromosomas se midieron con la ayuda del programa computacional "MicroMeasure 3.3" (Reeves 2001) y se clasificaron de acuerdo a los radios de los brazos ($R = \text{brazo largo} / \text{brazo corto}$; modificado de Levan *et al.* 1964). Dado que no existe un consenso generalizado sobre qué índices de asimetría sirven mejor para los grupos de Angiospermas, para las poblaciones analizadas (10 placas metafásicas, 5 individuos de cada población), se determinó el índice de asimetría del cariotipo (AsK %) usando la fórmula descrita por Arano y Saito (1980) y el índice de asimetría de Huziwaru (TF%, 1962). Cada longitud del cromosoma se calculó como un porcentaje del largo genómico total del correspondiente set de cromosomas diploide (LTC). Se usaron los programas Corel Draw versión 12.0 para la representación gráfica del set cromosómico (idiograma) y las fotos fueron analizadas con Paint Shop Pro 7.

COMPARACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL CARIOTIPO CON OTRAS ESPECIES DE DIFERENTES SUBGÉNEROS

Se obtuvo información del cariotipo de otras especies de *Chaetanthera*, tanto del número de cromosomas (Powell *et al.* 1974, Grau 1987) como de las

características cuantitativas del cariotipo como índices de asimetría, valores de LTC y razón entre la longitud de los brazos (Baeza & Schrader 2005 a y b, Baeza & Torres 2006, Baeza *et al.* 2008). Para visualizar las relaciones de similitud fenética entre las especies estudiadas, se realizó un análisis de agrupamiento (UPGMA) utilizando el coeficiente DIST con el programa computacional NTSYS-pc (Rohlf 2005).

RESULTADOS

Chaetanthera moenchioides presenta un $2n = 2x = 26$, con un cariotipo simétrico y un set cromosomal $6m + 1m^{sat} + 5sm + 1st$, es decir, 7 pares de cromosomas metacéntricos, el par 1 con satélites, 5 pares submetacéntricos y un par subteloicéntrico (Fig. 1). Los resultados cuantitativos de los cromosomas se resumen en la Tabla I. La longitud del genoma diploide total es de $122,48 \pm 7,0$. Todos los índices de asimetría indican un cariotipo simétrico (Tabla II). Se obtuvo información sobre el número de cromosomas de 8 especies de

Chaetanthera, una de ellas con dos variedades, y se comparó con *C. moenchioides*. El número de cromosomas varió de $2n = 20$ para *C. pentacaenoides*, especie que crece en altura, sobre los 3.000 m, hasta $2n = 28$, para especies que crecen a altitudes más bajas en la Cordillera de los Andes (Tabla III). También se obtuvo información cuantitativa del cariotipo de 5 especies. La Tabla II resume los datos relacionados con los índices de asimetría del cariotipo, estados de vida, número diploide de cromosomas, longitud total diploide de los cromosomas y el cociente entre el par más largo y el más corto de cromosomas para la especie en estudio y también para las 5 otras especies del género que han sido analizadas citológicamente con anterioridad. Se puede ver que, en general, los cariotipos tienen predominancia de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos. Las relaciones de similitud entre las especies, representadas en la Figura 2, muestran que las 4 especies del subgénero *Chaetanthera* no se relacionan entre sí y algunas de ellas se parecen más a especies de otros subgéneros.

Tabla I. Longitud promedio de los cromosomas de *Chaetanthera moenchioides* Less. (C. Baeza 4198, 4199) calculados en porcentaje de la longitud del genoma haploide total de 10 metafases.

TABLE I. Average length of chromosomes of *Chaetanthera moenchioides* Less. (C. Baeza 4198, 4199) calculated in percent of the mean haploid genome length of 10 metaphases.

