

## YEMAS AXILARES MÚLTIPLES, MORFOLOGÍA Y TIPOLOGÍA DE LA INFLORESCENCIA EN *DURANTA* (VERBENACEAE-CITHAREXYLEAE).

Por SUSANA MARTINEZ\* Y MARÍA E. MÚLGURA de ROMERO\*\*

**Summary** *Multiple axillary buds, morphology and typology of the inflorescence in Duranta* (Verbenaceae-Citharexyleae). *Duranta* comprises nearly 15 species of woody, tropical and subtropical Verbenaceae. This work deals with the study of 9 species: *Duranta dombeyana* Moldenke, *Duranta erecta* L., *Duranta mandoni* Moldenke, *Duranta mutisii* L.f., *Duranta obtusifolia* H.B.K., *Duranta rupestris* Hayek, *Duranta serratifolia* (Griseb.) Kuntze, *Duranta stenostachya* Tod., *Duranta triacantha* Juss. and *Duranta vestita* Cham. Such species are spiny small trees or shrubs, with sympodial branching, exhibiting multiple axillary meristems. Inflorescence in *Duranta* belongs to the polytelic type. Florescences are bracteose racemes with bracteolate flowers. Basic pattern of the compound inflorescence is an heterothetic double (triple) raceme. It consists of the principal florescence and a variable number of paraclades, mostly without hypotagma, originated, sylleptically, from the distal bud of the axillary complex (primary paraclades). In several species, blooming is additionally enriched by accessory paraclades. They arise in the second bud of the axillary series after a short resting period, and always show an hypotagma, consisting in two to ten leafy nodes. Axillary spines, below the enrichment zone of the inflorescence, are homologous to primary paraclades. Some species show innovation shoots starting from the proximal bud of the axillary series, on distal nodes of the inflorescence rachis. In these cases the axis of the inflorescence remains as part of the branching system of the plant.

**Key words:** Morphology, inflorescences, *Duranta*, Verbenaceae.

### INTRODUCCIÓN

*Duranta* es un género de leñosas tropicales y subtropicales bien caracterizado y diferenciado de sus vecinos, *Citharexylum* y *Rhaphithamnus*, por la morfología del fruto. Comprende unas quince especies pobremente delimitadas cuyo reconocimiento se dificulta por la posible existencia de híbridos interespecíficos (Sanders, 1984).

El conocimiento actual de la inflorescencia en *Duranta* proviene de trabajos taxonómicos y florísticos, cuyas descripciones aluden, casi exclusivamente, a las inflorescencias parciales. Estas son racimos bracteosos, frecuentemente unilaterales, con flores bracteoladas, que pueden variar entre las especies, pero también intraespecíficamente, en el número de flores y el largo del raquis (Moldenke, 1940 y 1941; Caro, 1956; Macbride, 1960; Troncoso, 1974). El carácter complejo de la inflorescencia fue ignorado por la mayoría de los autores; sin embargo, es reconocido por Sanders (1984) en la última revisión taxonómica del grupo. Este autor utiliza el

número y características de las ramas laterales de la inflorescencia como caracteres de las principales alternativas de su clave de especies. Es difícil saber cuál es la interpretación que Sanders hace de la inflorescencia ya que no proporciona un análisis de la misma, ni descripciones taxonómicas del género, ni de las especies, así como tampoco ilustraciones, pero es claro que un carácter de importancia, como es la manifestación de yemas axilares accesorias en la inflorescencia, le pasó inadvertido.

La presencia de yemas múltiples en *Duranta*, si bien no es mencionada por los autores, puede advertirse, a partir de descripciones y dibujos (Caro, op. cit.; Troncoso, op. cit.: 384).

Los meristemas axilares múltiples son frecuentes en plantas leñosas (Sandt, 1925; Martínez, 1975; Tourn et al., 1992; Grimes, 1996; Tortosa et al., 1996). En dicotiledóneas las yemas que los integran se organizan, generalmente, en una serie longitudinal (yemas seriales) o en zig-zag (yemas biserials). La primera en desarrollar, que suele ser la yema distal del complejo axilar, es denominada yema primaria (Cremer, 1972) y las restantes, yemas accesorias.

