

NECTARIOS Y VASCULARIZACIÓN FLORAL DE *PIRIQUETA* Y *TURNERA* (TURNERACEAE)

ANA MARÍA GONZALEZ¹

Summary: Nectaries and floral vasculature in *Piriqueta* and *Turnera* (Turneraceae). Floral vascularization was analysed in 10 *Piriqueta* species and in 27 *Turnera* species, belonging to the nine series of the genus. *Piriqueta* flowers present a crown in the gorge that lacks vascularization. A ligule, located at the petal blade base, was found in *T. capitata* and *T. panamensis*; its structure is anatomically similar to the crown, and also lacks vascularization. All species have five masses of glandular tissue, deeply immersed in the receptacle, between the sepal and staminal traces. Differences among species are detected when the staminal filaments set apart of the other pieces of the floral tube. Three nectaries were found: on the tube, staminal and nectar pocket; the last one is the most differentiated. Two types of nodal anatomy are described: 1) where the peduncle and the petiole are free, being the flowers strictly axilar, and 2) with the peduncle and petiole partially or totally adnated. The epifilous flowers represent a derived condition, being axilar in their origin, because petiole and peduncle traces are independent. According to the analysed characters an evolutionary sequence is suggested, where *Piriqueta* would be in the lower position; in the genus *Turnera*, the series *Salicifoliae*, *Capitatae* and *Annulares* would be the less specialised, *Papilliferae*, *Microphyllae*, *Stenodictyae* and *Leiocarpae* would be in an intermediate position, while *Anomalae* and *Turnera* would have the most derived characters of the genus.

Key words: *Piriqueta*, *Turnera*, vascularization, nectary, floral anatomy, crown, ligule, nodal structure.

Resumen: Se estudió la vascularización floral en 10 especies de *Piriqueta* y en 27 especies pertenecientes a las nueve series del género *Turnera*. Las flores de *Piriqueta* presentan una corona en la garganta, confirmándose anatómicamente la ausencia de vascularización en todas las especies. En *Turnera capitata* y *T. panamensis* se encontró una lígula en la base de la lámina de los pétalos, de estructura similar a la corona, careciendo de vascularización. Todas las especies poseen cinco masas de tejido glandular inmerso profundamente en el receptáculo, interpuesto entre los haces de sépalos y estambres. Se reconocen tres nectarios de acuerdo a la manera en que se dispone el tejido nectarífero cuando los filamentos estaminales se separan de las restantes piezas con que forma el tubo floral: nectarios del tubo, estaminales y bolsillos nectaríferos; estos últimos son los más diferenciados. Al analizar la vascularización se encontraron dos tipos de anatomía nodal: 1) flores estrictamente axilares, con el pedúnculo libre del pedicelo y 2) con el pedúnculo y el peciolo parcial o totalmente soldados. Las flores epifilas representan una condición derivada, siendo originalmente axilares, ya que las trazas del peciolo y pedúnculo están libres. Considerando estas características florales se sugiere una secuencia evolutiva, donde *Piriqueta* estaría en una posición inferior; en el género *Turnera*, las series *Salicifoliae*, *Capitatae* y *Annulares* serían las menos diferenciadas, *Papilliferae*, *Microphyllae*, *Stenodictyae* y *Leiocarpae* se ubicarían en una posición intermedia, mientras que las series *Anomalae* y *Turnera* presentarían los caracteres más desarrollados del género.

Palabras clave: *Piriqueta*, *Turnera*, vascularización, nectario, anatomía floral, corona, lígula, estructura nodal.

INTRODUCCIÓN

El género *Piriqueta* está constituido por 41 especies americanas y una africana, en tanto que *Turnera* presenta unas 100 especies americanas y dos africanas (Arbo, 1995, 1995a).

Urban (1883) ordenó el género *Turnera* en nueve series de acuerdo a la organización floral y otros caracteres morfológicos. Arbo (1986) estableció una secuencia evolutiva en la morfología floral considerando *Piriqueta* y tres series de *Turnera*. En estos

¹Parte de la tesis doctoral presentada a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. IBONE, C.C. 209, 3400 Corrientes. E-mail: amgonza@unne.edu.ar

géneros el análisis de la anatomía y vascularización floral es escaso. Berger (1919) estudió la anatomía floral de varias especies de la familia pero no incluye la vascularización ni los nectarios florales; Johnson (1958) analizó el fenómeno de la epifilia en *Turnera* y *Helwingia*; Rao (1949) estudió el origen del tubo calicino en *T. ulmifolia*.

Las flores de ambos géneros son hermafroditas, pentámeras, actinomorfas, frecuentemente heterostilas, solitarias o reunidas en pequeñas inflorescencias (Urban, 1883; Arbo, 1986, 1987). La presencia de una corona en la flor es la característica que permite diferenciar al género *Piriqueta*. Urban (1883) describe las flores de ambos géneros con los sépalos soldados en un tubo calicino al cual se

suel dan las uñas de los pétalos y la base de los filamentos estaminales. Rao (1949) analizó la vascularización floral de *T. ulmifolia*, comprobando la naturaleza apendicular del tubo calicino. Esta estructura fue descripta como hipanto en *T. ulmifolia* por Vijayaraghavan & Kaur (1967), y como hipanto apendicular en las flores de la serie Turnera (Arbo, 1986). Al estudiar la vascularización y anatomía floral de *P. racemosa*, *T. hassleriana* y *T. joelii* (Gonzalez, 1993) se usó la denominación tubo floral siguiendo a Takhtajan (1991), dado que esta expresión describe claramente la estructura formada por la fusión de las bases de los sépalos, uña de los pétalos y porción basal de los filamentos estaminales. En el mismo trabajo se aportan datos para interpretar la evolución de estos géneros y se encontró además que las especies estudiadas poseen distintos tipos de nectario floral. Anteriormente, los nectarios florales fueron estudiados solamente en *T. ulmifolia* por Elias *et al.* (1975) y Bahadur *et al.* (1985).

El objetivo de este trabajo es analizar comparativamente la anatomía de las flores en especies de ambos géneros a fin de: 1) determinar la posición y tipo de nectario floral, 2) proveer descripciones detalladas de la organización y vascularización floral, y 3) clarificar la naturaleza y alcance de la epifilia en las distintas especies. Este análisis incluye varias especies de *Piriqueta* y representantes de todas las series de *Turnera*, para comparar los datos obtenidos con otros publicados previamente a fin de sugerir una probable secuencia evolutiva basada en los caracteres florales.

MATERIALES Y MÉTODO

Para la presente investigación se utilizó principalmente material proveniente de viajes de colección, conservado en FAA (*) o recolectado y mantenido bajo cultivo (#). La identificación de las especies corresponde a la Lic. María Mercedes Arbo. Los ejemplares testigo citados seguidamente están depositados en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina (CTES).

Piriqueta

P. carnea Urban, BRASIL. Bahía: Mun. Gentio do Ouro, 500-550 m, alrededores de Santo Inácio y hasta 9 Km al N, camino a Xique, Xique, serra de Açuruá, Arbo *et al.* 5330 (*).

P. cistoides (L.) Griseb. subsp. *caroliniana* (Walter)

Arbo, BRASIL. Bahía: Iaçú, ponte sobre o Rio Paraguaçu, Hatschbach *et al.* 56981 (#).

P. duarteana (Cambess.) Urban var. *duarteana*, BRASIL. Bahía: Mun. Palmeiras, BR-242, 18 Km W de la entrada a Lenois, Arbo *et al.* 5312 (*); Serra de Tombador, 19 Km NW de Jacobina, BR-324, Arbo *et al.* 7386 (*).

P. guianensis N. E. Brown subsp. *elongata* (Urban et Rolfe) Arbo, BRASIL. Bahía, Mun. Feira de Santana, Campus da UEFS, Crepaldi 2 (*).

P. morongii Rolfe, ARGENTINA. Corrientes: Dep. Ituzaingó, Villa Olivari, Fiplasto, costa del río Paraná, 0-100 m, Arbo *et al.* 6040 (#); ruta 12 y entrada a Sta. Ana, Gonzalez 32 (#).

P. nanuzae Arbo, BRASIL. Bahía: Mucujé, Arbo *et al.* 2540 (*).

P. ochroleuca Urban, PARAGUAY. Dep. Cordillera, Caacupé, barrio Kennedy, Gonzalez *et al.* 17 (*).

P. sidifolia (Cambess.) Urban var. *multiflora* Urban, BRASIL. Minas Gerais, Buenópolis, 650 m, Curimataí, lugar llamado Simão, Mello Silva *et al.* 614 (*).

P. suborbicularis (St Hil. & Naud.) Arbo, PARAGUAY. Dep. Itapúa, 0-100m, 9 Km SE de General Delgado, Arbo *et al.* 6155 (#); 9 Km SE de Delgado, Gonzalez *et al.* 28 y 29 (#).

P. taubatensis (Urban) Arbo, ARGENTINA. Misiones: Ayo. Zaimán, Schinini *et al.* 27589 (#); Puerto Candelaria, Loreto, Gonzalez 33 (#). Corrientes: Dep. Ituzaingó, ruta 34, camino a San Carlos, Gonzalez 39 (#).

Turnera

Serie Annulares

T. annularis Urban, BRASIL. Bahía: Faz. Monte Alegre, entrada a ca. 1 Km na estrada para Itacaré, ca. 10 Km na entrada, J. Jardim 1032 (*).

Serie Anomalae

T. cearensis Urban, BRASIL. Bahía: Mun. Andaraí, ca. 400 m, 39 Km NE de Mucujé, camino a Nova Redenção, Arbo *et al.* 5777 (*).

T. bahiensis Urban, BRASIL. Bahía: Barra da Estiva, ca. 890 m, 22 Km NE Barra da Estiva, 2 Km antes de Sincorá Velho, Arbo *et al.* 5753 (*).

T. blanchetiana Urban var. *subspicata* Urban, BRASIL. *Mato Grosso do Sul*: Mun. Ladario, estrada indo para fazenda Urúba, Pott, Gonzalez *et al.* 3242 (*).

T. blanchetiana Urban var. *capituliflora* Urban, BRASIL. *Bahía*: 15 Km al W de Itiúba, camino a Filadelfia, Arbo *et al.* 7323 (*).

Serie Capitatae

T. capitata Cambess., BRASIL. *São Paulo*: Parque Estadual das Fontes de Ipiranga, trilhas do nucleo de lazer, Catharino & Gonzalez 2154 (*).

Serie Leiocarpae

Turnera sp., BRASIL. *Minas Gerais*: BR-251, extremo N de serra da Bocaina, próximo a las nacientes del rio Ventania, Mello Silva *et al.* 760 (*).

T. melochioides Cambess., PARAGUAY. *Dep. Amambay*: Parque Nac. Cerro Corá, camino de Administración a monumento histórico, Gonzalez *et al.* 55 (*). BRASIL. *Bahía*: BR-324, 12 Km NW a Jacobina, camino a Umburanas, Arbo *et al.* 7372 (*).

T. nervosa Urban, ARGENTINA. *Corrientes*: *Dep. Ituzaingó*, Rincón Ombú Chico, Arbo 2076 (#).

T. oblongifolia Cambess., BRASIL. *Minas Gerais*: Buenópolis, estrada para Curimataí, Mello Silva *et al.* 603 (*).

T. opifera Mart., BRASIL. *Minas Gerais*: Itacambira, estrada Itacambira-Pau-d'Oleo, 16 Km de Itacambira, Mello Silva *et al.* 636 (*); Botumirim, Serra da Canastra, extremidade Norte da Serra proximo a estrada para Itacambira, base da Serra Tinoco, 970 m s.n.m., Mello Silva *et al.* 641 (*).

T. pumilea L., BRASIL. *Piauí*: 3 Km W de Oeiras, Krapovickas *et al.* 38624 bis (#).

T. sidoides L. subsp. *pinnatifida* (Juss. ex Poir.) Arbo, ARGENTINA. *Jujuy*: *Dep. Ledesma*, ruta 34, 4 Km S de Fraile Pintado, Schinini 19532 (*); *Dep. El Carmen*, Pampa Blanca, Schinini 19536 (*). *Corrientes*: *Dep. Mercedes*, ruta 123, 5 Km E de la entrada a Yofre, Solís Neffa *et al.* 307 (#).

Serie Microphyllae

T. diffusa Willd. ex Schultes, BRASIL. *Bahía*: Mun. *Morro do Chapéu*, ca. 1000 m, BR-052, 14 Km

WNW de Morro do Chapéu, camino a América Dourada, Arbo *et al.* 5354 (*).

T. hebeptala Urban, BRASIL. *Bahía*: Mun. *Santana do Riacho*, Barauninha, Hatschbach *et al.* 65059 (*).

Serie Papilliferae

T. caatingana Arbo, BRASIL. *Bahía*: Mun. *Caetité*, 20 Km E de Caetité, camino a Brumado, Arbo *et al.* 5645 (*).

T. chamaedrifolia Cambess., cultivada en Corrientes procedente de BRASIL. *Bahía*: Feira de Santana, Faz. Boa Vista, Serra de São José, Noblick 3175 bis (#).

