

CARACTERIZACION MORFOLOGICA Y CROMOSOMICA DE *COMMELINA BENGHALENSIS* L. (COMMELINACEAE) DE ARGENTINA

MORPHOLOGICAL AND CHROMOSOMAL CHARACTERIZATION OF *COMMELINA BENGHALENSIS* L. (COMMELINACEAE) FROM ARGENTINA

Mauro Grabiele^{1,2}, Ana I. Honfi¹, Marina Grabiele^{1,3}, Humberto J. Debat⁴ & Julio R. Daviña¹

¹Programa de Estudios Florísticos y Genética Vegetal (PEFyGV), Universidad Nacional de Misiones, Rivadavia 2370, 3300 Posadas, Argentina. ²Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET), Universidad Nacional de Córdoba, C.C. 495, 5000 Córdoba, Argentina. ³Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE-CONICET), Universidad Nacional del Nordeste, C.C. 209, 3400 Corrientes, Argentina. ⁴Instituto de Fitopatología y Fisiología Vegetal (IFFIVE-INTA), Camino a 60 Cuadras Km 5½, 5119 Córdoba, Argentina.
julio@invs.unam.edu.ar

RESUMEN

Commelina benghalensis es una hierba pequeña, nativa de África y Asia tropical, aunque en la actualidad crece en casi todo el mundo. En América se la reporta creciendo en campo abierto, borde de bosques y áreas cultivadas (sur de USA, México, Antillas, Guyana Francesa, Brasil, Bolivia, Paraguay) como maleza o invasora y su difícil control causa pérdidas económicas importantes en diversos agroecosistemas de todo el mundo. *Commelina benghalensis* fue encontrada en un borde de selva misionera (Argentina, Provincia de Misiones, Departamento Guaraní, El Soberbio, 27°17'54,5''S; 54°12'19''W), y se aplicaron técnicas citogenéticas tradicionales para analizar su sistema genético. *Commelina benghalensis* es diploide con $2n = 2x = 22$ cromosomas de tamaño medio (4,05 - 6,60 μm) y 55,04 $\mu\text{m}/\text{genoma}$. Su cariotipo, $8m + 10sm + 4st$ es unimodal ($A_2 = 0,14 / R = 1,63$) y levemente asimétrico ($A_1 = 0,44 / i = 34,75 / r > 2 = 0,55$) (Categoría 3A de Stebbins). El par n° 11 (*st*) presenta un macrosatélite terminal y constricción secundaria en el brazo corto que posiblemente lleve los NOR activos. La microsporogénesis es normal y produce polen viable (>80%). El comportamiento meiótico es regular. En CMP en diacinesis / metafase I se observan 11 bivalentes, mayormente cerrados (92,7%) con quiasmas distales (96,7%) y un promedio de quiasmas / bivalente = 1,90. Su sistema meiótico junto con un particular sistema reproductivo promueven una alta homogeneidad genética y sugieren caracteres coadaptados que le confieren a esta especie ventajas adaptativas como colonizadora.

PALABRAS CLAVE: Morfología, sistema genético, planta invasora, microsporogénesis, cariotipo.

ABSTRACT

Commelina benghalensis is a small herb native to tropical Africa and Asia but introduced elsewhere. In America it was found growing at open fields, border of woods and cultivated areas (south USA, Mexico, West Indies, French Guiana, Brazil, Bolivia, Paraguay) as a weed or invasive plant and its difficult manage causes economic damages in diverse agroecosystems all over the world. *Commelina benghalensis* was found at a border of Misiones' forest (Argentina, Misiones Province, Guaraní Departament, El Soberbio, 27°17'54.5''S; 54°12'19''W) and classical cytogenetic techniques were applied in order to analyze its genetic system. *Commelina benghalensis* is a diploid with $2n = 2x = 22$ median size chromosomes (4.05 - 6.60 μm) and 55.04 $\mu\text{m}/\text{genome}$. Its karyotype, $8m + 10sm + 4st$ is unimodal ($A_2 = 0.14 / R = 1.63$) and slightly asymmetrical ($A_1 = 0.44 / i = 34.75 / r > 2 = 0.55$) (3A Stebbins category). Chromosome pair No. 11 (*st*) has a terminal macrosatellite in the short arm and presumably carry the active NOR. Microsporogenesis is normal and produces viable pollen grains (>80%). Meiotic behaviour is regular. In PMC at diakinesis / metaphase I, 11 bivalents were observed, mainly rings (92.7%) with distal chiasmata (96.7%) and an average of chiasmata / bivalent = 1.90. The meiotic system in conjunction with a particular breeding system promotes a high genetic homogeneity, and suggests that this species has coadapted features with adaptative advantages allowing an invader behaviour.

KEYWORDS: Morphology, genetic system, invasive plant, microsporogenesis, karyotype.