En el ámbito de la inflorescencia, las yemas accesorias pueden permanecer en reposo durante la floración para intervenir, posteriormente, en la formación de nuevas ramas, ej.: *Pithecellobium* sp. (Grimes,

\* Depto. de Cs. Biológicas, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, Univ. de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4° Piso. (1428) - Buenos Aires, Argentina.

\*\* Instituto de Botánica Darwinion, C.C. 22, (1642) - San Isidro, Argentina.

1992) o *Carnavonia* (Douglas, 1996). Pero también pueden dar origen a ramas floríferas accesorias, ya sea idénticas a las producidas por la yema primaria como ocurre en *Acacia* (Martínez, 1975) o *Lantana*, de mayor desarrollo y ramificación como en *Melilotus* (Weberling, 1989b), o más reducidas como en *Decaspermum sp.* (Briggs & Johnson, 1979).

Existe un vacío en la terminología descriptiva de inflorescencias que no permite evocar en forma directa y precisa la diversidad de formas resultantes de la expresión de las yemas accesorias. Esto explica, tal vez, porqué tales variantes son ignoradas en las descripciones taxonómicas y sólo trabajos morfológicos abocados al análisis de la inflorescencia dan cuenta de ellas.

En este trabajo se analiza, describe y caracteriza tipológicamente la inflorescencia en *Duranta*, rescatando aspectos obviados o mal interpretados previamente, y cuidando de no desvincular esta estructura del resto de los caracteres arquitecturales.

Esperamos que este aporte facilite el reconocimiento de elementos homólogos entre las distintas formas de la inflorescencia en este grupo, oriente las observaciones en las especies del género no incluidas aquí y permita una adecuada comparación con taxones afines.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Para la delimitación y nomenclatura de taxones específicos se siguió a Sanders (1984), excepto en lo que se refiere a *Duranta erecta* L., nombre que designa la especie más extendida y conocida del género, y al que consideramos correcto respecto de *D. repens* L., en acuerdo con Caro (1956) y Bromley (1984).

Las observaciones se efectuaron sobre material herborizado. Para *D. erecta*, además, se visitaron periódicamente ejemplares cultivados en el Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, entre junio de 1996 y marzo de 1997.

Las especies estudiadas y ejemplares de referencia se listan a continuación.

***Duranta dombeyana*** Moldenke. PERÚ. Dpto. Cajamarca, Prov. Contumazá, La Montaña. 18-5-79. Sagastegui 9306 (SI).

***Duranta erecta*** L. VENEZUELA. Maracaibo. (SI 28289). -Zulia (SI 28290)

***Duranta mandoni*** Moldenke. BOLIVIA. Dpto. Cochabamba, Prov. Ayopaya, Independencia, 4 km hacia Kami. 11-5-88. Beck 14585 (SI).

***Duranta mutisii*** L.f. PERÚ. Dpto. La Libertad, Prov. Huamachuco, Nunmalca. 26-6-58. López & Sagastegui 2820 (SI).

***Duranta obtusifolia*** H.B.K. PERÚ. Dpto. Cajamarca, Prov. Cajamarca, arriba de la Encañada.

17-8-73. Sánchez Vega 1228 (SI). Prov. San Miguel, entre Calquis y Llapa. 13-5-77. Sagastegui 8867 (SI).

***Duranta rupestris*** Hayek. BOLIVIA. Dpto. Cochabamba, Prov. Ayopaya, Independencia. 29-11-81. Beck 7451 (SI).

***Duranta serratifolia*** (Griseb.) Kuntze. ARGENTINA. Prov. Jujuy. Dpto. Ledesma, camino a Valle Grande, Abra de Cañas. 7-11-73. Cabrera 23966 (SI). Prov. Tucumán, Dpto. San Javier, Ruta prov. 340. 4-11-78. Renvoize 3363 (SI).

***Duranta stenostachya*** Tod. ARGENTINA. Prov. Bs. As., cult. 26-2-37. Troncoso 384 (SI).

***Duranta triacantha*** Juss. ECUADOR. Quito, Río Machangara. 24-2-80. Roig 9850 (SI).

***Duranta vestita*** Cham. ARGENTINA. Prov. Misiones, Dpto. Sta. Ana. 20-9-09. Rodríguez 3 (SI)

Para la terminología descriptiva y tipológica de la inflorescencia se ha seguido a Troll (1964-1969), Weberling, (1985) y Weberling et al. (1993).