Serie Salicifoliae

T. panamensis Urban, PANAMÁ. Shore s/número (*).

T. steyermarkii Arbo, VENEZUELA. *Amazonas*: Laja Suiza, Río Guasacavi, 3.5 Km SSW de Santa Cruz, Berry *et al.* 5856 (*).

T. weddelliana Urban & Rolfe, PARAGUAY. *Paraguarí*: Cerro Capilla, Gonzalez *et al.* 25 (#).

Serie Stenodictyae

T. acuta Willd. ex Schultes, VENEZUELA. *Amazonas*: Mun. *Autana*, Río Cuao, entre Raudal del Danto y Caño la Raya, Castillo 5476 (*).

Serie Turnera (= *Canaligerae*)

T. hermannioides Cambess., BRASIL. *Bahía*: ca. 14°12'S, 41°26'W, ca. 500 m, Arbo *et al.* 5680 (#).

T. simulans Arbo, BRASIL. *Bahía*: Mun. *Barra da Estiva*, 8 Km S Barra da Estiva, camino a Ituaçu: Morro do Ouro y Morro da Torre, 1190-1290 m, Arbo *et al.* 5710 (*).

T. stenophylla Urban, BRASIL. *Bahía*: Mun. *Gentio do Ouro*, 500-550 m, alrededores de Santo Inácio y hasta 9 Km al N de camino a Xique-Xique, Serra de Açuruá, Arbo *et al.* 5319 (*).

Complejo T. ulmifolia

T. aurelii Arbo, PARAGUAY. Río Salado, camino de Limpio a Emboscada, Schinini 23860 (#).

T. grandidentata (Urban) Arbo, PARAGUAY. *Dep. Central*: Cerro Coi, 1 Km S de Areguá, sobre el camino a Capiatá, Gonzalez & Arbo 10 (#).

T. velutina Presl, cultivada en Corrientes, procedente de MÉXICO. Oaxaca: Santo Domingo, Koch & Fryxell 78341-bis (#).

Para el estudio anatómico se realizaron preparados permanentes utilizando deshidratantes histológicos (Gonzalez & Cristóbal, 1997), la infiltración en parafina se realizó según la técnica tradicional (Johansen, 1940). Se realizaron cortes seriados de 8-10 µm de espesor, con micrótopo rotativo, se colorearon con safranina - astra blue (Luque *et al.*, 1996) y se montaron con bálsamo de Canadá sintético.

Abreviaturas usadas en el texto y en referencias de las figuras: CT: corte transversal, CL: corte longitudinal, NF: nectario floral, NEF: nectario extrafloral.

RESULTADOS

Morfología y anatomía

Las flores pueden ser sésiles, con pedúnculo libre o con diverso grado de adnación al peciolo, presentando entonces flores epifilas, como ocurre en muchas especies del género *Turnera*. Pueden presentar o no pedicelo, en el primer caso poseen una articulación donde llevan un par de profilos, que en las especies de *Turnera* están más o menos desarrollados, mientras que en *Piriqueta* pueden estar bien desarrollados, reducidos y sin vascularización o reemplazados por coléteres. Si las flores carecen de pedicelo los profilos se insertan en la base del receptáculo o están brevemente soldados al mismo.

En ambos géneros las flores son pentámeras, actinomorfas, con estambres episépalos y anteras de dehiscencia longitudinal. La base de los sépalos, la uña de los pétalos y la base de los filamentos estaminales se encuentran soldadas formando un tubo floral; muchas veces al desprenderse los filamentos, los sépalos y pétalos continúan soldados por un breve trecho constituyendo un tubo periántico. El gineceo es tricarpelar, súpero o semiínfero, con óvulos anátropos de placentación parietal, con tres estilos y estigmas ramificados.

Los nectarios florales están interpuestos entre sépalos y filamentos estaminales. Al analizar los cortes transversales seriados el tejido glandular ya puede ser observado en el interior del receptáculo, ubicado entre los haces de sépalos y estambres; este

tejido aumenta de volumen a medida que las trazas mencionadas completan su recorrido por el receptáculo e ingresan a las respectivas piezas. En el tubo floral, los filamentos estaminales pueden estar soldados a la uña de los pétalos por sus bordes dejando un bolsillo entre filamento estaminal y sépalo o pueden estar soldados por su cara externa a la base de los sépalos. De acuerdo a la manera en que se produce la adnación de los filamentos al tubo y a la posición que adopte el tejido nectarífero, se pueden definir tres nectarios.

El bolsillo nectarífero (Fig. 1 A-B) se forma cuando en el tubo floral cada filamento estaminal está soldado por sus bordes a la uña de los pétalos, quedando un bolsillo entre cada filamento y el sépalo opuesto (Fig. 4 H) siendo uno por cada uno de los cinco estambres. El tejido nectarífero puede estar rodeando todo el contorno de este bolsillo (Fig. 1 B, 4 G) o encontrarse sólo en la cara externa del filamento estaminal (Fig. 1 A, 9 I). La profundidad del bolsillo varía entre las especies.

Cuando los filamentos estaminales están soldados por su cara externa a la base de los sépalos y no por sus bordes como en el caso anterior, el tejido nectarífero se presenta como una masa que une ambas piezas (Fig. 1 C, 3 F, 5 J, 7 P). Se plantean dos posibilidades cuando los filamentos se liberan del tubo floral:

Nectario del tubo: el tejido nectarífero se continúa por el tubo periántico formando protuberancias en correspondencia con los sépalos (Fig. 3 G) o puede extenderse por toda la cara interna del tubo periántico (Fig. 8 H). En otros casos el tejido nectarífero se continúa brevemente, tanto sobre la cara externa de los filamentos como sobre la interna del tubo periántico (Fig. 5 L); menos frecuentemente, el tejido del nectario desaparece al separarse cada filamento estaminal del sépalo opuesto (Fig. 7 Q).

Nectario estaminal: (Fig. 1 E, 6 P-Q) el tejido nectarífero se continúa sólo en la cara externa o abaxial de los filamentos.

En todos los casos, el tejido nectarífero comprende tanto la epidermis como las capas subyacentes. La epidermis presenta células pequeñas, poligonales en vista superficial, cuadrangulares en transcorte, de citoplasma granuloso y núcleo grande, posee estomas anomocíticos sin cámara subestomática; la cutícula es delgada y lisa. El tejido subepidérmico también posee características glandulares, está formado por células poliédricas sin espacios inter-

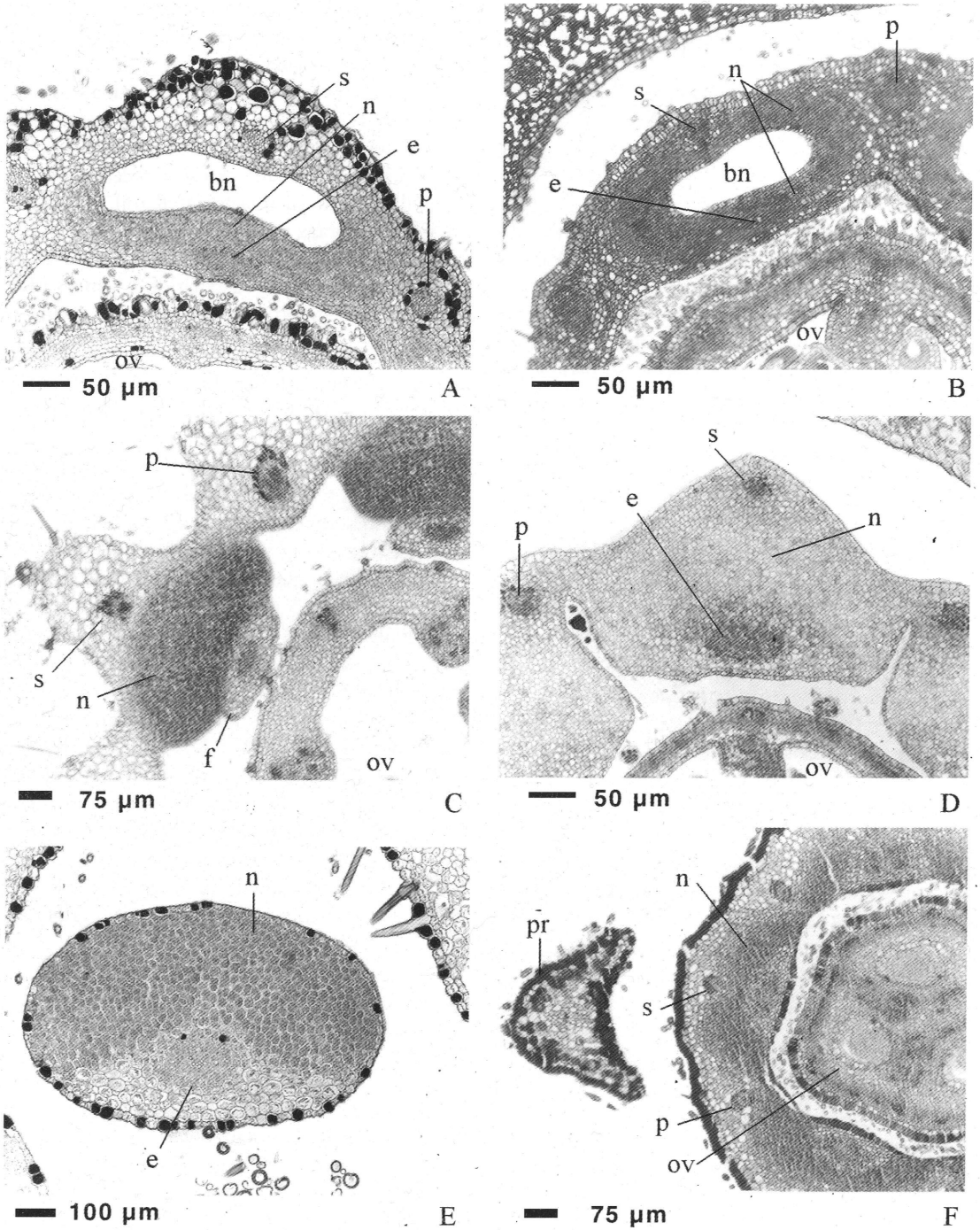


Fig. 1. Nectarios florales en corte transversal. A: *Turnera similans*. B: *T. bahiensis*. C: *Piriqueta suborbicularis*. D: *T. annularis*. E: *Turnera* sp. F: *T. steyermarkii*. Abreviaturas= bn: bolsillo nectarífero, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, n: tejido nectarífero, ov: ovario, p: haz petalar, pr: profilo, s: haz del sépalo.

celulares, de paredes delgadas, citoplasma denso y granuloso que se tiñe intensamente con colorantes citoplasmáticos, el núcleo es conspicuo; puede presentar granos de almidón simples y compuestos. Los haces sepalares y estaminales no presentan ninguna ramificación que inerve el tejido glandular.

Vascularización

A fin de simplificar las descripciones se detalla a continuación el plan básico de vascularización encontrado en todas las especies analizadas, las variaciones se describen en cada especie. Ya que las flores pueden ser estrictamente axilares con el pedúnculo libre o ausente, o epifilas con el pedúnculo soldado total o parcialmente al pecíolo de la hoja axilante, el análisis comprende la estructura vascular del nudo y la flor, tanto en flores axilares como epifilas, con y sin yemas seriales.

Región nodal: La anatomía es diferente en las flores con pedúnculo libre y en las epifilas.

Tipo 1: Flores axilares con pedúnculo floral libre (Fig. 2 C, H). El nudo es trilacunar con tres trazas (Fig. 2 C), inicialmente se desprenden dos trazas laterales pequeñas (Fig. 2 D) y luego una traza central, de mayor desarrollo que inmediatamente se fracciona en una traza mediana que inervará el pecíolo (Fig. 2 E) y dos trazas marginales (Fig. 2 E-F) que se unen por sus bordes progresivamente, formando un anillo que vasculariza el pedúnculo floral (Fig. 2 G, H). La separación de tallo, pedúnculo y pecíolo se produce inmediatamente después de que las trazas se han individualizado, y se realiza simultáneamente (Fig. 2 C, H). En el caso de presentarse yemas seriales se desprenden dos pares de trazas marginales en forma de arcos enfrentados, entre la traza media del pecíolo y la estela, un par para la yema y otro para el pedúnculo.