INTRODUCCION

Commelina benghalensis L. es una hierba pequeña, de flores color celeste-lavanda, nativa de Africa y Asia tropical, aunque ha sido introducida en casi todo el globo (Faden 1993, 2005). En América se la registra creciendo en campo abierto, borde de bosques y áreas cultivadas en el sur de USA, México, Antillas, Guyana Francesa, Brasil, Paraguay y Bolivia (Faden 1993, Romeu Pitrez *et al.* 2001, CFP 2008, NRCS 2008, Tropicos.org 2008). Su control agronómico es dificultoso causando pérdidas económicas importantes en todo el mundo (Wilson 1981; APHIS 2008). Es una especie tolerante a los herbicidas más utilizados, especialmente el glifosato (Webster *et al.* 2006) y bajo condiciones de alta disponibilidad de agua y/o nutrientes posee mayor fecundidad y crecimiento vegetativo que congéneres no invasivos (Burns 2004, Burns Moriuchi 2006). El modo de reproducción es sexual, mediante tallos floríferos aéreos, subaéreos y subterráneos que producen semillas viables (Ferrell *et al.* 2004, Kaul *et al.* 2007), pero también es capaz de enraizar desde nodos y propagarse por esquejes de tallos cortados (Ferrell *et al.* 2004). *Commelina benghalensis* es considerada como una maleza nociva en USA donde en algunos estados se encuentra en cuarentena o prohibida (NRCS 2008). Básicamente, es una planta caracterizada como invasora, es decir que luego de ser introducida *de novo*, se establece y dispersa (Burns 2004, Burns Moriuchi 2006).

El sistema genético de una especie, es un concepto inicialmente definido por Darlington (1937, 1939) como un sistema de variación hereditaria; o bien, como el conjunto de factores que determinan el balance entre la copia y la variación del genotipo en la reproducción. El sistema genético particular de un organismo está correlacionado con sus condiciones de vida y por ello es adaptativo (Grant 1975). El sistema genético de un organismo de reproducción sexual se fundamenta en los procesos de mitosis, meiosis y fecundación. Por ello, la información necesaria para describir el sistema genético de una especie está básicamente relacionada con el número cromosómico, el comportamiento de dichos cromosomas en la meiosis, la fertilidad de los individuos y el modo de reproducción; factores que en conjunto definen al patrón de comportamiento hereditario de la variabilidad genética de una especie o de un grupo de especies y las estrategias adecuadas de mejoramiento genético y de conservación de las mismas (Honfi & Daviña 2004). *Commelina*

benghalensis presenta, entre otras, dos variantes morfológicas principales, que se distinguen también a nivel citológico: la variedad *benghalensis* ($2n = 22$) e *hirsuta* J.K.Morton ($2n = 44, 66$) (Faden 2005). La especie presenta citotipos diploides y poliploides, $2n = 22, 44, 66, 88$ (Faden 2005), con base en $x = 11$, el cual no es un número básico de cromosomas común en *Commelina*, un género complejo desde el punto de vista citológico (Grabiele *et al.* 2005). En la literatura existen algunos recuentos de $2n = 28, 30, 48, 56, 68$ (Fedorov 1974) que probablemente se refieran a otras especies. También se ha reportado la presencia de cromosomas B en el citotipo diploide (Fedorov 1974, Moore 1974, Goldblatt & Johnson 1996).

El presente trabajo registra por primera vez la presencia de *C. benghalensis* en Argentina y describe sus caracteres morfológicos más destacados y el comportamiento de su sistema genético, en relación con su perfil de especie invasora.

MATERIALES Y METODOS

Commelina benghalensis fue coleccionada en Argentina, Prov. Misiones, Dep. Guaraní, El Soberbio, en un borde de selva misionera ($27^{\circ}17'54,5''S$; $54^{\circ}12'19''W$), 200 m, 06-I-2006. Grabiele *et al.* 94 (MNES). Su identificación taxonómica fue realizada con métodos clásicos de análisis morfológico comparativo utilizando claves *ad hoc*.

El análisis meiótico se llevó a cabo en botones florales jóvenes fijados en etanol absoluto: ácido acético glacial (3:1) y las anteras fueron coloreadas con carmín acético al 2%. Las estimaciones de bivalentes y quiasmas por célula se realizaron en 30 células madres del polen (CMP) en diacinesis o metafase I. La viabilidad del polen se estimó sobre 1000 granos coloreados con carmín glicerina.

El análisis mitótico se realizó en meristemas apicales de raicillas en crecimiento activo pretratadas con solución 0,02 M de 8-hidroxiquinoleína (8Q) durante 4 horas a temperatura de laboratorio, fijadas en etanol absoluto : ácido acético glacial (3:1) durante al menos 12 horas a temperatura de laboratorio. Las raicillas fueron coloreadas siguiendo la técnica de Feulgen (hidrólisis ácida en HCl 1N durante 10 minutos a $60^{\circ}C$ y tinción con reactivo de Schiff) y se maceraron en una gota de orceína acética al 2% con posterior aplastado.