Par cromosómico	Brazo largo (%) \pm D.S.	Brazo corto (%) \pm D.S.	Largo relativo (%)	Largo total (μ m)	Radio del brazo (L/C)	Tipo de cromosoma
1	2,98 \pm 0,12	2,88 \pm 0,08	5,86	7,20	1,03	m ^{sat}
2	2,69 \pm 0,10	2,48 \pm 0,12	5,17	6,30	1,08	m
3	2,35 \pm 0,08	2,16 \pm 0,10	4,51	5,50	1,09	m
4	2,58 \pm 0,12	1,48 \pm 0,16	4,06	4,99	1,74	sm
5	2,58 \pm 0,18	1,23 \pm 0,20	3,81	4,68	2,10	sm
6	1,98 \pm 0,10	1,80 \pm 0,14	3,78	4,64	1,10	m
7	1,90 \pm 0,16	1,70 \pm 0,16	3,60	4,42	1,10	m
8	2,31 \pm 0,15	1,27 \pm 0,20	3,58	4,40	1,80	sm
9	1,76 \pm 0,12	1,65 \pm 0,06	3,41	4,19	1,07	m
10	1,76 \pm 0,10	1,49 \pm 0,10	3,25	3,99	1,18	m
11	2,20 \pm 0,10	1,03 \pm 0,14	3,23	3,97	2,14	sm
12	2,25 \pm 0,12	0,92 \pm 0,08	3,17	3,89	2,44	sm
13	1,91 \pm 0,10	0,59 \pm 0,10	2,50	3,07	3,24	st

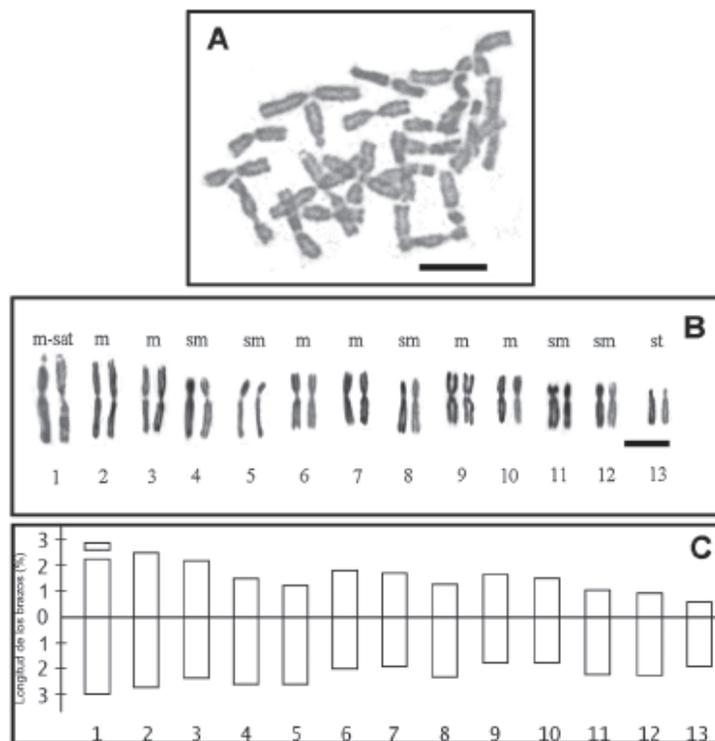


FIGURA 1. A. Placa metafásica de *Chaetanthera moenchioides* ($2n = 26$, C. Baeza 4198) B. Cariotipo de *C. moenchioides* (4198, 4199). C. Idiograma del complemento cromosómico haploide de *C. moenchioides*. Escala = 5 μ m.

FIGURE 1. A. Metaphase of *Chaetanthera moenchioides* ($2n = 26$, C. Baeza 4198) B. Karyotype of *C. moenchioides* (4198, 4199). C. Idiogram of the haploid chromosome complement of *C. moenchioides*. Scale = 5 μ m.