Tipo 2: Flores epifilas, pedúnculo floral adnato al pecíolo (Fig. 2 I-O). El nudo es trilacunar, las dos trazas laterales opuestas se originan primero (Fig. 2 J-K) y luego la traza central, que al separarse se fragmenta en la traza media y dos haces marginales de menor tamaño (Fig. 2 L). La traza media inervará el pecíolo mientras que las marginales se unirán por sus bordes formando un arco que se enfrenta al haz del pecíolo y constituirá la provisión vascular del pedúnculo; a este nivel se produce la separación de tallo y pecíolo (Fig. 2 M). Los haces en arco del pedúnculo reconstituyen un anillo de haces muy pequeños o una sifonostela durante el trecho en que

está soldado al pecíolo (Fig. 2 N-O). Al separarse pecíolo y pedúnculo, sus respectivas provisiones vasculares ya están perfectamente individualizadas, la del pecíolo formada por un haz colateral en forma de arco amplio y la del pedúnculo por una sifonostela ectofloica; la adnación entre estas piezas es sólo a nivel de tejidos parenquimáticos (Fig. 2 I, O). También aquí pueden existir yemas seriales entre la flor y el tallo; en ese caso la traza central se fragmenta originando la traza media del pecíolo y dos pares de trazas marginales, el par orientado hacia el tallo constituye la provisión vascular de la yema serial, el par de trazas externo es el que inerva el pedúnculo.

Flor: El sistema vascular de la flor se origina en una sifonostela ectofloica (Fig. 4 B) o una estela de 10 haces vasculares (Fig. 3 A). El primer par de trazas que se separa inerva los perfiles (Fig. 6 B, C), en flores sin pedicelo los perfiles se separan recién en la base del receptáculo (Fig. 9 B). En la base del receptáculo se liberan 10 trazas; las primeras 5 son trazas petalares (Fig. 3 B-D); inicialmente son colaterales, a medida que se alejan de la estela se tornan concéntricas. Las 5 restantes son complejos sépalo-estaminales (Fig. 3 C, 5 G), al separarse se fragmentan en un haz colateral externo que inerva los sépalos y un haz interno, concéntrico perifloemático, con escasos elementos traqueales, que vasculariza los estambres (Fig. 3 D, 5 H). Luego se desprende de la estela el siguiente verticilo compuesto por 6 trazas colaterales pequeñas del ovario, las tres primeras constituyen los haces dorsales de los carpelos (Fig. 3 D), las otras tres son las trazas marginales, (Fig. 3 D); lo que queda de la estela se divide en numerosos hacecillos que se organizan en tres grupos constituyendo los haces placentarios (Fig. 3 E-F). También puede suceder que los haces marginales y placentarios se separen soldados, formando haces complejos (Fig. 6 P).

En la garganta del tubo floral los haces petalares se dividen radial y tangencialmente en cuatro porciones, las dos internas se sueldan e inervan el pétalo, en tanto que las dos externas constituyen los haces marginales de los dos sépalos contiguos (Fig. 6 S). Todas estas trazas volverán a dividirse varias veces para formar la red vascular de estas piezas (Fig. 4 J, 5 M). Los haces sepalares derivados de los complejos sépalo-estaminales son colaterales y representan la vena media de cada sépalo; también originan haces laterales que inervan el cáliz (Fig. 7 G). Los haces estaminales recorren el filamento y acaban ciegos en el conectivo (Fig. 3 F-H).

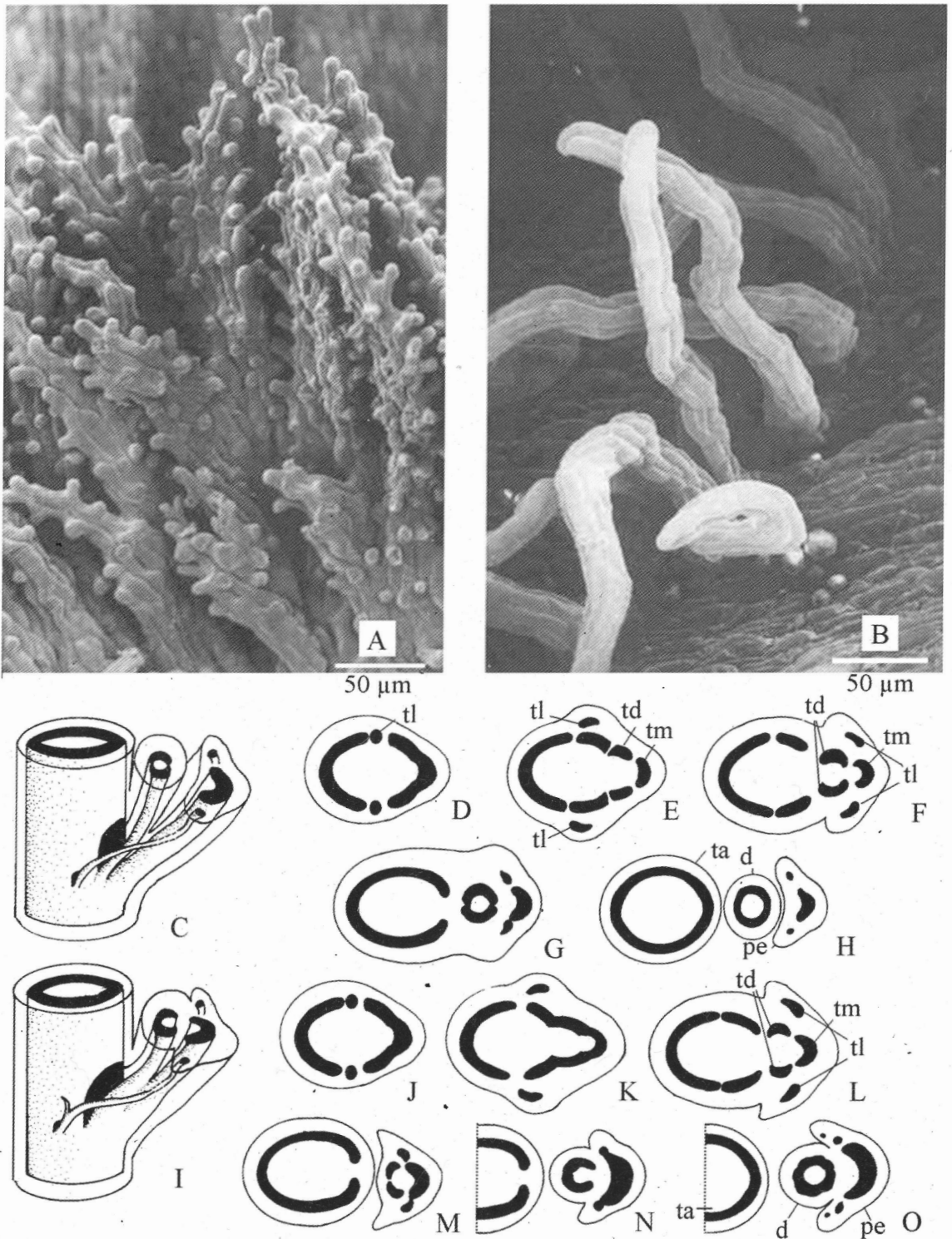


Fig. 2. Detalles de la anatomía floral observados con MEB. **A:** *Piriqueta racemosa*, corona. **B:** *Turnera panamensis*, lígula del pétalo. Reconstrucción de los diferentes tipos de estructura nodal. (Adaptado de Dickison, 1975). **C:** diagrama de la región nodal con una flor axilar, de pedúnculo libre, tipo 1. **D-H:** cortes transversales correspondientes al diagrama C, desde el nudo (**D**) hasta la separación de tallo, pedúnculo floral y pecíolo (**H**). **I:** diagrama de la región nodal con una flor epífila, tipo 2. **J-O:** transcortes correspondientes al diagrama I, desde el nudo (**J**) hasta la separación del tallo del pedúnculo-pecíolo todavía soldados (**O**). Abreviaturas= d: pedúnculo floral, pe: pecíolo, ta: tallo, td: trazas del pedúnculo, tl: trazas laterales, tm: traza media del pecíolo.

Cáliz, corola y androceo se hallan soldados en la base formando un tubo floral (Fig. 3 F, 8 F-G), con los haces de cada una de las piezas claramente identificables. Al separarse los filamentos estaminales, cáliz y corola continúan soldados formando un tubo periántico (Fig. 3 G, 8 I). Los haces dorsales del ovario recorren la pared carpelar y se continúan por los estilos (Fig. 5 M), llegando a la base de los estigmas el haz se divide dicotómicamente dos o tres veces; los haces marginales sólo llegan al ápice del ovario; de estos seis haces se desprenden haces laterales de menor diámetro que forman una red en los carpelos. Los haces placentarios inervan los óvulos.

Distribución taxonómica de los caracteres analizados

Piriqueta

Las flores son axilares, con pedúnculo floral libre y pedicelo desarrollado. Entre pedúnculo y pedicelo existe una marcada articulación, en esta zona los haces vasculares son más estrechos y las células taníferas son reemplazadas por células pequeñas e isodiamétricas. Los perfiles pueden estar desarrollados e inervados por trazas derivadas de las del pedúnculo, pueden reducirse careciendo de vascularización o pueden ser reemplazados por coléteres.

Corona: se inserta en la garganta del tubo floral; observando el interior de una flor desplegada, la corona forma una línea sinuosa, insertándose sobre la base de la lámina de los pétalos y más abajo a la altura de los sépalos. En su porción basal es una tenue membrana de 2 a 6 capas de células, carece de vascularización, está cubierta por una epidermis papilosa; la parte superior se separa en lacinias formadas por ambas epidermis con papilas conspicuas (Fig. 2 A, 3 H, J).

Nectarios florales: al separarse los filamentos estaminales el nectario queda adherido a la cara interna del tubo periántico formando una protuberancia más o menos prominente (Fig. 3 G). *P. nanuzae* representa el caso extremo, porque es la única especie en la que el tejido nectarífero se extiende por casi toda la cara interna del tubo periántico. De acuerdo con esta organización *Piriqueta* presenta nectarios del tubo. El tejido nectarífero posee gran cantidad de granos de almidón simples. La salida del néctar se produciría por estomas anomocíticos sin cámara subestomática ubicados en la superficie de la mitad superior del nectario (Fig. 3 I).

La vascularización se analizó en *P. carnea*, *P. morongii*, *P. ochroleuca* y *P. suborbicularis*. La región nodal tiene estructura del tipo 1. El pedúnculo floral está inervado por una sifonostela o 10 haces colaterales muy próximos entre sí (Fig. 3 A). Los 3 haces carpelares dorsales y los 3 marginales se separan simultáneamente; el resto de la estela se fragmenta en numerosos hacecillos hacia el interior de los haces marginales constituyendo los hacecillos placentarios (Fig. 3 D-E). El ovario es súpero, la base de la cavidad ovárica aparece en los transcortes seriados simultáneamente con la separación del ovario y el tubo floral (Fig. 3 F).

Turnera

Serie Annulares: *T. annularis* presenta las flores en inflorescencias capituliformes, cada flor está en la axila de una bráctea, el pedúnculo es muy breve, libre y carece de pedicelo. Los NF se encuentran en el tubo floral, al separarse los filamentos el tejido nectarífero se extiende por la base de los sépalos y de los filamentos estaminales.

La vascularización nodal es de tipo 1; el pedúnculo tiene 7 haces, dos de ellos están más separados e inervan los perfiles, los restantes se dividen radialmente de modo que al receptáculo entran 10 hacecillos. La mayoría de las flores analizadas presentó la vascularización descrita en el plan básico, pero ocasionalmente aparecen flores con un complejo sépalo-estamino-carpelar. El ovario es súpero, con tres depresiones en la base del lóculo, los haces carpelares marginales y placentarios se separan de la estela formando haces complejos.

Serie Anomaliae: *T. blanchetiana* y *T. bahiensis* presentan las flores sésiles en inflorescencias axilares; en *T. cearensis* el pedúnculo está desarrollado y es libre. Las tres especies presentan bolsillos nectaríferos, todo el tejido que rodea estas cavidades es glandular, tanto sobre el lado correspondiente al sépalo como sobre los filamentos estaminales (Fig. 1 B). La mitad superior de este bolsillo carece de tejido glandular (Fig. 4 H). La salida del néctar se produciría a través de estomas anomocíticos, sin cámaras subestomáticas ubicados en la porción basal del bolsillo (Fig. 4 G, K).