La yema distal del complejo axilar fue denominada *yema primaria*. (Cremer, 1972: 176) y las subsiguientes, *yemas accesorias* (Sandt, 1925; Weberling, 1989 a y b; Bell, 1991; Grimes, 1996), (Fig. 1, A). Esta terminología se utiliza aquí por ser útil a los fines descriptivos, si bien las yemas de cada serie son consideradas elementos equivalentes, con un origen común en el meristema axilar (Cremer, op. cit.: 193).

*Paracladios primarios* y *paracladios accesorios* (Weberling, 1989 a: 244) se han aplicado a los paracladios originados, respectivamente, en yemas primarias o accesorias. (Fig. 1, C).

*Metámero* se denominó a la unidad de vástago integrada por un entrenudo, el nudo superior, y la(s) hoja(s) y yemas axilares asociadas (Font Quer, 1965; Grimes, 1992). (Fig. 1, B-D).

*Módulo* se ha utilizado en el sentido de Hallé et al. (1978: 5), para designar los ejes morfológicamente equivalentes que se repiten indefinidamente en las plantas con sistema simpodial de ramificación. El crecimiento de estas unidades de vástago es determinado, culminado usualmente con la formación de una inflorescencia.

En la aplicación de los conceptos *silepsis/prolepsis* se han seguido los criterios de Hallé et al., 1978: 42-45; que son compartidos por varios autores recientes (Bell, 1991; Grimes, 1992; Keller, 1994; Tourn et al., 1992; Tortosa et al., 1996). *Silepsis* es el proceso de formación de una rama a partir de un meristema axilar sin que éste sufra un evidente período de reposo, es decir que la expansión del producto axilar es simultánea con la del eje que lo soporta. *Prolepsis* es el proceso de formación de una rama a partir de un meristema axilar, cuando éste sufre algún período de reposo. Müller-Doblies