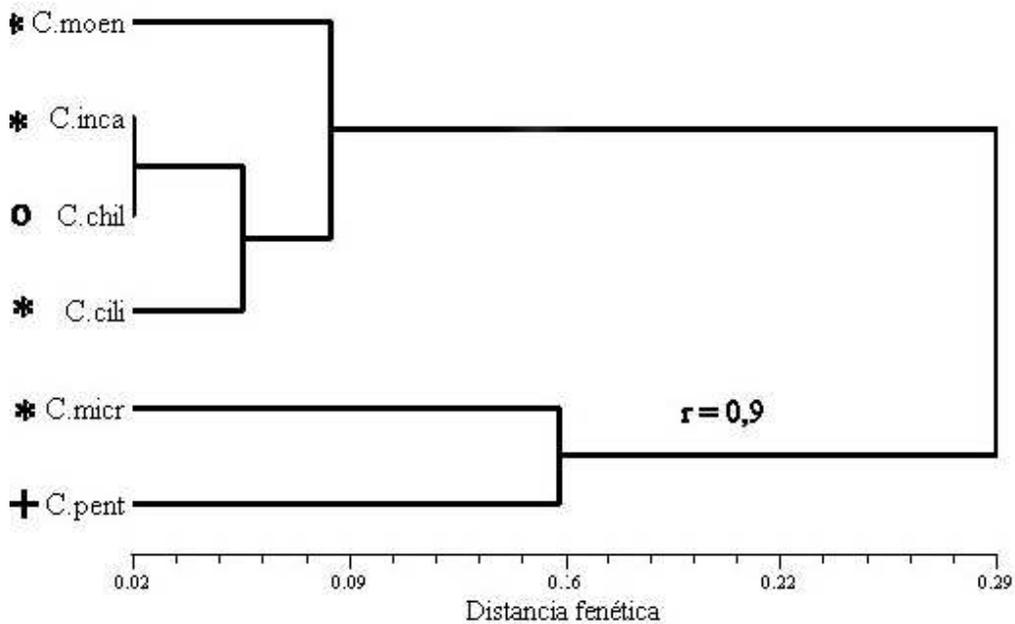


FIGURA 2. Fenograma generado vía UPGMA y DIST. O = *Egania*, □ = *Chaetanthera*, △ = *Proselia*.

FIGURE 2. Phenogram using UPGMA and DIST. O = *Egania*, □ = *Chaetanthera*, △ = *Proselia*.

TABLA II. Características del cariotipo de *Chaetanthera moenchioides* (C. Baeza 4198, 4199), *C. incana*, *C. ciliata*, *C. microphylla*, *C. pentacaenoides* y *C. chilensis*. LTC: longitud total de los cromosomas (μm); R: cociente entre el par de cromosomas más largo y el más corto; AsK % = índice de asimetría de Arano y Saito (1980); TF% = índice de asimetría de Huziwarra (1962).

TABLE II. Comparison of karyotype characteristics of *Chaetanthera moenchioides* (C. Baeza 4198, 4199), *C. incana*, *C. ciliata*, *C. microphylla*, *C. pentacaenoides* and *C. chilensis*. LTC: total chromosome length (μm); R: ratio of the longest pair/shortest pair; AsK %: karyotype asymmetry index of Arano and Saito (1980); TF% = asymmetry index of Huziwarra (1962).

Características del cariotipo	<i>C. moenchioides</i> (<i>Chaetanthera</i>)	<i>C. incana</i> (<i>Chaetanthera</i>)	<i>C. ciliata</i> (<i>Chaetanthera</i>)	<i>C. microphylla</i> (<i>Chaetanthera</i>)	<i>C. pentacaenoides</i> (<i>Egania</i>)	<i>C. chilensis</i> (<i>Proselia</i>)
Forma de vida	anual	anual	anual	anual	anual	perenne
2n	26	22	22	24	20	22
Fórmula cariotípica	6m + 1m ^{sat} + 5sm + 1st	10m + 1sm	11m	8m + 4st	8m + 2sm	10m + 1sm
LTC (μm)	122,48 \pm 7,0	133,1 \pm 8,50	149,22 \pm 7,70	93,5 \pm 9,7	74,08 \pm 8,5	130,08 \pm 9,07
R	2,35	1,81	1,75	2,15	1,90	1,76
AsK %	58,6	56,0	53,83	62,25	58,73	53,96
TF%	41,4	44	46,17	37,75	41,27	46,04

TABLA III. Número de cromosomas diploide de *Chaetanthera moenchioides* y otros taxa publicados con anterioridad.