T. bahiensis tiene la particularidad de que casi todos sus tejidos son taníferos, algunas capas son completamente taníferas como la epidermis de los sépalos y las capas subepidérmicas de sépalos, ovario y estilos, mientras que las restantes presentan en el citoplasma gránulos de sustancias tánicas. Solo

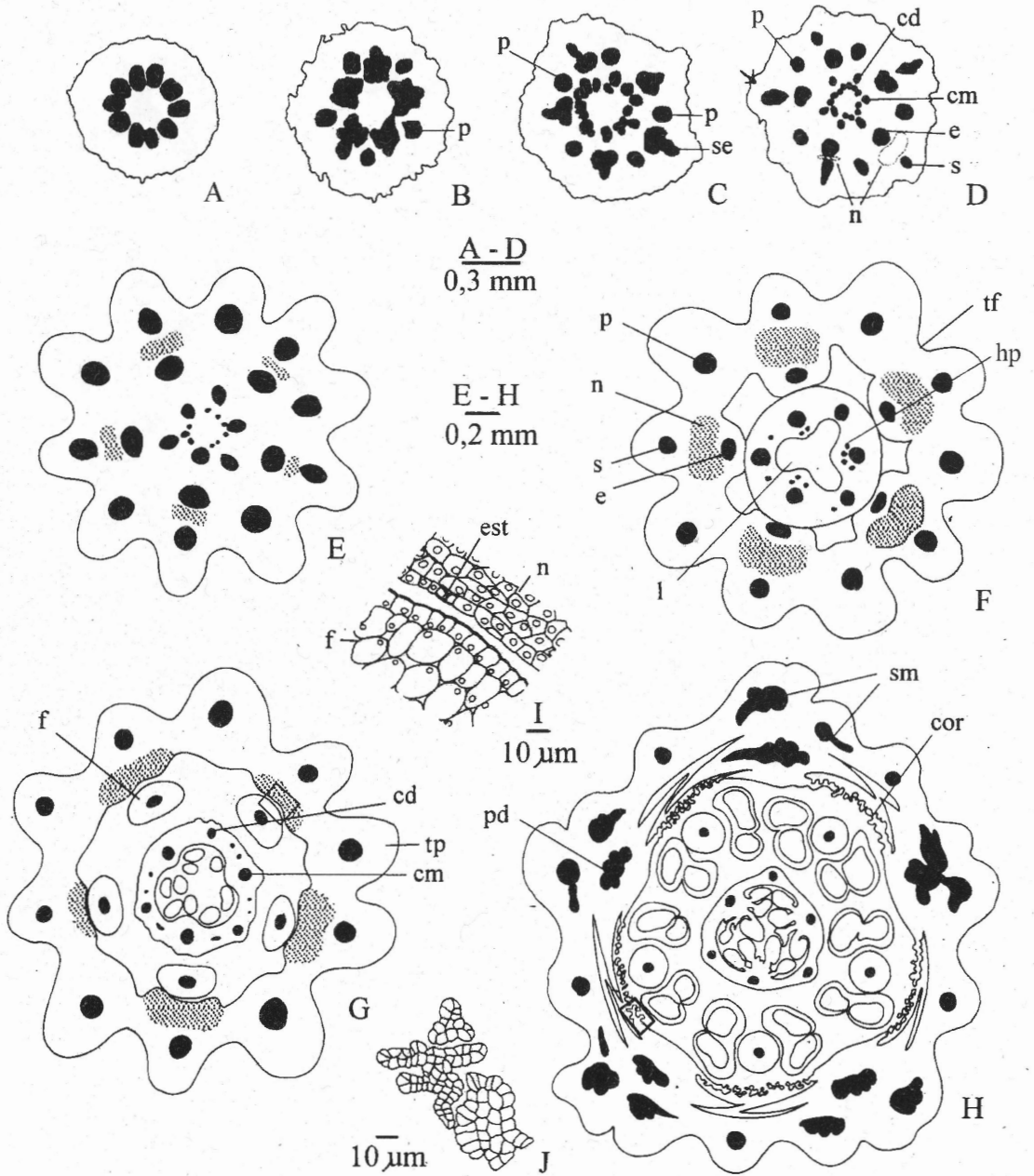


Fig. 3. Vascularización floral de *Piriqueta carnea* en transortes sucesivos. A: pedúnculo. B-E: receptáculo floral. F-H: tubo floral. I: detalle del nectario floral al separarse del filamento, señalado en G. J: detalle de la corona en CT, indicada en H. Abreviaturas= cd: haz carpelar dorsal, cm: haz carpelar marginal, cor: corona, e: haz estaminal, est: estoma, f: filamento estaminal, hp: haz placentario, l: lóculo, n: tejido nectarífero, p: haz petalar, pd: haz petalar dorsal, s: haz sepalar, se: complejo sepalo-estaminal, sm: haz sepalar marginal, tf: tubo floral, tp: tubo periántico.

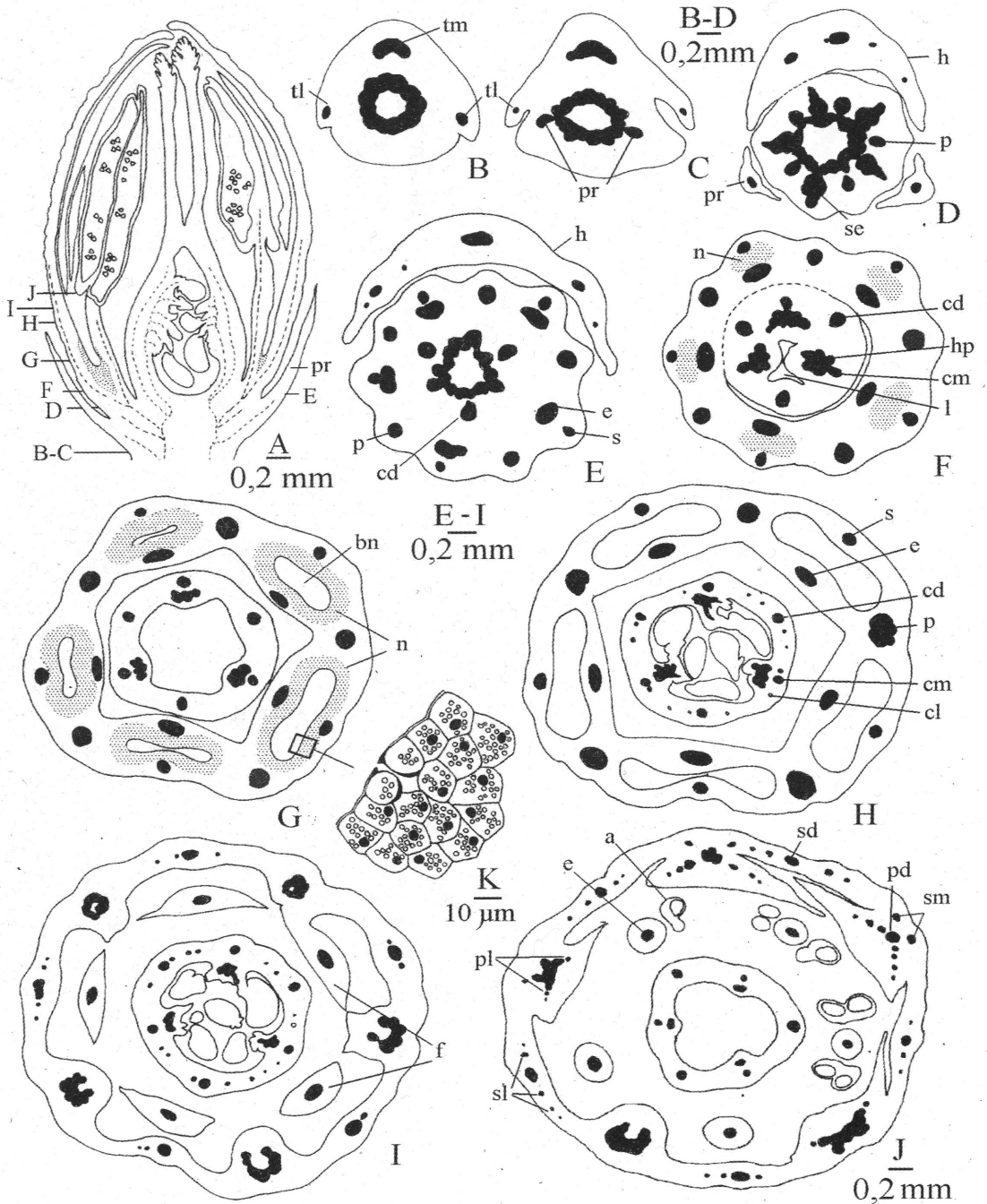


Fig. 4. Vascularización floral de *Turnera bahiensis*. A: corte longitudinal de pimpollo floral. B-J: cortes transversales de flor por los niveles indicados en A. K: detalle del nectario floral marcado en G, mostrando un estoma en CT. Abreviaturas= a: antera, bn: bolsillo nectarífero, cd: haz carpelar dorsal, cl: haz carpelar lateral, cm: haz carpelar marginal, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, h: hoja axilar, hp: haz placentario, l: lóculo, n: tejido nectarífero, p: haz petalar, pd: haz petalar dorsal, pl: haz petalar lateral, pr: haz del perfilo, s: haz sepalar, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepalo-estaminal, sl: haz sepalar lateral, sm: haz sepalar marginal, tl: traza lateral, tm: traza mediana.

las anteras carecen absolutamente de compuestos tánicos, los filamentos estaminales presentan taninos sólo hasta la zona de unión con las anteras. La flor no presenta pedúnculo, de modo que en los cortes transversales seriados se reconoce la base del receptáculo soldada con la hoja axilante, pero con vascularización independiente (Fig. 4 B), su anatomía nodal es del tipo 2. De la sifonostela se desprende el par de trazas opuestas que inervará los profilos (Fig. 4 C). La flor carece de pedicelo; por encima del nacimiento de las trazas de los profilos se separan simultáneamente las cinco trazas petalares y los cinco complejos sépalo-estaminales; al mismo tiempo la flor se separa de la bráctea axilante (Fig. 4 D). Al separarse los haces dorsales del ovario (Fig. 4 E), la sifonostela adopta forma triangular resolviéndose en tres trazas complejas marginal-placentarias (Fig. 4 E, F). A esta altura se separan los carpelos del tubo floral determinando un ovario súpero, al tiempo que se observa la aparición del lóculo (Fig. 4 F).

T. blanchetiana: La anatomía floral es similar a la de *T. bahiensis*, con menor cantidad de sustancias tánicas. Presenta las flores en inflorescencias axilares compactas. Cada flor es sésil y está en la axila de una pequeña bráctea, no posee pedicelo, los profilos se desprenden en la base del receptáculo. Esta especie presenta la misma vascularización floral que *T. bahiensis*.

T. cearensis: las flores son solitarias, axilares, el pedúnculo floral está desarrollado y aparentemente es libre. Carecen de pedicelo, insertándose los profilos en la base del receptáculo. Al analizar la vascularización nodal se observó que corresponde al tipo 2, al separarse del tallo el pedúnculo está soldado al peciolo por un trecho muy corto, de aproximadamente 2 milímetros. La vascularización floral es la misma que la de las especies anteriores.

Serie Capitatae: *T. capitata*: las flores están en inflorescencias terminales densas, el pedúnculo es corto, libre en las flores basales y soldado al peciolo en las apicales, encontrándose toda una secuencia entre ambos tipos; en las flores basales axilares la vascularización de la región nodal corresponde a la descrita como tipo 1, en las flores apicales epifilas es tipo 2. Carecen de pedicelo, los profilos se insertan en el ápice del pedúnculo (Fig. 5 C, E). En la inflorescencia las hojas axilantes están reducidas a brácteas.

Los nectarios florales se encuentran en el tubo, presentándose como prominentes masas de tejido glandular, interpuestas entre los haces de sépalos y

estambres (Fig. 5 J), al separarse estas piezas el tejido nectarífero se continúa muy brevemente por la cara interna o adaxial de los sépalos y por la cara externa o abaxial de los filamentos estaminales (Fig. 5 L). El ápice de los nectarios florales (observable en los sucesivos cortes transversales) presenta numerosos estomas anomocíticos, que carecen de cámara subestomática (Fig. 5 B, C).

El pedúnculo floral se halla vascularizado por una sifonostela ectofloica de la cual se separan las dos trazas de los profilos (Fig. 5 D). En el receptáculo se separan primero las trazas petalares, los complejos sépalo-estaminales se desprenden más arriba, alternándose con los haces petalares (Fig. 5 F, G). Los haces marginales y placentarios del carpelo se desprenden independientemente sin formar complejos (Fig. 5 H-I). A este mismo nivel se puede observar la aparición de la cavidad del ovario en los CT, mientras que la pared externa del mismo todavía se encuentra soldada al tubo floral, determinando un ovario ligeramente semiínfero (Fig. 5 I).

En el ápice de la uña de los pétalos se observa una lígula, expansión membranácea no vascularizada, formada por células de paredes delgadas y cutícula lisa, de estructura similar a la corona del género *Piriqueta* (Fig. 2 B, 5 A, M).

Serie Leiocarpae: *T. sidoides* subsp. *pinnatifida* presenta la porción basal del pedúnculo soldada al peciolo, el resto está libre, posee pedicelo desarrollado con un par de profilos en la articulación (Fig. 6 A). Al separarse los filamentos estaminales presentan sección semilunar, quedando los bordes soldados brevemente al tubo, lo que determina una pequeña depresión nectarífera, rodeada por tejido glandular, la cual desaparece tan pronto como los filamentos se separan (Fig. 6 H-I). Debido a su poca profundidad estas depresiones no pueden ser consideradas como bolsillos nectaríferos. Estas depresiones también se observaron en la subsp. *integrifolia*.

El pedúnculo floral está inervado por una sifonostela ectofloica de la cual se separan dos haces colaterales que vascularizan los profilos (Fig. 6 B). El pedicelo queda inervado por una sifonostela (Fig. 6 C). Ésta se fragmenta en numerosos hacecillos al desprenderse las trazas del perianto (Fig. 6 D-E). Luego se desprenden los 3 haces dorsales carpelares, 3 haces marginales y haces placentarios (Fig. 6 F); al mismo tiempo aparece en los cortes transversales el lóculo del ovario, ligeramente semiínfero (Fig. 6 G).