Las fotomicrográficas de las preparaciones cromosómicas fueron obtenidas mediante un equipo

fotográfico Leica MPS 30 adosado a un microscopio Leica DMLS, se utilizaron películas de alto contraste Kodak Imagenink de 16 ASA (blanco y negro). La adquisición de imágenes digitales se realizó utilizando un scanner de negativos Genius ColorPage-HR8.

La nomenclatura para el análisis del cariotipo se realizó de acuerdo a Levan *et al.* (1964). Para ello, los cromosomas se clasificaron de acuerdo a la posición del centrómero (mediano, m; submediano, sm; subterminal, st) estimada en base al índice

centromérico (i) y se agruparon en orden decreciente dentro de cada clase. Los satélites fueron clasificados según Battaglia (1955). Al menos 10 metafases óptimas fueron usadas para la confección del idiograma, para el cual se usó el software AUTOCAD 2007. La medición de la longitud de los brazos cromosómicos y satélites se realizó mediante dibujos en cámara clara (x2600). La asimetría cariotípica fue estimada usando los índices A_1 y A_2 de Romero Zarco (1986) y las categorías de Stebbins (1971).



FIGURA 1. Ejemplar de herbario de *Commelina benghalensis* (Mauro Grabiela *et al.* 94, MNES). Detalle de las flores y del lugar donde fue coleccionada.

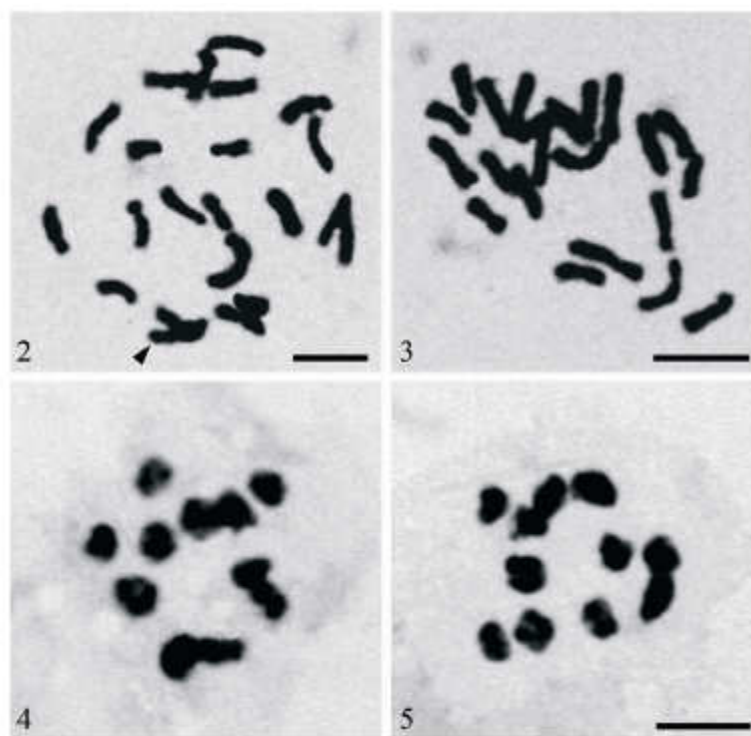
FIGURE 1. Herbarium specimen of *Commelina benghalensis* (Mauro Grabiela *et al.* 94, MNES). Details of the flowers and the locality where it was collected.

RESULTADOS

Commelina benghalensis fue coleccionada por primera vez en Misiones, Argentina, en un borde de selva misionera, a pocos km del Río Uruguay (Fig. 1). Morfológicamente, se caracteriza por la presencia de hojas anchas con pelos rojos en su base, inflorescencia aérea con flores azules, una única flor masculina en la cima superior y bisexuales en la cima inferior, 3 estaminoideos amarillos 6-lobulados, 2 anteras laterales con polen blanco y antera media con polen amarillo y tallos floríferos subterráneos (Fig. 1). Estos caracteres morfológicos permiten delimitar a nuestra colección como perteneciente a la variedad *benghalensis*.

Commelina benghalensis es diploide con $2n = 2x = 22$ (Figs. 2, 3) y su cariotipo está formado por 8 cromosomas metacéntricos, 10 submetacéntricos y 4 subtlocéntricos ($8m + 10sm + 4st$) (Tablas I, II; Fig. 6). Uno de los pares cromosómicos ($n^{\circ} 11$, *st*) presenta un

macrosatélite terminal en el brazo corto y constricción secundaria que presumiblemente lleve los NOR activos (Fig. 6). La longitud total del complemento cromosómico es $110,08 \mu\text{m}$ ($55,04 \mu\text{m}$ por genoma) y la longitud cromosómica media asciende a $5,00 \mu\text{m}$. El rango de variación en las longitudes cromosómicas medias tiene como límites $4,05$ (*sm*) y $6,60 \mu\text{m}$ (*m*), evidenciando que los cromosomas poseen tamaño medio (Tabla II). El cariotipo de *C. benghalensis* es unimodal debido a la uniformidad con respecto al tamaño cromosómico, justificada por el valor de los índices de asimetría intercromosómica A_2 (0,14) y R (1,63) (Tabla II). La mayoría de los cromosomas de *C. benghalensis* presentan un índice centromérico bajo y el índice centromérico medio i (34,75) indica leve tendencia hacia valores submetacéntricos. Los índices de asimetría intracromosómica A_1 (0,44) y $r > 2$ (0,55) (Tabla II) destacan que el cariotipo es levemente asimétrico y pertenece a la categoría 3A de Stebbins (1971) (Tabla II).