TABLE III. Chromosomes numbers of *Chaetanthera moenchioides* and others previous published taxa.

Taxón	Número cromosómico (2n)	Fuente
<i>C. chilensis</i>	22	Baeza & Schrader 2005 b
<i>C. ciliata</i>	22	Baeza & Schrader 2005 b
<i>C. glabrata</i>	28	Grau 1987
<i>C. incana</i>	22	Baeza <i>et al.</i> 2008
<i>C. linearis</i> var. <i>linearis</i>	22	Grau 1987
<i>C. linearis</i> var. <i>albiflora</i>	24	Grau 1987
<i>C. microphylla</i>	24	Baeza & Schrader 2005 a
<i>C. moenchioides</i>	26	Esta publicación
<i>C. pentacaenoides</i>	20	Baeza & Torres 2006
<i>C. tenella</i>	28	Powell <i>et al.</i> 1974

DISCUSION

El cariotipo de ambas poblaciones analizadas de *C. moenchioides* resultó ser igual, a pesar de ocupar hábitat diferentes y estar separadas por más de 200 m de altitud. Todos los índices de asimetría coinciden en indicar un cariotipo simétrico para *C. moenchioides*, lo que coincide con la mayoría de las otras especies estudiadas con anterioridad. El número de cromosomas ($2n = 26$) resulta particularmente alto, si se compara con los reportes previos para otras especies del género. Si bien la fórmula cariotípica es relativamente uniforme, el número de cromosomas es muy variable entre las especies estudiadas. Lo mismo ocurre con la longitud total del genoma, expresada como largo total del complemento diploide (LTC).

Desde el punto de vista taxonómico, los resultados de nuestro trabajo no son coincidentes con la clasificación subgenérica propuesta por Cabrera (1937), dado que los cariotipos de especies pertenecientes a diferentes subgéneros son más similares entre sí que los de especies del mismo subgénero. A pesar de ser pocas las especies consideradas, estos resultados son congruentes con el estudio filogenético realizado por Hershkovitz *et al.* (2006), donde se demuestra la parafilia de los subgéneros *Chaetanthera*, *Tylloma* y *Proselia*. De las especies representadas en la Figura 2, las más divergentes son *C. microphylla* y *C. pentacaenoides*,

formando un cluster separado del resto de las especies. Si bien pertenecen a subgéneros distintos, ambas se caracterizan por presentar los valores más bajos de LTC y los más altos índices de asimetría. En el otro cluster, la especie más divergente es *C. moenchioides* que posee altos valores de LTC y de asimetría. De las 3 especies restantes, *C. ciliata* se caracteriza por poseer el valor más alto de LTC y el cariotipo más simétrico. Por último, las especies más parecidas son *C. incana* y *C. chilensis*, a pesar de pertenecer a dos subgéneros distintos y de presentar diferentes formas de vida. Ambas especies poseen valores intermedios de LTC y de asimetría. Considerando la fórmula cariotípica, la especie más divergente es *C. microphylla*, que posee 4 cromosomas subtelocéntricos y por lo tanto los mayores índices de asimetría. Estos resultados indican que las características cariotípicas cuantitativas podrían ser útiles, al menos para separar grupos de especies en el género *Chaetanthera*.