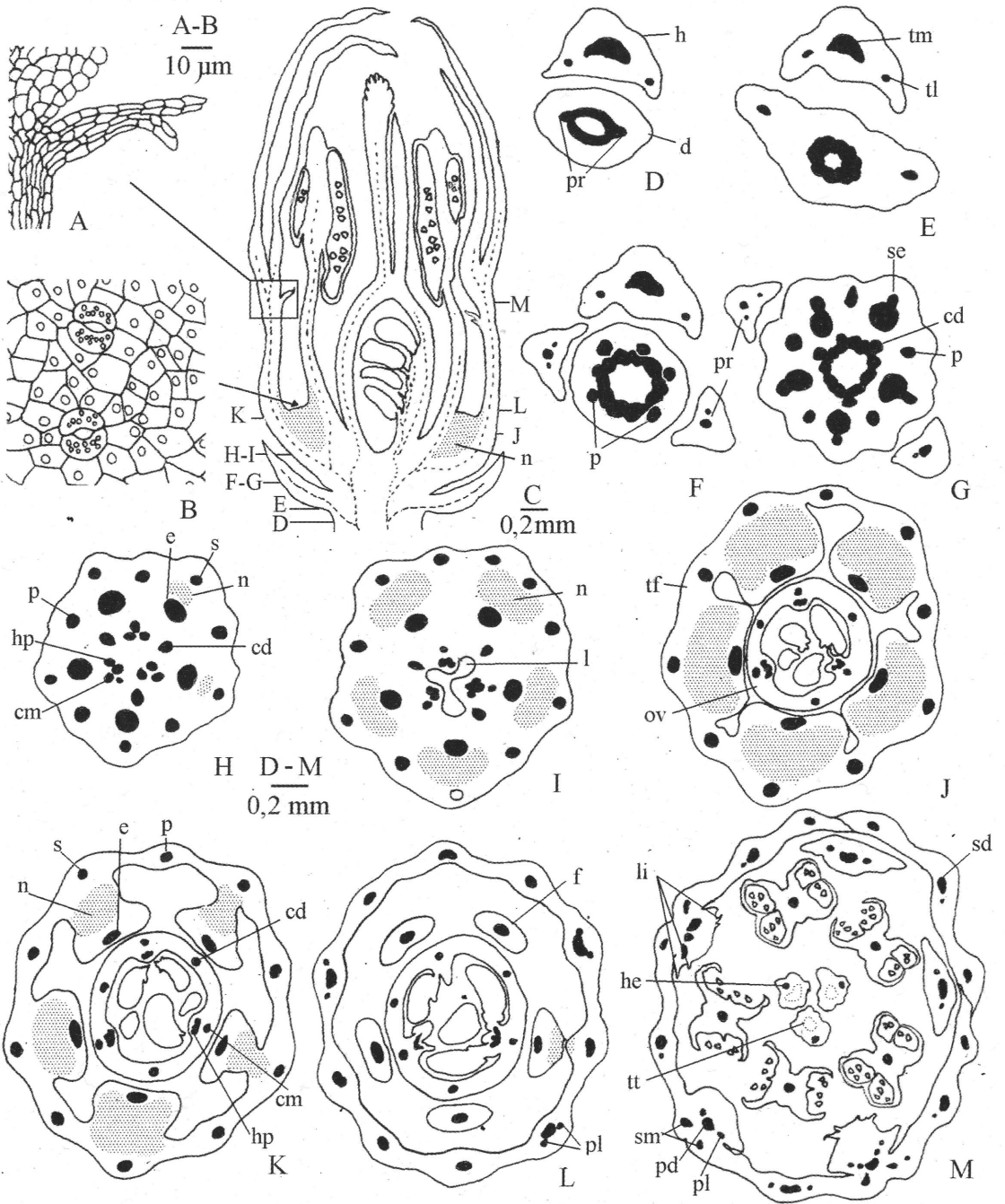


Fig. 5. Vascularización floral de *Turnera capitata*. A: CL de la lígula. B: vista superficial del nectario mostrando un par de estomas. C: CL de pimpollo floral. D-M: CT de flor a los niveles indicados en C. Abreviaturas= cd: haz carpelar dorsal, cm: haz carpelar marginal, d: pedúnculo floral, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, h: hoja axilar, hp: haz placentario, l: lóculo, li: lígula, n: tejido nectarífero, ov: ovario, p: haz petalar, pd: haz petalar dorsal, pr: haz del perfillo, s: haz sepalar, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepalo-estaminal, tf: tubo floral, tl: traza lateral, tm: traza mediana, tt: tejido de transmisión.

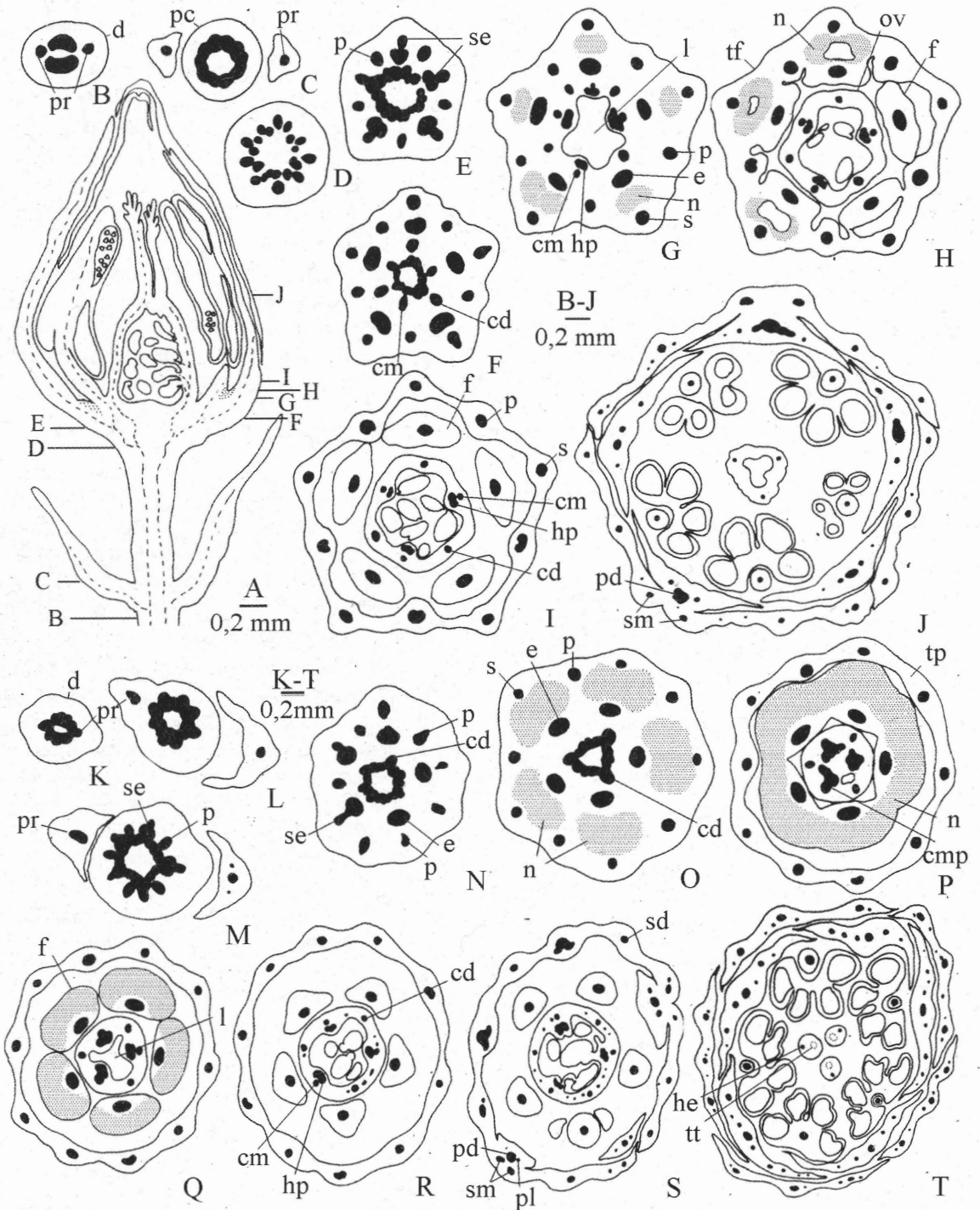


Fig. 6. Vascularización floral de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* (A-J) y *T. hebeptetala* (K-T). A: CL de pimpollo floral. B-J: CT de flor por los niveles indicados en A. K: transcorte de pedúnculo y peciolo soldados. L-M: separación de pedúnculo, peciolo y estípulas. N: pedúnculo. O-V: transcortes de flor desde el receptáculo hasta las anteras. Abreviaturas= cd: haz carpelar dorsal, cl: haz carpelar lateral, cm: haz carpelar marginal, cmp: complejo marginal-placentario, col: coléter, d: pedúnculo floral, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, he: haz del estilo, hp: haz placentario, l: lóculo, n: tejido nectarífero, p: haz petalar, pc: pedicelo floral, pe: peciolo, pd: haz petalar dorsal, pl: haz petalar lateral, pr: haz del perfilo, s: haz sepalar, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepalo-estaminal, sm: haz sepalar marginal, st: estípula, ta: tallo, tf: tubo floral, tl: traza lateral, tp: tubo periántico, tt: tejido de transmisión.

Las flores de las otras especies de esta serie son epifilas. La vascularización nodal en todas las especies corresponde al tipo 2. Los nectarios florales son estaminales en *Turnera* sp., *T. melochioides*, *T. oblongifolia*, *T. opifera*, *T. nervosa* y *T. pumilea*, quedan ubicados sobre el filamento de sección ovalada o trapezoidal, la salida del néctar se produciría por estomas en la cara externa del filamento. *Turnera* sp. es la especie en la que se observó mayor desarrollo del nectario; al separarse el filamento estaminal el tejido glandular se continúa ocupando prácticamente todo el filamento hasta cerca de la base de las anteras y el haz estaminal queda situado hacia la cara interna del filamento (Fig. 1 E). Los estomas para la salida del néctar se encuentran en la pared externa del filamento, concentrados en la porción apical del nectario. En *T. pumilea* el tejido nectarífero tiene escaso desarrollo, desaparece al separarse los haces de sépalos y estambres; en el ápice del NF se contaron entre 5 y 6 estomas en cada nectario, se observan superficialmente en los cortes transversales.

T. melochioides, *T. oblongifolia*, *T. opifera* y *T. pumilea*: estas especies carecen de pedicelo floral, los perfiles se desprenden en la base del receptáculo; su vascularización es igual a la de *T. sidoides*, sólo que presentan haces carpelares marginales y placentarios independientes y el ovario es súpero. La vascularización floral de *T. nervosa* difiere ligeramente de la descrita en que el pedúnculo presenta 7 hacesillos, dos de los cuales inervan los perfiles; inmediatamente los 5 restantes se dividen radialmente dando 10 pequeños haces que inervan el receptáculo. Los haces marginales son independientes de los placentarios.

Serie Microphyllae: Las flores de esta serie presentan el pedúnculo brevemente soldado al peciolo, los perfiles se desprenden de la base del receptáculo pues carecen de pedicelo. La vascularización nodal corresponde al tipo 2.

Los nectarios florales son estaminales; el tejido glandular ocupa prácticamente todo el volumen de la porción basal de los filamentos, el haz estaminal se ubica hacia la cara adaxial del filamento (Fig. 6 Q). La salida del néctar se produce por estomas distribuidos en la cara abaxial del filamento estaminal.

T. hebetepetala presenta estípulas soldadas a la base del peciolo, la vascularización de las mismas es provista por las trazas laterales (Fig. 6 L). Los haces petalares y sépalo-estaminales se desprenden simultáneamente de la estela (Fig. 6 M-N). Los ha-

ces dorsales del ovario se liberan después, la estela se resuelve finalmente en 3 complejos marginal-placentarios (Fig. 6 P, Q). Esta especie presenta la particularidad de carecer de tubo floral; en los cortes se observa la separación simultánea del tubo periántico, las bases de los filamentos estaminales soldadas entre sí y el ovario, súpero. El tubo periántico presenta 5 haces sepales y 5 petalares complejos (Fig. 6 P).

T. diffusa difiere en la disposición del nectario y la presencia de tubo floral. Los nectarios florales se encuentran en el tubo floral. El ápice del nectario marca la separación de los filamentos estaminales del tubo periántico, encontrándose numerosos estomas en esta zona. El ovario es súpero.

Serie Papilliferae: En las dos especies el tejido nectarífero es escaso y desaparece al separarse los filamentos del tubo periántico (Fig. 7 F, H), en la superficie pueden observarse estomas (Fig. 7 H). La separación de los filamentos puede producirse desde los bordes hacia el interior o formarse una pequeña depresión primero, pudiendo darse ambas situaciones en la misma flor.