FIGURAS 2-5. Cromosomas somáticos y meióticos de *Commelina benghalensis* con tinción clásica. 2-3. Metafases mitóticas ($2n = 2x = 22$). 4-5. Células madres del polen en diacinesis / metafase I con 11 bivalentes. La punta de flecha señala un macrosatélite. Escala = $5 \mu\text{m}$.

FIGURES 2-5. Somatic and meiotic chromosomes of *Commelina benghalensis* with classical staining. 2-3. Mitotic metaphases ($2n = 2x = 22$). 4-5. Pollen mother cells at diakinesis / metaphase I with 11 bivalents. The arrowhead indicates a macrosatellite. Scale = $5 \mu\text{m}$.

La microsporogénesis de *C. benghalensis* es normal y el comportamiento meiótico es regular. El número gamético es $n = 11$ y los cromosomas se asocian formando exclusivamente 11 bivalentes (Figs. 4, 5; Tabla III). En células madres del polen (CMP) en diacinesis y metafase I se observa que la mayoría de los bivalentes son cerrados (92,7%), con quiasmas

distales (96,7%) y el promedio de quiasmas por bivalente es elevado (1,90 quiasmas / bivalente) (Tabla III). El índice de recombinación (RI), afectado por el número meiótico ($n = 11$) y el promedio de quiasmas por CMP (21,2) es bajo ($RI = 11 + 21,2 = 32,2$) (Tabla III). La viabilidad de los granos de polen medida en las flores bisexuales aéreas es elevada (85%) (Tabla III).

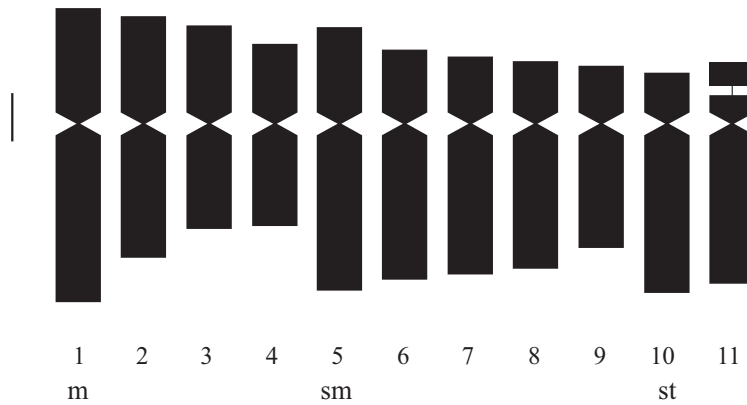


FIGURA 6. Idiograma de *Commelina benghalensis* (8 m + 10 sm + 4 st). Escala = 1 μ m.

FIGURE 6. Idiogram of *Commelina benghalensis* (8 m + 10 sm + 4 st). Scale = 1 μ m.

TABLA I. Parámetros morfométricos de los cromosomas de *Commelina benghalensis*.

TABLE I. Morphometrical parameters of the chromosomes of *Commelina benghalensis*.

Par	s (μ m) \pm ES	l (μ m) \pm ES	c (μ m) \pm ES	i	LR (%)	Tipo
1	2,59 \pm 0,03	4,01 \pm 0,06	6,60 \pm 0,09	39,28	11,99	m
2	2,41 \pm 0,03	3,02 \pm 0,05	5,43 \pm 0,08	44,39	9,86	m
3	2,19 \pm 0,03	2,37 \pm 0,04	4,56 \pm 0,07	48,04	8,28	m
4	1,78 \pm 0,15	2,32 \pm 0,07	4,10 \pm 0,22	43,40	7,44	m
5	2,17 \pm 0,01	3,75 \pm 0,01	5,92 \pm 0,01	36,69	10,76	sm
6	1,66 \pm 0,05	3,52 \pm 0,12	5,18 \pm 0,07	31,98	9,41	sm
7	1,50 \pm 0,02	3,42 \pm 0,12	4,92 \pm 0,14	30,52	8,93	sm
8	1,38 \pm 0,06	3,24 \pm 0,15	4,62 \pm 0,21	29,78	8,40	sm
9	1,27 \pm 0,11	2,78 \pm 0,22	4,05 \pm 0,33	31,37	7,36	sm
10	1,13 \pm 0,01	3,81 \pm 0,06	4,94 \pm 0,06	22,90	8,97	st
11	1,13 \pm 0,01	3,60 \pm 0,04	4,73 \pm 0,04	23,90	8,59	st-sat

Longitud media del brazo corto (s); longitud media del brazo largo (l); longitud cromosómica total media (c); índice centromérico medio (i); longitud cromosómica relativa (LR); error estándar (ES).