Desde el punto de vista evolutivo se han planteado varias hipótesis acerca de la evolución del cariotipo, pero algunas de ellas han resultado contradictorias, dependiendo del grupo de plantas considerado. Cox *et al.* (1997, 1998) postulan una tendencia hacia el aumento en el número cromosómico, y que especies más avanzadas presentan mayor tamaño del genoma en los tres géneros más importantes de la subfamilia Cypripedioideae (Orchidaceae). Sin embargo,

Almada *et al.* (2006), trabajando en el género *Crotalaria* (Fabaceae), postulan que los cambios evolutivos van acompañados de una disminución en el número básico de cromosomas y en el tamaño de ellos, lo cual es apoyado por Badr (2006) para el género *Lathyrus*. El único estudio evolutivo de *Chaetanthera* (Hershkovitz *et al.* 2006), fue basado principalmente en la secuencia de la región ITS del ADN ribosomal nuclear. Inicialmente, estos autores plantearon que las especies de *Chaetanthera* que crecen en las partes más altas de la Cordillera de los Andes debieran ser derivadas, dado que habrían ocupado ambientes más nuevos que aquellas especies que crecen en zonas de mediana y baja altitud, sin embargo sus resultados no apoyan esta hipótesis, encontrando que el linaje más primitivo ocupa las zonas más altas y coincidentemente se trata de las especies del subgénero *Egania*, el cual forma un clado monofilético. A pesar de que la divergencia del clado *Egania* habría ocurrido tempranamente, la mayoría de los linajes de este clado diversificaron en los últimos 4 millones de años (Hershkovitz *et al.* 2006). Si bien es cierto que el número de especies consideradas en el presente trabajo es muy bajo como para sacar conclusiones definitivas sobre tendencias evolutivas relacionadas con las características cariotípicas, nuestros resultados evidencian, al menos preliminarmente, que en el género *Chaetanthera* existiría una tendencia general hacia la disminución del número de cromosomas, dado que la mayoría de las especies con menor número de cromosomas (*C. ciliata*, *C. incana*, *C. linearis* y *C. chilensis*) son de divergencia más reciente, según el árbol filogenético de Hershkovitz *et al.* (2006), que aquellas especies con mayor número cromosómico (*C. tenella*, *C. moenchioides*, *C. microphylla*, *C. leptcephala* y *C. glabrata*). La excepción la constituiría *C. pentacaenoides* (subgénero *Egania*) que, siendo una especie de divergencia relativamente temprana dentro de las especies analizadas, es la que menos cromosomas posee y tiene la menor longitud del genoma (LTC). Sin embargo, dentro de este subgénero, es la única especie de la que se tiene información cariotípica, por lo que habría que ampliar el número de especies para de este modo poder visualizar algún tipo de tendencia evolutiva con relación a las características del cariotipo dentro de este grupo.

Por otro lado, se manifiesta una disminución en la cantidad de genoma total y un aumento en la

asimetría en las especies que crecen a mayor altitud.

Lamentablemente, y a pesar de que *Chaetanthera* tiene un número apreciable de especies en Chile, la información citológica básica y citogenética resulta ser aún deficitaria. Sin embargo, los resultados de este trabajo proporcionan las primeras evidencias acerca de los posibles cambios que habría experimentado el cariotipo de un grupo de especies de la flora de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo y facilidades prestadas por el Departamento de Botánica y el proyecto Nueva Flora de Chile.