T. caatingana presenta el pedúnculo floral soldado brevemente en la base al peciolo y carece de pedicelo. Su vascularización nodal es del tipo 2. Recién después que se separa el pedúnculo del peciolo se esbozan las trazas de los perfiles en la sifonostela del pedúnculo (Fig. 7 A-C). Al nivel en que los perfiles se desprenden del receptáculo ya se separaron los complejos sépalo-estaminales y los haces carpelares dorsales (Fig. 7 D) Los haces marginales y placentarios se desprenden de la estela independientemente (Fig. 7 E). El ovario es semiínfero, el lóculo se observa en los CT antes que se separe la pared carpelar del tubo floral (Fig. 7 E). El resto de la vascularización floral (Fig. 7 F, G) corresponde al esquema básico. *T. chamaedrifolia* sigue el mismo patrón de vascularización floral.

Serie Stenodictyae: En *T. acuta* los nectarios forman masas notables en el tubo floral, entre los haces sepales y estaminales (Fig. 7 P). Las flores tienen pedúnculo desarrollado, levemente soldado a la base del peciolo, carecen de pedicelo. La vascularización nodal es del tipo 2, el pedúnculo está inervado por una sifonostela; dos trazas opuestas se separan y se fraccionan en numerosos haces formando una red que vasculariza los perfiles, que son amplios, a veces soldados entre sí en su base, con 2 o más lóbulos

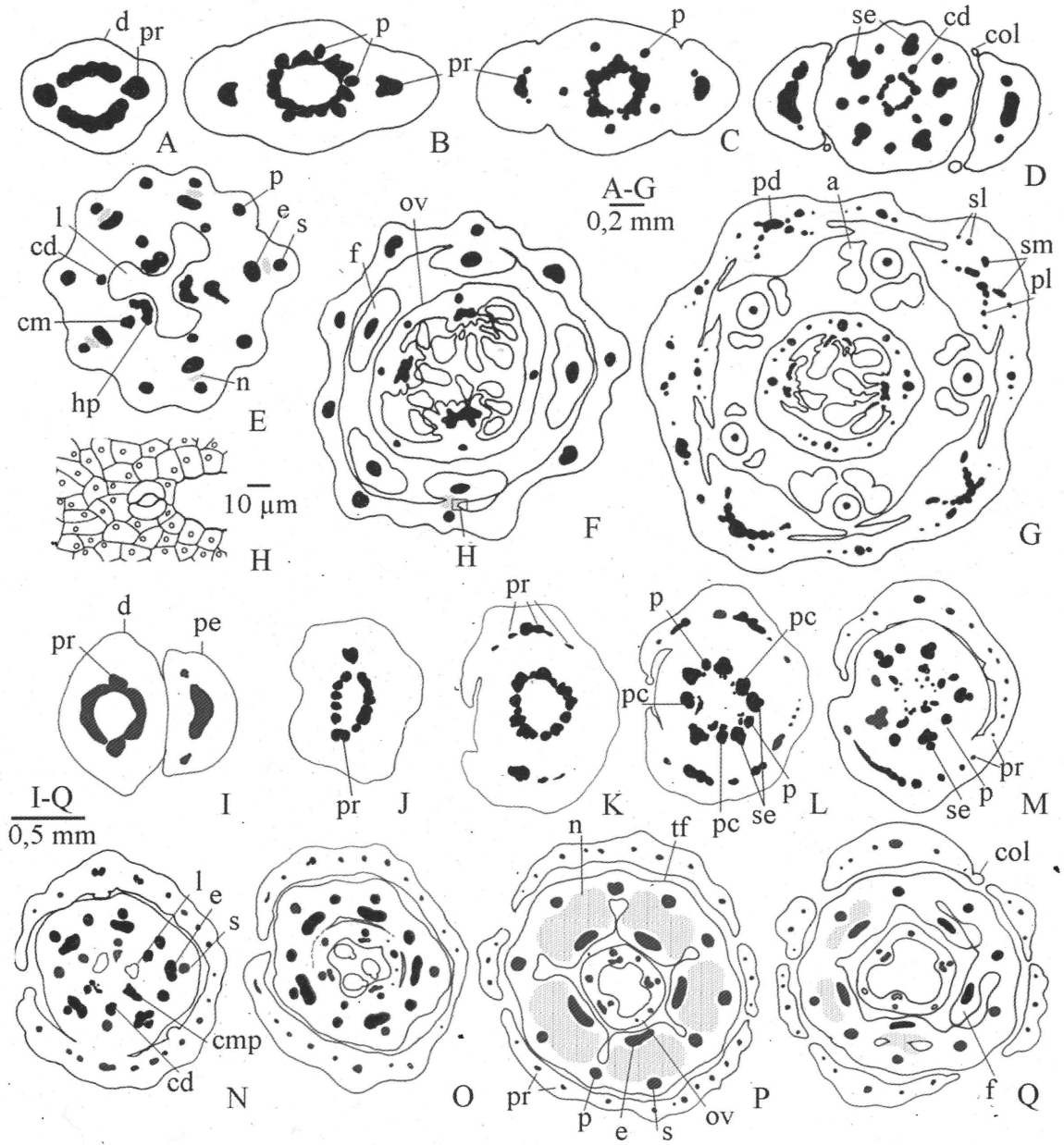


Fig. 7. Vascularización floral de *Turnera caatingana* (A-H) y *T. acuta* (I-Q). A: CT del pedúnculo. B-G: CT sucesivos de flor, desde el receptáculo hasta la base de las anteras. H: detalle de la superficie del NF. I: CT del pedúnculo y peciolo. J-Q: CT de flor desde el receptáculo hasta la base del tubo floral. Abreviaturas= a: antera, cd: haz carpelar dorsal, cm: haz carpelar marginal, col: coléter, d: pedúnculo floral, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, h: hoja axilar, hp: haz placentario, l: lóculo, ov: ovario, n: tejido nectarífero, ov: ovario, p: haz petalar, pd: haz petalar dorsal, pe: peciolo, pl: haz petalar lateral, pr: haz del profilo, s: haz sepal, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepal-estaminal, sm: haz sepalar marginal, tf: tubo floral.

libres (Fig. 7 K-Q). De la estela formada por numerosos hacecillos simultáneamente se separan 10 trazas: 5 son complejos sépalo-estaminales, 2 corresponden a pétalos y las tres restantes son complejos pétalo-carpelares (Fig. 7 L), que al separarse forman los haces dorsales del ovario y los tres haces petalares faltantes (Fig. 7 M). Los haces marginales y placentarios del ovario se separan de la estela formando complejos (Fig. 7 N). El ovario es semiínfero con tres depresiones en la base del lóculo.

Serie Salicifoliae: En esta serie hay especies como *T. steyermarkii* y *T. brasiliensis* con pedúnculo muy corto o ausente y sin pedicelo y otras como *T. panamensis* y *T. weddelliana* que presentan pedúnculo libre y pedicelo desarrollado.

En *T. steyermarkii* morfológicamente no se observa adnación del pedúnculo al pecíolo, pero en los cortes histológicos se aprecia que el corto pedúnculo está soldado por unas pocas micras al pecíolo, con anatomía nodal tipo 2. El ovario es súpero, y la base del lóculo presenta tres depresiones (Fig. 8 F-G). Los nectarios están en el tubo floral ocupando casi toda la parte interna del mismo, solamente una pequeña zona entre los haces estaminales y la epidermis interna carece de tejido nectarífero (Fig. 1 F, 8 E, G). Los estomas se encuentran en la epidermis interna del tubo floral. Cuando los filamentos estaminales se separan del tubo, éste todavía presenta tejido glandular en su cara interna (Fig. 8 H). En *T. brasiliensis* los nectarios están formando masas notables en el tubo floral, mientras que en *T. panamensis* el tejido nectarífero es escaso y aparece sobre la cara externa de los filamentos estaminales (Fig. 8 K), presentando estomas para la salida del néctar.

La vascularización nodal es del tipo 1, el pedúnculo está inervado por una sifonostela ectofloica que se fracciona en 10 haces en el pedicelo. Las bases de los sépalos y pétalos forman un tubo; los filamentos estaminales no se adhieren al tubo del perianto, por lo que en esta especie no se reconoce un tubo floral (Fig. 8 K). El ovario es súpero como en la especie anterior, en la base del mismo se observan tres depresiones. Los haces marginales y placentarios divergen en forma independiente (Fig. 8 L).

También se realizaron observaciones en *T. weddelliana*, la que presenta flores axilares, con pedúnculo y pedicelo desarrollado y libre, anatomía nodal tipo 1, su vascularización floral coincide con el esquema básico. No se obtuvieron cortes satisfactorios de la zona del nectario floral.

Serie Turnera: La flor presenta cinco bolsillos nectaríferos, el tejido glandular se extiende sólo sobre el filamento estaminal. La salida del néctar se produciría por estomas ubicados en la epidermis externa del filamento, no hay estomas en la base del bolsillo (Fig. 1 A, 9 I).

Las especies de esta serie tienen el pedúnculo floral totalmente soldado al pecíolo, su vascularización nodal corresponde al tipo 2, carecen de pedicelo, los perfiles están soldados parcialmente al receptáculo. En las especies analizadas la vascularización floral difiere del tipo básico en el hecho de que a veces se presentan complejos sépalo-estamino-carpelares, por soldadura de los haces dorsales de los carpelos a los complejos sépalo-estaminales.

T. aurelii, *T. grandidentata*, *T. grandiflora*, *T. velutina* y *T. hermannioides*: el pedúnculo está inervado por una sifonostela (Fig. 9 A-B) que se fracciona en numerosos hacecillos al separarse del pecíolo (Fig. 9 C). De esta estela se separa un par de trazas opuestas que vascularizan los perfiles, éstos se hallan soldados en su porción basal al receptáculo, por lo que las trazas que los inervan se ven en toda la longitud del receptáculo (Fig. 9 B-G). En el receptáculo salen primero las 5 trazas petalares (Fig. 9 E) e inmediatamente se desprenden 5 trazas complejas, dos son los complejos sépalo-estaminales y los tres restantes son complejos sépalo-estamino-carpelares que al fragmentarse dan un complejo sépalo-estaminal hacia afuera y una traza interna que en dos casos es un haz carpelar dorsal y en el tercero un haz carpelar marginal (Fig. 9 E-F). Finalmente la estela se resuelve en los haces carpelares faltantes: dos dorsales que se separan primero y luego el marginal y los placentarios restantes. Las flores tienen ovario semiínfero, el lóculo aparece en los transcortes antes que la pared del carpelo se separe del tubo floral (Fig. 9 G-H). Poseen estilos macizos (Fig. 9 K) y ocasionales idioblastos taníferos.

T. simulans: la vascularización floral difiere en que sólo se observan dos complejos sépalo-estamino-carpelares, por soldadura de un haz dorsal y un haz marginal del ovario a sendos complejos sépalo-estaminales. La aparición del lóculo en los cortes transversales se observa simultáneamente con la separación del ovario del tubo floral, siendo la única especie del grupo con ovario súpero y epidermis tanífera.