(s) mean short arm length; (l) mean long arm length; (c) mean chromosome length; (i) mean centromeric index; (LR) relative chromosome length; (ES) standard error.

TABLA II. Síntesis de parámetros cariotípicos de *Commelina benghalensis*.

TABLE II. Synthesis of karyotype parameters of *Commelina benghalensis*.

$2n$	22
x	11
Fórmula cariotípica	$8 m + 10 sm + 4 st$
LTC	110,08 μm
c	5,00 μm
c max	6,60 μm
c min	4,05 μm
i	34,75
A_1	0,44
A_2	0,14
R	1,63
$r > 2$	0,55
Categoría de Stebbins	3A

Longitud total del complemento (LTC); longitud cromosómica media (c); longitud cromosómica máxima y mínima (c max, c min); índice centromérico medio (i); índices de asimetría intra e intercromosómica (A_1 , A_2); relación entre la longitud del par mayor y menor del complemento (R); proporción de pares cromosómicos con relación entre brazos >2 ($r > 2$).

(LTC) total complement length, (c) mean chromosome length; (c max, c min) maximum and minimum chromosome length; (i) mean centromeric index; (A_1 , A_2) intrachromosomal and interchromosomal asymmetry indexes; (R) largest/smallest chromosome ratio; ($r > 2$) proportion of chromosome pairs with arm ratio >2 .

TABLA III. Síntesis de parámetros meióticos de *Commelina benghalensis*.

TABLE III. Synthesis of meiotic parameters of *Commelina benghalensis*.

n	11
Bivalentes por célula \pm ES	
Cerrados	10,2 \pm 0,21
Abiertos	0,8 \pm 0,21
Totales	11
Quiasma por célula \pm ES	
Distales	20,5 \pm 0,21
Intersticiales	0,7 \pm 0,23
Totales	21,2 \pm 0,21
Quiasmas por bivalente \pm ES	1,9 \pm 0,02
Viabilidad del polen	85%
Índice de Recombinación	32,2

ES: Error estándar /Standard error.

DISCUSION

Commelina benghalensis var. *benghalensis* es anual y presenta flores cleistógamas subterráneas a diferencia de la variedad *hirsuta* que es perenne y pierde estas flores (Faden 2005). La variedad típica exhibe exclusivamente el citotipo diploide $2n = 22$ ya sea en Asia (Yemen, Pakistán, India, Bangladesh, Japón, China y Filipinas; Moore 1973; Fedorov 1974; Goldblatt 1981, 1984, 1988; Goldblatt & Johnson 1990, 1998, 2000; Faden 2005; Kaul *et al.* 2007), como en Africa del Este (Sudán, Etiopía, Kenia y Tanzania) y del Oeste (Sierra Leona, Ghana y Togo) (Faden 2005). En cambio, la variedad *hirsuta*, exclusiva de Africa, presenta sólo citotipos poliploides $2n = 44, 66$ (Etiopía, Uganda, Tanzania, Malawi, Camerún y Sierra Leona; Jones & Jopling 1972, Fedorov 1974, Moore 1977, Faden 2005). En América, Faden (1993) encuentra $2n = 22$ en un material de Florida, Sureste de USA, y el mismo guarismo para Guyana Francesa (Faden 2005). También, Romeu Pitrez *et al.* (2001) reportan $2n = 22$ en materiales de Pernambuco, Nordeste de Brasil. En Santa Cruz (Bolivia), *C. benghalensis* invade el borde de selvas y tapiza el sotobosque de las áreas taladas que presentan mayor luminosidad solar, pero hasta el momento se desconoce el número cromosómico de dichas plantas. Cabe señalar que las plantas de *C. benghalensis* de Brasil (Romeu Pitrez *et al.* 2001), Bolivia y Argentina son similares morfológicamente y todas presentan los caracteres generales descritos para la variedad *benghalensis*. *Commelina benghalensis* que crece en Argentina presenta cromosomas de tamaño medio y un cariotipo unimodal y levemente asimétrico formado por $8m + 10sm + 4st$. Cabe destacar que los caracteres generales del cariotipo de la población de Argentina son compartidos por otros materiales provenientes de Brasil (Romeu Pitrez *et al.* 2001), Filipinas (Faden & Suda 1980) e India (Kaul *et al.* 2007), aunque existan diferencias en el tipo de pretratamiento y nomenclatura cromosómica empleada. Interessantemente, estos materiales de América presentan un par cromosómico subtelocéntrico con un satélite en el brazo corto, en cambio en las plantas de Asia, ambos pares subtelocéntricos exhiben satélites en el brazo corto, diferencia que puede ser resuelta a través de bandedo Ag-NOR o hibridación *in situ* fluorescente (FISH) del loci de ADNr 45S. Por otro lado, el número gamético $n = 11$ confirma el número básico $x = 11$