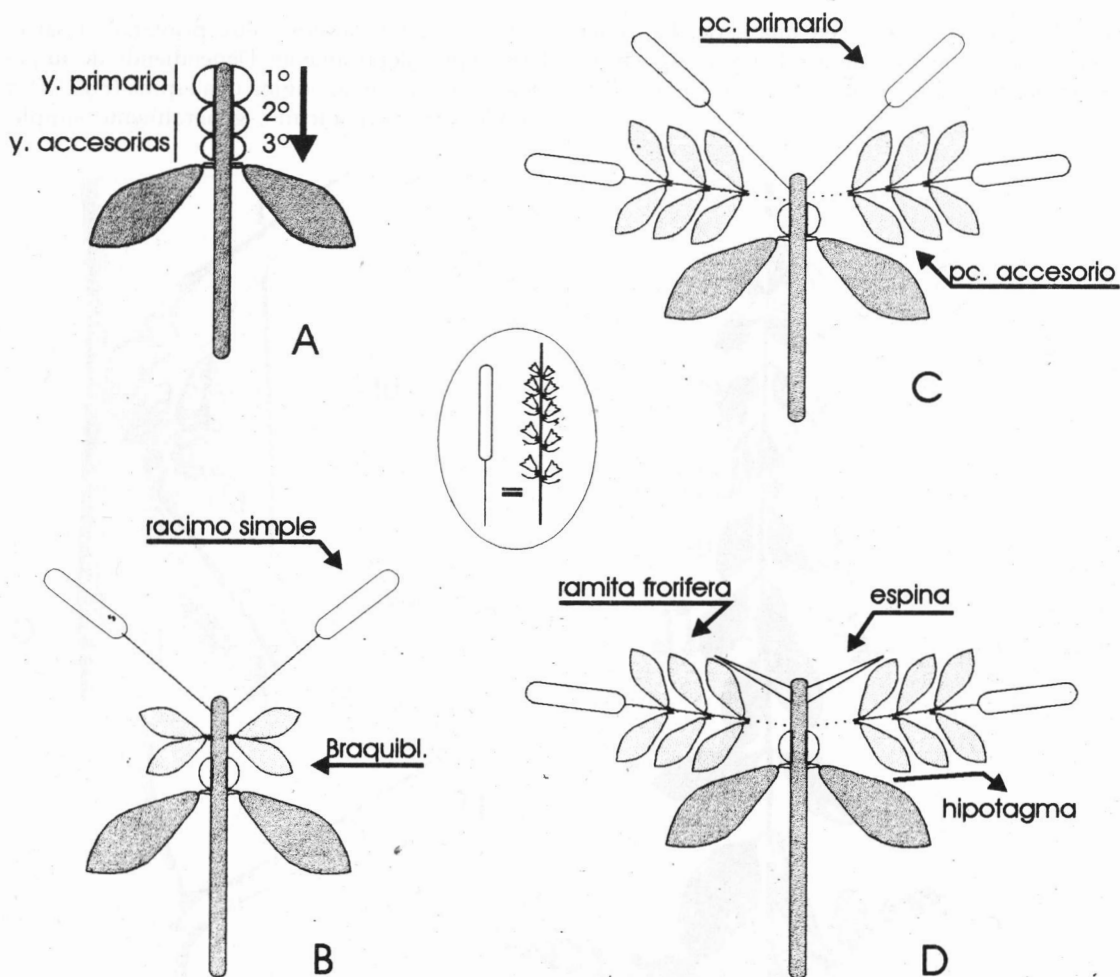


Fig. 1. A-D: Yemas múltiples en *Duranta*. A, esquema del complejo axilar mostrando la denominación utilizada en el texto y orden de desarrollo de las yemas seriales; B-D, esquemas de metámeros floríferos, mostrando los productos axilares originados por la yema primaria y la accesoria subyacente, y la tercera yema en reposo. y.: yema; pc.: paracladio; braquibl.: braquistole frondoso, estéril.

& Weberling (1984), dan a *prolepsis* un sentido más restringido, aplicándolo a los casos en los que la producción de ramas ocurre (siempre luego de período de reposo) anticipadamente respecto de un patrón de comportamiento aceptado como estándar o "normal" (en la misma especie, en especies vecinas, etc).

#### OBSERVACIONES:

##### Hábito, ramificación y crecimiento

Todas las especies son arbustos o árboles pequeños, perennifolios, en su mayoría espinosos, con hojas opuestas o ternadas. Las ramas son homomórficas, no existe especialización en ramas fértiles

y estériles. El sistema de ramificación es simpodial, ya que si no se produce la muerte eventual de la yema apical, las ramas agotan su desarrollo con la producción de flores, y en ambos casos el crecimiento es retomado por yemas axilares que originan nuevos módulos (Fig. 3).

En *Duranta erecta* el crecimiento es continuo, entendiéndose por éste que no existe un receso estacional marcado, sin embargo el ritmo de desarrollo puede ser irregular. La producción de flores también es prácticamente continua a lo largo del año.

##### Yemas múltiples

La presencia de yemas múltiples fue observada en todas las especies. Cada axila foliar sopor-

ta (2)3 yemas dispuestas en una serie. La yema distal es la primera en desarrollarse y la siguen en secuencia descendente las yemas accesorias. (Fig. 1, A).

La 1ª yema de la serie (yema primaria), desarrolla siempre silépticamente. Dependiendo de su posición sobre la rama, origina una espina (Fig. 1, D; y 2, B-C) o bien un racimo, generalmente simple.