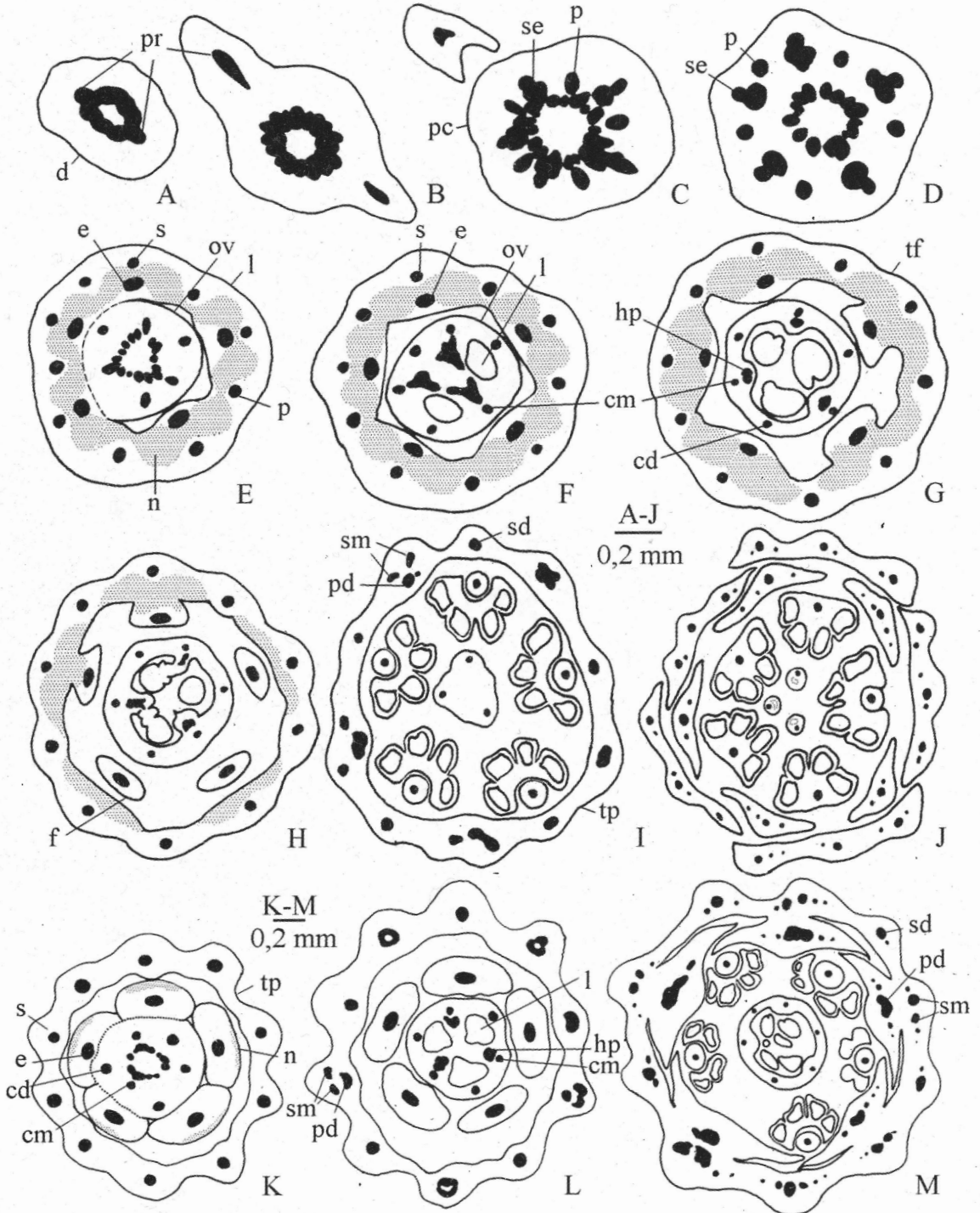


Fig. 8. Vascularización floral de *Turnera steyermarkii* y *T. panamensis*. A-J: *T. steyermarkii*, CT de flor desde el pedúnculo hasta las anteras. K-M: *T. panamensis*, CT de flor desde la base de los filamentos estaminales hasta la base de las anteras. Abreviaturas= cd: haz carpelar dorsal cm: haz carpelar marginal, d: pedúnculo floral, e: haz estaminal, f: filamento estaminal, hp: haz placentario, l: lóculo, n: tejido nectarífero, ov: ovario, p: haz petalar, pc: pedicelo floral, pd: haz petalar dorsal, pr: haz del profilo, s: haz sepalar, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepalo-estaminal, sm: haz sepalar marginal, tf: tubo floral, tp: tubo periántico.

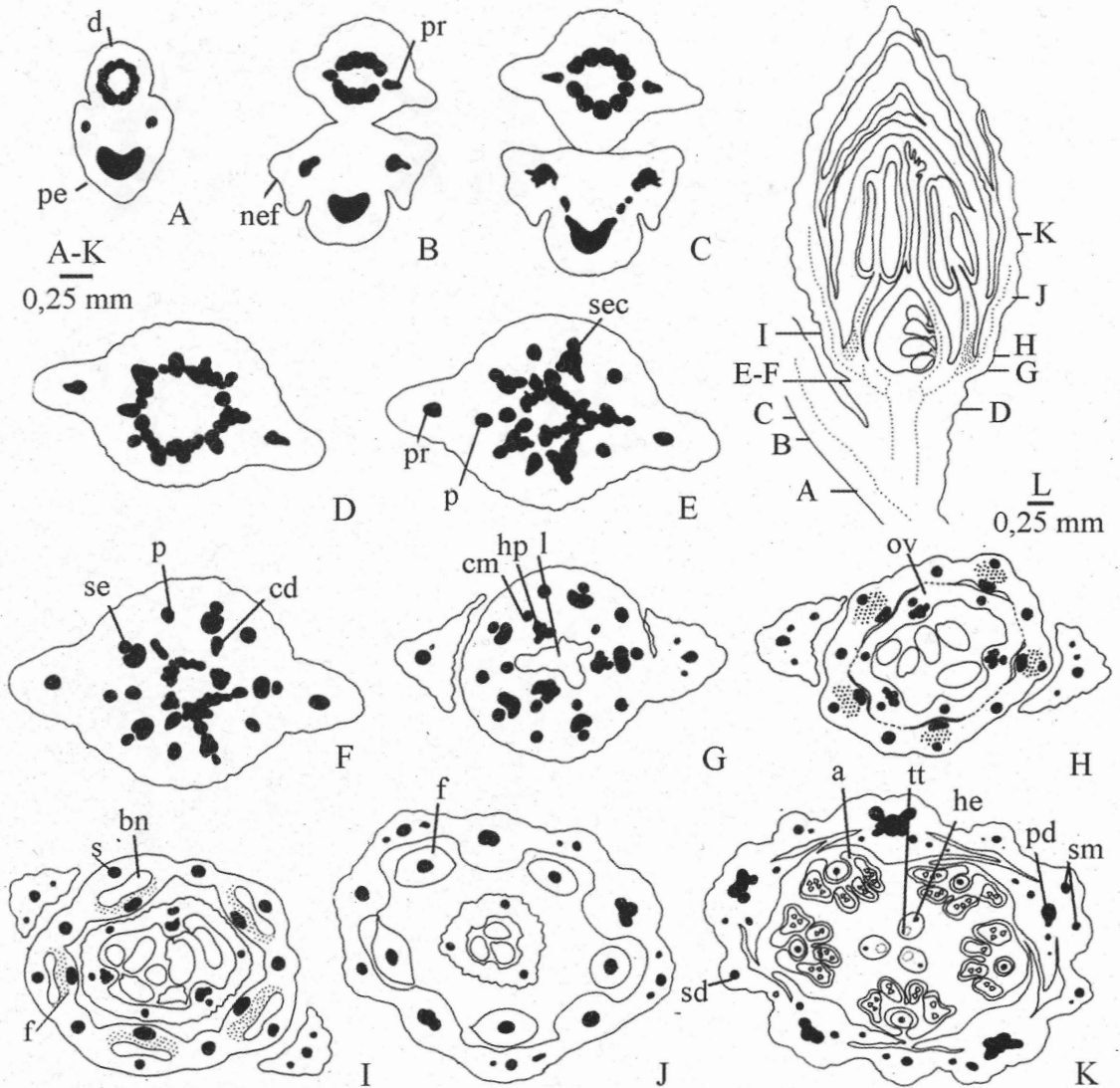


Fig. 9. Vascularización floral de *Turnera hermannioides*. A-B: transcortes del pedúnculo y peciolo soldados. C: separación del pedúnculo floral y peciolo con NEF. D-K: CT de flor. L: CL de flor indicando los sucesivos niveles de los cortes transversales. Abreviaturas= a: antera, bn: bolsillo nectarífero, cd: haz carpelar dorsal, cm: haz carpelar marginal, d: pedúnculo floral, f: filamento estaminal, he: haz estilar, hp: haz placentario, l: lôculo, nef: nectario extrafloral, ov: ovario, p: haz petalar, pd: haz petalar dorsal, pe: peciolo, pr: haces del profilo, s: haz sepalar, sd: haz sepalar dorsal, se: complejo sepalo-estaminal, sm: haz sepalar marginal, tt: tejido de transmisión.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Urban (1883) diferenció a *Turnera* y *Piriqueta* por la presencia de corona en el último género y utilizó caracteres diversos para separar al género *Turnera* en nueve series. Este autor describe detalladamente la morfología de la corona en *Piriqueta* y de la lígula de los pétalos en *Wormskioldia*. La morfología de la corona de *Piriqueta* y *Erblichia* tam-

bién se describe en los trabajos de Arbo (1979, 1995). El trabajo de Berger (1919) incluye numerosos datos sobre la anatomía floral, pero no hace ninguna referencia a la anatomía de la corona.

Todas las especies de *Piriqueta* analizadas presentan corona en la garganta de la flor, confirmando anatómicamente la ausencia de vascularización descrita por Arbo (1995). De las numerosas especies estudiadas en *Turnera*, solo se encontró lígula

en *T. capitata* y *T. panamensis*, esta estructura tiene características anatómicas similares a la corona, y también carece de vascularización, pero se encuentra sólo en los pétalos. Urban (1883) ya mencionó la presencia de esta estructura en *T. capitata*. La presencia de estos apéndices es un carácter primitivo, presente también en familias afines como Passifloraceae y Malvaceae (Watson & Dallwitz, 1992; Arbo, 1995).

En relación a los nectarios florales, todas las especies analizadas presentan cinco masas de tejido glandular interpuestas entre los haces de sépalos y estambres, tejido que está profundamente inmerso en el receptáculo. Las diferencias entre las especies se presentan cuando los filamentos estaminales se separan del perianto encontrándose tres nectarios: del tubo, estaminales y bolsillos nectaríferos. Los datos del estudio realizado anteriormente (Gonzalez, 1993) se incluyen en el presente análisis.

Las características anatómicas del tejido glandular concuerdan con las descritas por autores modernos (Fahn 1952, 1953, 1979 a, 1979 b; Bentley & Elias, 1983). Aparentemente en todos los nectarios la salida del néctar se produce en la porción superior del nectario a través de estomas no funcionales que carecen de cámaras subestomáticas. Estas características anatómicas ubican a los nectarios florales en la categoría de mesenquimáticos de la clasificación histológica de Vogel (1977); la secreción de este tipo de nectarios se realiza a través de los denominados *nectar slits* o estomas no funcionales (Zandonella, 1967). En el caso de los bolsillos nectaríferos, la estructura formada permite además de la secreción del néctar, su acumulación, por lo que se los puede considerar como más especializados.

Urban (1883) sólo menciona la presencia de nectarios florales en *Turnera*. Berger (1919) describe las flores de *P. racemosa* y *T. ulmifolia*, pero no estudia los nectarios florales. Los bolsillos nectaríferos de *T. ulmifolia* (serie *Turnera*) fueron estudiados en detalle por Eljas *et al.* (1975), autores que no observaron los estomas, sugiriendo que la salida del néctar se produciría por ruptura de la cutícula. Bahadur *et al.* (1985) también estudiaron los NF de esta especie y encontraron estomas en la epidermis de los bolsillos.

Weberling (1989) diferencia a los nectarios florales en receptaculares y filomáticos, ubicando los del segundo grupo en las piezas florales. Los tres tipos de nectarios de las *Turneraceae* no se pueden encuadrar en esta clasificación, ya que el tejido glandular

está inmerso en el receptáculo y más arriba forma protuberancias o se extiende sobre la base de las piezas florales.

Fahn (1979a) ofrece una clasificación topográfica de los nectarios florales, de los tipos propuestos solamente el estaminal (tipo 2a) concuerda con uno de los encontrados en *Turnera*. Según Fahn (1953) la tendencia evolutiva en la posición de los nectarios es acrocentrípeta, es decir de las piezas del perianto hacia el ovario y hacia arriba. Con este criterio, dentro de la categoría de nectarios del tubo, los nectarios de *Piriqueta* serían los menos diferenciados por formar protuberancias por sobre el tubo periántico. Seguirían los de las series de *Turnera*, en los que el tejido nectarífero se continúa sobre el tubo periántico y sobre los filamentos. Luego se encontrarían los nectarios estaminales, con la migración completa del tejido glandular hacia los filamentos. Por último, en la posición más avanzada se ubicarían los nectarios de las especies de las series *Anomalae* y *Turnera* con una estructura especializada formada por cinco bolsillos nectaríferos para el almacenamiento del néctar. En los de la serie *Anomalae*, el tejido glandular rodea completamente el bolsillo y en la serie *Turnera* el tejido glandular se extiende sólo sobre el filamento estaminal, ubicando a esta serie como el punto más alto en la secuencia evolutiva para este carácter.

En los géneros *Turnera* y *Piriqueta* las flores se pueden presentar solitarias o en inflorescencias; las primeras pueden ser axilares o epifilas, en las que el pedúnculo floral presenta diverso grado de adnación al peciolo de la hoja axilante. El análisis reveló que la soldadura en las flores epifilas se produce solamente al nivel de los tejidos parenquimáticos, no hay adhesión de los haces vasculares; en todos los casos la provisión vascular del pedúnculo es independiente de la del peciolo. Las flores epifilas son así axilares en su origen, siendo la epifilia una condición derivada, tal como lo describiera Johnson (1958) en *T. ulmifolia*. Este autor encontró la misma estructura en otras especies de *Turnera* analizadas a partir de material herborizado: *T. diffusa*, *T. aphrodisiaca* (= *T. diffusa*), *T. hassleriana*, *T. melochioides*, *T. odorata* y *T. weddelliana*; de acuerdo a mis observaciones la última especie no presenta flores epifilas.