propuesto para *C. benghalensis* (Lewis 1964, Jones & Jopling 1972), el cual es probablemente derivado ya que $x = 15$ es el más representativo del género (Grabiele *et al.* 2005). El citotipo diploide con base en $x = 11$ de *C. benghalensis* presenta una longitud cromosómica media superior y una longitud total del complemento similar al de especies de *Commelina* diploides con $x = 15$ previamente estudiadas por Grabiele *et al.* (2005). Este hecho sugiere posibles eventos de fusión cromosómica en *C. benghalensis*. Bennett & Leitch (1995) estimaron el tamaño genómico del citotipo tetraploide de *C. benghalensis* ($1C = 7,6$ pg), pero se desconoce aún el valor C del citotipo $2n = 22$. El comportamiento meiótico regular y una asociación cromosómica exclusiva de 11 bivalentes aquí descritos para *C. benghalensis* no son datos suficientes para explicar el origen de su número básico $x = 11$ dentro del género.

La cantidad de recombinación genética que posee una especie está asociada a sus diferentes aspectos biológicos (Grant 1958, Stebbins 1958, Sharp & Hayman 1988). El índice de recombinación (RI) es una medida de la recombinación meiótica total, intra e intercromosómica, de una especie y se obtiene sumando el número haploide de cromosomas (n) y el promedio de quiasmas por célula (Darlington 1939). Básicamente, los componentes relevantes del sistema meiótico de una especie son el número y tamaño de los cromosomas y el número de entrecruzamientos que tienen lugar en meiosis I y ambos afectan al índice de recombinación (Darlington 1939, Kaul *et al.* 2007). *Commelina benghalensis* de Argentina e India (Kaul *et al.* 2007) poseen un bajo RI con un valor medio de 37,3. Comparativamente este valor es similar al de *C. platyphylla* Klotzsch ex Seub. (RI = 41,8), especie diploide con $2n = 2x = 30$ (Grabiele *et al.* 2005). Al mismo tiempo, Burt & Bell (1987) introducen otro parámetro para medir la recombinación total de una especie llamado promedio de quiasmas en exceso (EC). Este parámetro se define como el número de quiasmas ocurridos, superiores a los necesarios para asegurar una segregación meiótica regular y consiste en la diferencia entre el promedio de quiasmas por célula y el número haploide de una especie (Burt & Bell 1987). *Commelina benghalensis* de Argentina e India (Kaul *et al.* 2007) presentan en conjunto un EC = 15,7, levemente superior al de *C. platyphylla* (EC = 11,8; Grabiele *et al.* 2005). Al mismo tiempo, la primera presenta un mayor promedio de quiasmas por

bivalente ($Q/II = 1,90$) que la segunda (1,79) (Grabiele *et al.* 2005, Kaul *et al.* 2007). Entonces, los valores de RI, EC y Q/II observados en *C. benghalensis* y su comparación con los de especies diploides $2n = 30$ de *Commelina*, sugieren que la especie no perdió capacidad de recombinación total en el proceso de reducción del número de cromosomas. El sistema meiótico de *C. benghalensis* se caracteriza por la pérdida de unidades segregantes en meiosis I, balanceada por un aumento de recombinación intracromosómica por cada unidad, probablemente debido al aumento del tamaño cromosómico. Por otro lado, en las pocas especies analizadas de *Commelina* se observa que el sistema meiótico de los individuos diploides promueve menor recombinación total que el de los individuos con citotipos poliploides (*C. erecta* L. $2n = 4x = 60$, RI = 83,8; *C. obliqua* Vahl $2n = 4x = 60$, RI = 88,7; *C. diffusa* Burm. f. $2n = 6x = 90$, RI = 128,5; *C. caroliniana* Walter $2n = 6x = 90$, RI = 126,8; Grabiele *et al.* 2005, Kaul *et al.* 2007) sin importar el tamaño cromosómico.

La fuente principal de variabilidad genética en especies que se reproducen sexualmente son las mutaciones y la recombinación, por ello, el sistema genético de una especie, constituido por su sistema meiótico y su sistema reproductivo, afecta el valor de recombinación (Darlington 1939). *Commelina benghalensis* presenta un sistema reproductivo particular, detallado exhaustivamente por Kaul *et al.* (2007). De acuerdo a esos autores, el citotipo diploide exhibe flores bisexuales aéreas casmógamas, en su mayoría con sincronización temporal de dehiscencia de las anteras y receptividad del estigma durante la anthesis, que junto con su proximidad espacial promueven la autofecundación. La polinización de flores casmógamas mediada por himenópteros también es observada junto con flores bisexuales estériles-masculinas y otras que exhiben protoginia, aspectos que promueven la fecundación cruzada (Kaul *et al.* 2007). Al mismo tiempo, tallos floríferos subaéreos y subterráneos exhiben flores cleistógamas que son de autofecundación obligada (Kaul *et al.* 2007). Así, a pesar de ser capaz de fecundarse cruzadamente (alogamia), en *C. benghalensis* predomina la autofecundación (Kaul *et al.* 2007). *Commelina benghalensis* presenta variabilidad morfológica natural (Faden 1993, 2005), aunque claramente su sistema reproductivo no promueve activamente su recombinación.