BIBLIOGRAFIA

- ALMADA, R., J. DAVIÑA & J. SEIJO. 2006. Karyotype analysis and chromosome evolution in southernmost south American species of *Crotalaria* (Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 329-341.
- ARANO, H. & H. SAITO. 1980. Cytological studies in family Umbelliferae 5. Karyotypes of seven species in subtribe Seselinae. *La Kromosomo* 2(17): 471-480.
- BADR, S. 2006. Karyotype analysis and chromosome evolution in species of *Lathyrus* (Fabaceae). *Cytologia* 71(4): 447-455.
- BAEZA, C. & O. SCHRADER. 2005 a. Análisis del cariotipo y detección de los genes 5S y 18S/25S rDNA en *Chaetanthera microphylla* (Cass.) H. et A. (Asteraceae). *Gayana Botánica* 62(1): 49-51.
- BAEZA, C. & O. SCHRADER. 2005 b. Karyotype analysis in *Chaetanthera chilensis* (Willd.) DC. and *Chaetanthera ciliata* Ruiz et Pavón (Asteraceae) by double fluorescence in situ hybridization. *Caryologia* 58(4): 332-338.
- BAEZA, C. & C. TORRES-DÍAZ. 2006. The karyotype of *Chaetanthera pentacaenoides* (Phil.) Hauman (Asteraceae). *Gayana Botánica* 63(2): 180-182.
- BAEZA, C., E. RUIZ & M. NEGRITTO. 2008. The karyotype of *Chaetanthera incana* Poepp. (Asteraceae). *Gayana Botánica* 65(2): 237-240.
- CABRERA, A. 1937. Revisión del género *Chaetanthera* (Compositae). *Revista del Museo de La Plata, Sección Botánica* 1: 87-215.
- COX, A., A. PRIDGEON, V. ALBERT & M. CHASE. 1997. Phylogenetic of the slipper orchids (Cyripedioideae: Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 208: 197-223.
- COX, A., G. ABDELNOUR, M. BENNETT & I. LEITCH. 1998. Genome size and karyotype evolution in the slipper orchids (Cyripedioideae: Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 681-687.

- DAVIES, A. & E. FACHER. 2001. Achene hairs and their diversity in the genus *Chaetanthera* Ruiz et Pav. (Mutisieae, Asteraceae). *Sendtnera* 7: 13-33.
- GRAU, J. 1987. Chromosomenzahlen chilenischer Mutisieen (Compositae). *Botanische Jahrbücher* 108: 229-237.
- HERSHKOVITZ, M., M.T.K. ARROYO, C. BELL & L. HINOJOSA. 2006. Phylogeny of *Chaetanthera* (Asteraceae: Mutisieae) reveals both ancient and recent origins of the high elevation lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 594-605.
- HUZIWARA, Y. 1962. Karyotype analysis in some genera of Compositae. VIII. Further studies on the chromosomes of *Aster*. *American Journal of Botany* 49: 116-119.
- KATINAS, L. 1996. 280. Asteraceae, parte 4. Tribu XII. Mutisieae. Subtribu 3. Mutisiinae, en A. Hunziker (ed.), *Flora Fanerogámica Argentina* 29: 3-40.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- POGGIO, L., G. GONZÁLEZ & C. NARANJO. 2007. Chromosome studies in *Hippeastrum* (Amaryllidaceae): variation in genome size. *Botanical Journal of the Linnean Society* 155: 171-178.
- POWELL, A., D. KYHOS & P. RAVEN. 1974. Chromosome numbers in Compositae. X. *American Journal of Botany* 61: 909-913.
- REEVES, A. 2001. MicroMeasure: a new computer program for the collection and analysis of cytogenetic data. *Genome* 44: 239-443.
- ROHLF, F.J. 2005. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.2. Exeter Software: Setauket, NY.
- SEIJO, J. & A. FERNÁNDEZ. 2003. Karyotype analysis and chromosome evolution in South American species of *Lathyrus* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 90: 980-987.
- VENORA, G., S. BLANGIFORTI, M. RUFFINI CASTIGLIONI, D. PIGNONE, F. LOSAVIO & R. CREMONINI. 2002. Chromatin organisation and computer aided karyotyping of *Triticum durum* Desf. cv *Timilia*. *Caryologia* 55: 91-98.
- WEISS-SCHNEEWEISS, H., K. TREMETSBERGER, G. SCHNEEWEISS, J. PARKER & T. STUESSY. 2008. Karyotype diversification and evolution in diploid and polyploidy South American *Hypochoeris* (Asteraceae) inferred from rDNA localization and genetic fingerprint data. *Annals of Botany* 101: 909-918.

Recibido: 05.11.08
Aceptado: 14.01.09