La vascularización se estudió desde el nudo, considerando el mismo como una región de continuidad entre el tallo y la hoja, incluyendo las estructuras axilares (flores y yemas) presentes. (Howard, 1979). Se encontraron dos tipos de anatomía nodal:

1, donde el pedúnculo está libre del pecíolo, y 2, con pedúnculo y pecíolo soldados, parcial o totalmente. La anatomía nodal tipo 1 corresponde a flores estrictamente axilares; se encuentran en las especies de *Piriqueta*, *T. annularis*, *T. panamensis* y *T. weddelliana*. Johnson (1958) describe a *P. cistoides* y *P. tomentosa* con flores epifilas, Arbo (1995, 1997) las describe como axilares, lo que se confirma con las observaciones anatómicas del presente estudio.

Las especies analizadas en la serie *Turnera* y la mayoría de las de *Leiocarpae* presentan flores epifilas, con anatomía nodal tipo 2; en *Leiocarpae*, *T. sidoides* se diferencia por la soldadura parcial del pedúnculo al pecíolo y el pedicelo desarrollado. Las demás especies del género *Turnera*, si bien presentan anatomía nodal tipo 2, varían morfológicamente en el grado de soldadura: en la serie *Anomalae* se presentan ambos tipos, flores brevemente epifilas en *T. bahiensis* y *T. blanchetiana* y las flores de *T. cearensis* que aparentemente son libres en realidad tienen una muy breve adnación. En las series *Microphyllae*, *Stenodictyae* y *Papilliferae* la soldadura es muy breve, en *T. steyermarkii* (*Salicifoliae*) la soldadura no se aprecia externamente porque las flores son sésiles o subsésiles. *T. capitata* (*Capitatae*) tiene inflorescencias densas donde las flores basales son axilares y las apicales epifilas, con toda la gradación entre ambos extremos.

Teniendo en cuenta la clasificación de Howard (en Metcalfe & Chalk, 1979) el término correcto para describir las flores epifilas de las especies analizadas sería epipediolar, considerando su posición sobre el pecíolo, la cual además puede variar desde la base al ápice del mismo. Este fenómeno es un claro ejemplo de desplazamiento recaulescente (Strasburger, 1986; Weberling, 1989).

El pedicelo floral puede estar bien desarrollado o reducido, en cuyo caso el par de profilos se inserta directamente en la base del receptáculo floral. Flores con pedicelo se encuentran en *Piriqueta*, en el complejo *T. sidoides* (*Leiocarpae*) y en la mitad de las especies de la serie *Salicifoliae* (Arbo, 1985, 1995 y 1997). Las restantes especies carecen de pedicelo. El presente estudio confirma lo expresado por Arbo (1986), que en el caso de las flores solitarias, la posición epifila, con máxima reducción del pedicelo, es una condición derivada.

Independientemente de la existencia de adnación de pedúnculo y pecíolo, las flores tienen una articulación entre pedúnculo y pedicelo floral, zona en la que se insertan los profilos o coléteres en su reem-

plazo (Gonzalez, 1998). La presencia de un pedúnculo está asociada normalmente con la existencia de una inflorescencia, es decir que este caso podría representar la reducción de una inflorescencia monotélica a su mínima expresión: una flor solitaria, con un pedúnculo y un par de profilos en la articulación con el pedicelo. Urban (1883) considera como inflorescencia tipo la flor axilar aislada con dos profilos, de la cual derivan las "flores peciolares" (epifilas) y los demás tipos de inflorescencias. La existencia de inflorescencias en los géneros analizados justificaría un análisis más profundo de este tema.

La vascularización floral sigue el mismo plan básico en todas las especies. *Piriqueta racemosa*, la única especie del género analizada anteriormente (Gonzalez, 1993), presenta 5 haces en el pedúnculo, que se dividen radialmente en la zona de articulación con el pedicelo, a diferencia de los 10 haces encontrados en el pedúnculo de las especies analizadas en este estudio. En el género *Turnera* se estudiaron anteriormente *T. hassleriana* (*Leiocarpae*) y *T. joelii* (*Turnera*) (González, 1993), la estructura anatómica y vascularización de la primera concuerda con las especies del grupo de *T. melochioides*, y la segunda con las del grupo de *T. aurelii*. En las especies de las series *Turnera* y *Stenodictyae* aparecen pequeñas diferencias que representan fenómenos de progresiva soldadura y adnación de haces vasculares. Se forman haces complejos por fusión de los haces sépalo-estaminales o petalares con los carpelares.

Las únicas especies sin tubo floral son *T. panamensis* y *T. hebetata* que presentan tubo periántico y los filamentos soldados entre sí en su base, pero libres del perianto.

Consideraciones taxonómicas

Takhtajan (1991) analizó la evolución de la flor, llegando a la conclusión de que existe una tendencia hacia la soldadura de piezas florales; la especialización en las piezas del perianto tiende a la fusión de las piezas del cáliz entre sí y de la corola entre sí, y de ambos verticilos en un tubo; los filamentos estaminales pueden soldarse entre sí y con el perianto. La unión de estos verticilos forma un tubo floral de clara naturaleza apendicular; si además hay soldadura con la pared del ovario, éste se presenta como ínfero o semiínfero. En las *Turneráceas* estudiadas se encontraron varios de estos caracteres considerados evolucionados, presentándose varios gra-

dos de soldadura, no sólo en las piezas florales sino también en el pedúnculo y pedicelo de la flor.

La secuencia evolutiva propuesta por Arbo (1986) para las Turneráceas de Paraguay se basó en caracteres como el grado de soldadura del pedúnculo al peciolo, ausencia o existencia de pedicelo y grado de soldadura de cáliz, corola y filamentos estaminales. Ubica a *Piriqueta* en la posición inferior de la secuencia evolutiva en morfología floral, seguida por las series Salicifoliae y Leiocarpae, culminando en la serie Turnera como el tipo más avanzado de la familia.

Al incluir la vascularización y especies de otras series no es tan sencillo sugerir una probable secuencia evolutiva.

En una posición inferior se ubicarían: el género *Piriqueta* —por presentar corona, nectarios en el tubo periántico, anatomía nodal tipo 1 y flores axilares con pedúnculo y pedicelo desarrollados—, Annulares —con anatomía nodal tipo 1, flores sin pedicelo y con nectarios en el tubo floral—, Salicifoliae —presenta variación entre las especies analizadas: *T. panamensis* y *T. weddelliana* tienen anatomía nodal tipo 1, con pedúnculo y pedicelo desarrollados lo cual las acerca a *Piriqueta*, mientras que *T. steyermarkii* tiene anatomía nodal tipo 2, pedúnculo ausente o muy corto y carece de pedicelo; los NF pueden estar en el tubo floral o ser estaminales— y *T. capitata* (serie Capitatae) —en una misma inflorescencia se encuentra toda una gradación entre flores axilares y epifilas, con ambos tipos de anatomía nodal, carecen de pedicelo y los nectarios están en el tubo floral.

En una posición intermedia se ubicarían: Papilliferae, Microphyllae y Stenodictyae —comparten anatomía nodal tipo 2, en algunas especies la adnación es difícilmente observable externamente dada su brevedad, las flores carecen de pedicelo y tienen nectarios en el tubo floral o estaminales—, y Leiocarpae —se reconocen dos grupos, la mayoría de las especies son epifilas sin pedicelo, en cambio el complejo *T. sidoides* presenta flores con pedúnculo parcialmente soldado al peciolo y pedicelo bien desarrollado; los nectarios son claramente estaminales en el primer grupo, mientras que en el complejo *T. sidoides* están reducidos a la base del tubo floral.

Las series que presentan los caracteres más avanzados serían Anomalae y Turnera. Son las únicas que presentan bolsillos nectaríferos. De las tres es-

pecies analizadas en Anomalae, *T. cearensis* es la única que presenta flores solitarias y con pedúnculo desarrollado, el cual está brevemente soldado al peciolo de la hoja axilante. Las otras dos especies poseen inflorescencias donde las flores son sésiles, sin embargo todas tienen anatomía nodal tipo 2. La posición de la serie Turnera en el punto más alto de la secuencia evolutiva es clara, tiene flores epifilas, sin pedicelo y anatomía nodal tipo 2.

AGRADECIMIENTOS

A María Mercedes Arbo, directora de la tesis doctoral de la cual este trabajo forma parte, por el material de trabajo y su determinación, además de las valiosas correcciones realizadas al manuscrito. A la SGCyT de la UNNE por el subsidio otorgado para la realización de la tesis.

BIBLIOGRAFÍA

- ARBO, M. M. 1979. Revisión del género *Erblichia* (Turneraceae). *Adansonia* sér. 2, 18: 459-482.
- ARBO, M. M. 1985. Notas taxonómicas sobre Turneráceas Sudamericanas. *Candollea* 40: 175-191.
- ARBO, M. M. 1986. Paraguay: centro importante de especiación en las Turneráceas. *Candollea* 41: 211-218.
- ARBO, M. M. 1987. *Turneraceae*. In: R. SPICHTER (ed.), Flora del Paraguay 6: 1-65. Conservatoire et Jardin botaniques de Genève & Missouri Botanical Garden, Ginebra.
- ARBO, M. M. 1995. *Turneraceae*. Parte I. *Piriqueta*. *Flora Neotropica*, Monograph 67: 1-157.
- ARBO, M. M. 1995a. *Turneraceae*. In: A. T. HUNZIKER (ed.), *Flora Fanerogámica Argentina* 11: 1-10. Proflora, CONICET.
- ARBO, M. M. 1997. Estudios Sistemáticos en *Turnera* (Turneraceae). I. Series *Salicifoliae* y *Stenodictyae*. *Bonplandia* 9: 151-208.
- ARBO, M. M. 2000. Estudios Sistemáticos en *Turnera* (Turneraceae). II. Series *Annulares*, *Capitatae*, *Microphyllae* y *Papilliferae*. *Bonplandia* 10: 1-82.
- BAHADUR, B., N. RAMA SWAMY, A. CHATURVEDI & S. M. FAROOQUI. 1985. Floral nectaries in two species of *Turnera* L. (Turneraceae). *Int. Quart. J. Pl. Sci. Res.* 12: 117-127.
- BENTLEY, B. & T. ELIAS (eds.). 1983. *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.
- BERGER, M. G. 1919. *Étude organographique, anatomique et pharmacologique des Turnéracées*. Thèse. Lille.
- ELIAS, T. S., W. R. ROZICH & L. NEWCOMBE. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia*. *Amer. J. Bot.* 62: 570-576.

- DICKISON, W. C. 1975. The bases of angiosperms phylogeny: vegetative anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 590-620.
- FAHN, A. 1952. On the structure of the floral nectaries. *Bot. Gaz.* 113: 464-470.
- FAHN, A. 1953. The topography of the nectaries in the flower and its phylogenetic trend. *Phytomorphology* 3: 424-426.
- FAHN, A. 1979a. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- FAHN, A. 1979b. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Amer. J. Bot.* 66: 977-985.
- GONZALEZ, A. M. 1993. Anatomía y vascularización floral de *Piriqueta racemosa*, *Turnera hassleriana* y *Turnera joelii* (Turneraceae). *Bonplandia* 7: 143-184.
- GONZALEZ, A. M. 1998. Colleters in *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 128: 215-228.
- GONZALEZ, A. M. & C. L. CRISTÓBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294.
- HOWARD, R. 1979. The stem-leaf continuum of the Dicotyledoneae. In: METCALFE, C. R. & L. CHALK, *Anatomy of the Dicotyledons* 1: 76-87.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co., New York.
- JOHNSON, M. A. 1958. The epiphyllous flowers of *Turnera* and *Helwingia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 85: 313-323.
- LUQUE, R., H. C. SOUSA & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta bot. bras.* 10: 199-212.
- RAO, V.S. 1949. The morphology of the calyx-tube and origin of perigyny in Turneraceae. *J. Indian Bot. Soc.* 28: 198-201.
- STRASBURGER, E. 1986. *Tratado de Botánica*. 7ª ed. española, 32ª ed. actualizada por D. Denffer; F. Ehrendorfer; A. Bresinsky & H. Ziegler. Ed. Marin, España.
- TAKHTAJAN, A. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- URBAN, I. 1883. Monographie der familie der Turneraceen. *Jahrb. Königl. Bot. Gart. Berlin*, 2: 1-155.
- VIJAYARAGHAVAN, M. R. & D. KAUR. 1967. Morphology and embriology of *Turnera ulmifolia* L. and affinities of the family Turneraceae. *Phytomorphology* 16: 539-553.
- VOGEL, S. 1977. Nektarien und ihre ökologische Bedeutung. *Apidologie* 8: 321-335.
- WATSON, L. & M. Y. DALLWITZ. 1992 (onwards). *The Families of Flowering Plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval*, version 15 October 1998. <http://www.biodiversity.uno.edu/delta>.
- WEBERLING, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZANDONELLA, P. 1967. Stomates des nectaires floraux chez les Centrospermales. *Bull. Soc. Bot. France* 114: 11-20.

Recibido el 06 de Mayo de 2000, aceptado el 05 de Febrero de 2001.