Los componentes meióticos y reproductivos del sistema genético de *C. benghalensis* promueven homogeneidad genética en sus poblaciones y sugiere la presencia de caracteres coadaptados en el citotipo $2n = 22$ de esta especie, que le confieren ventajas adaptativas, por ejemplo, como colonizadora. En estudios recientes (Burns 2004, Burns Moriuchi 2006), se caracteriza a *C. benghalensis* y a otras especies de Commelinaceae como invasoras dependientes de condiciones de aumento de disponibilidad de recursos, y se definen los rasgos asociados a su invasividad, tales como crecimiento oportunista, mayor fecundidad, crecimiento vegetativo, índice de crecimiento relativo, área foliar y plasticidad en la designación de raíces/brotes. También se encuentra que las especies invasoras de Commelinaceae presentan una mayor proporción de autofecundación y un menor número cromosómico que las no invasoras (Burns Moriuchi 2006), aspectos propios del sistema genético que disminuyen el valor de recombinación total de la variabilidad natural y en el caso de la autofecundación también promueve la dispersión hacia nuevos hábitats. Tanto el análisis del cariotipo, del desarrollo de la microsporogénesis y del tamaño genómico son necesarios en Commelinaceae para comprender el sistema meiótico de sus especies y poder asociar al sistema genético las consecuencias de los diferentes aspectos biológicos.

Commelina benghalensis se comporta como una maleza en plantaciones de arroz, café, maíz, caña de azúcar, algodón, té, trigo, soja y maní en varios países de África y Asia (Burns Moriuchi 2006) y al menos de algodón y de maní en USA (Ferrel *et al.* 2004, Webster *et al.* 2006), causando pérdidas económicas importantes (Wilson 1981; NRCS 2008). También se la reporta en Centro y Sur América (Romeu Pitrez *et al.* 2001, Faden 2005, CFP 2008; NRCS 2008, Tropicos.org 2008, este trabajo). Dado que no se trata de una planta con valor ornamental, probablemente sea introducida como contaminante de semillas, es decir mezclada con semillas de importancia agronómica (Wiersama & Leon 1999). La trama compleja del comercio global, junto con su amplia distribución mundial, tolerancia a los herbicidas más utilizados y un sistema genético con rasgos asociados a la invasividad convierten a *Commelina benghalensis* en una especie a considerar en América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Prof. Blas H. Roa † y su equipo de colaboradores por las facilidades de movilidad que nos han brindado durante las campañas de colección botánica. Este trabajo ha sido financiado en parte por el proyecto PICT-O 36907 (SECyT-Argentina).

BIBLIOGRAFIA

- APHIS. 2008. Animal Plant Health Inspection Service. United States Department of Agriculture. URL: <http://www.aphis.usda.gov>. Visitado: 4 de agosto de 2008.
- BATTAGLIA, E. 1955. Chromosome morphology and terminology. *Caryologia* 8: 179-187.
- BENNETT, M.D. & I. LEITCH. 1995. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Annals of Botany* 76: 113-176.
- BURNS, J.H. 2004. A comparison of invasive and noninvasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients. *Diversity and Distributions* 10: 387-397.
- BURNS MORIUCHI, J. 2006. A comparison of invasive and noninvasive Commelinaceae in a phylogenetic context. PhD thesis, Florida State University, USA. 180 pp.
- BURT, A. & G. BELL. 1987. Mammalian chiasma frequencies: A critical test of two theories of recombination. *Nature* 326: 803-805.
- CFP. 2008. Checklist Flora del Paraguay. URL: <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/fdp>. Visitado: 30 de agosto de 2008.
- DARLINGTON, C.D. 1937. *Recent Advances in Cytology*. 2nd edition. J. & A. Churchill Ltd., London. 672 pp.
- DARLINGTON, C.D. 1939. *The evolution of genetic systems*. Cambridge University Press. 149 pp.
- FADEN, R.B. 1993. The miscounted and rare species of *Commelina* (Commelinaceae) in the eastern United States. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 208-218.
- FADEN, R.B. 2005. Natural variation in *Commelina benghalensis*. Tropical Spiderwort Symposium, Tifton, GA, Nov. 29, 2005. URL: http://www.cropsoil.uga.edu/weedsci/tsw2005/Faden/Faden_pdf.zip. Visitado: 4 de agosto de 2008.
- FADEN, R.B. & Y. SUDA. 1980. Cytotaxonomy of Commelinaceae: Chromosomes numbers of some African and Asiatic species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 81: 301-325.
- FEDOROV, A. 1974. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrado. Reimpresión, O. Koeltz Sci. Publ. 1-928, Koenigstein.
- FERREL, J.A., G.E. MACDONALD & B.J. BRECKE. 2004. Tropical spiderwort (*Commelina benghalensis* L.), identification and control. Florida State University Libraries. URL: <http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/files/AG/AG23000.pdf>. Visitado: 4 de agosto de 2008.
- GOLDBLATT, P. 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. Missouri Botanical Garden St. Louis 5: 1-488.
- GOLDBLATT, P. 1984. Index to plant chromosome numbers 1979-1981. Missouri Botanical Garden St. Louis 8: 1-424.
- GOLDBLATT, P. 1988. Index to plant chromosome numbers 1984-1985. Missouri Botanical Garden St. Louis 23: 1-262.
- GOLDBLATT, P. & D.E. JOHNSON. 1990. Index to plant chromosome numbers 1986-1987. Missouri Botanical Garden St. Louis 30: 1-239.
- GOLDBLATT, P. & D.E. JOHNSON. 1996. Index to plant chromosome numbers 1992-1993. Missouri Botanical Garden St. Louis 58: 1-271.
- GOLDBLATT, P. & D.E. JOHNSON. 1998. Index to plant chromosome numbers 1994-1995. Missouri Botanical Garden St. Louis 69: 1-204.
- GOLDBLATT, P. & D.E. JOHNSON. 2000. Index to plant chromosome numbers 1996-1997. Missouri Botanical Garden St. Louis 81: 1-188.
- GRABIELE, M., J.R. DAVIÑA & A.I. HONFI. 2005. Chromosomes of four species of *Commelina* (Commelinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 148: 207-218.
- GRANT, V. 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology 23: 337-363.
- GRANT, V. 1975. *Genetics of Flowering Plants*. Columbia University Press. 514 pp.
- HONFI, A. I. & J. R. DAVIÑA. 2004. Estudios genéticos en orquídeas: la contribución de la citogenética en el mejoramiento y la conservación. Actas II Congreso Argentino de Orquideología y Conservación y I Jornadas Argentinas sobre Bromeliáceas. Montecarlo, Misiones, Argentina. Septiembre/2004.
- JONES, K. & C. JOPLING. 1972. Chromosomes and the classification of the Commelinaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 65: 129-162.
- KAUL, V., A.K. KOUL & N. SHARMA. 2007. Genetic system of two rainy season weeds: *Commelina benghalensis* L. and *Commelina caroliniana* Walter. *Chromosome Botany* 2: 99-105.
- LEVAN, A., K.L. FREDGA & A.A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LEWIS, W.H. 1964. Meiotic chromosomes in African Commelinaceae. *Sida* 1: 274-293.
- MOORE, R.J. 1973. Index to plant chromosome numbers 1967-1971. *Regnum Vegetabile* 90: 1-539.
- MOORE, R.J. 1974. Index to plant chromosome numbers for 1972. *Regnum Vegetabile* 91: 1-108.
- MOORE, R.J. 1977. Index to plant chromosome numbers 1973-1974. *Regnum Vegetabile* 96: 1-257.
- NRCS. 2008. Natural Resources Conservation Service. URL: <http://plants.usda.gov>. Visitado: 31 de marzo de 2008.
- ROMERO ZARCO, C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 3: 531-536.
- ROMEU PITREZ, S., L. PESSOA FÉLIX, R. BARRETO & M. GUERRA. 2001. Números cromossómicos de

- especies de Commelinaceae R. Br. ocorrentes no nordeste do Brasil. Boletim Botânico de la Universidad de Sao Paulo 19: 7-14.
- SHARP, P.J. & D.L. HAYMAN. 1988. An examination of the role of chiasma frequency in the genetic system of marsupials. Heredity 60: 77-85.
- STEBBINS, G.L. 1958. Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbour Symposium in Quantitative Biology 23: 365-378.
- STEBBINS, G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. New York: Addison-Wesley Co. 209 pp.
- TROPICOS.ORG 2008. Missouri Botanical Garden. URL: <http://www.tropicos.org/Name/8300281>.
- Visitado: 30 de agosto de 2008.
- WEBSTER, T.M., M.G. BURTON, A.S. CULPEPPER, J.T. FLANDERS, T.L. GREY & A.C. YORK. 2006. Tropical spiderwort (*Commelina benghalensis* L.) control and emergence patterns in preemergence herbicide systems. Journal of Cotton Science 10: 68-75.
- WIERSEMA, J.H. & B. LEON. 1999. World Economic Plants: A standard reference. Boca Raton: CRC Press. 749 pp.
- WILSON, A.K. 1981. Commelinaceae. A review of the distribution, biology and control of the important weeds belonging to this family. Tropical Pest Management 27: 405-418.

Recibido: 29.10.08

Aceptado: 22.12.08