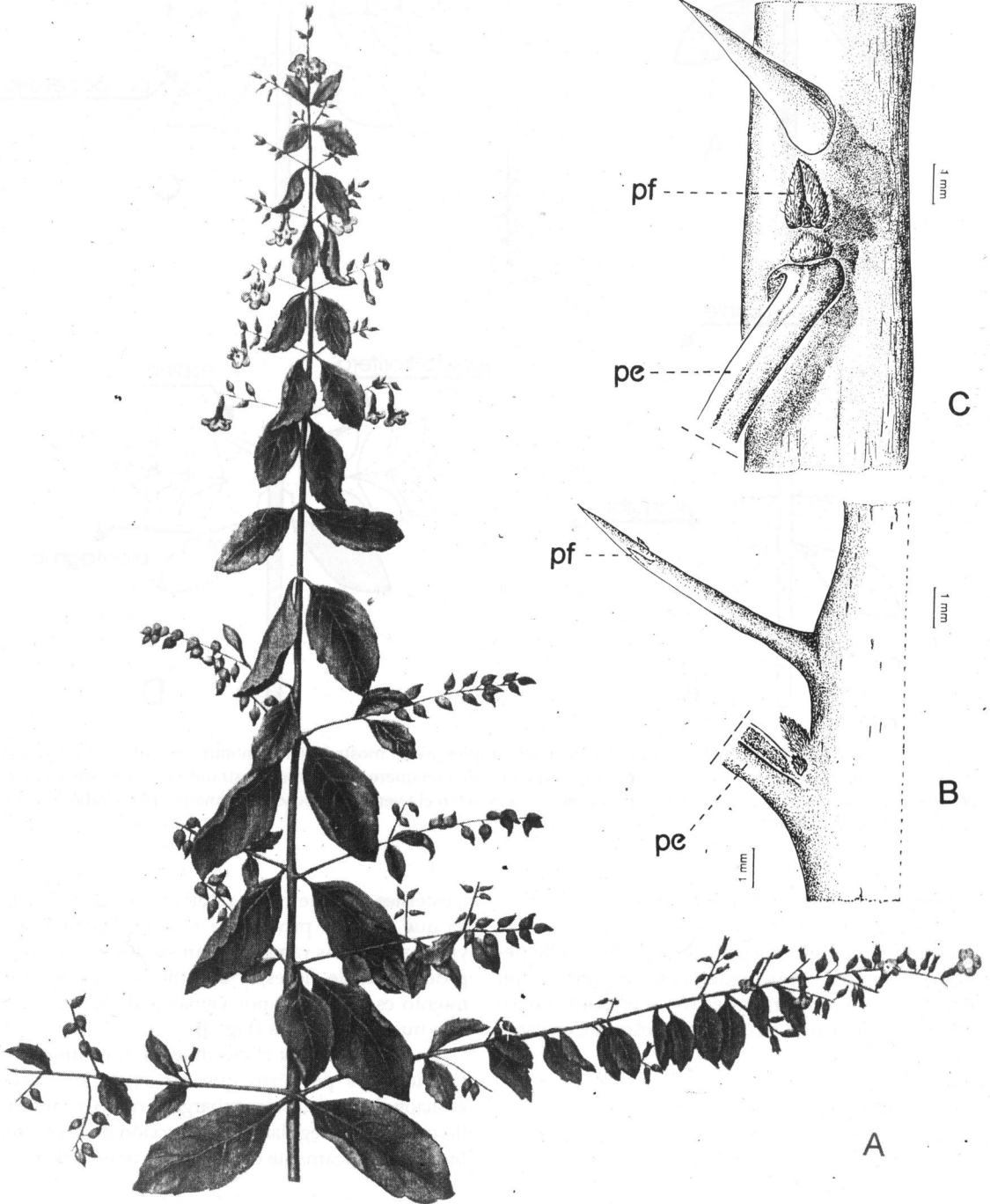


Fig. 2. A, aspecto de la porción distal de una rama de *Duranta erecta* (tomado de Todaro, 1876-92 sub *Duranta microphylla*); B-C, nudos jóvenes mostrando la espina formada silépticamente a partir de la primera yema, y dos yemas accesorias. B, vista lateral; C, vista frontal. (pf=profilos, pe=peciolo).

(Fig. 1, B-C; y 2, A). En *D. erecta* se ha observado la expansión concomitante de esta yema con la del metámero que la soporta, si su desarrollo no es exitoso durante ese período, aborta.

La 2ª yema de la serie (primera yema accesoria) es proléptica. El período de reposo es variable y durante el mismo se encuentra protegida por los primordios profilares (Fig. 2, B-C). Su desarrollo da lugar, generalmente, a un braquiblasto frondoso cuya yema apical persiste; o bien, en varias de las especies, puede originar, en nudos distales, ramitas floríferas accesorias. (Fig. 1, B-D). En *D. erecta* se ha visto que aunque el lapso que transcurre entre la organización de la segunda yema y su expansión puede ser breve, y contarse en días, su desarrollo sólo se inicia en porciones completamente expandidas del eje madre.

La 3ª yema (segunda yema accesoria) se encuentra inicialmente oculta por la base del pecíolo y su ápice, como en el caso anterior, está protegido por los profilos (Fig. 2, B-C). Desarrolla prolépticamente, generalmente en módulos viejos, dando lugar a nuevos módulos.

#### *Morfología de los módulos*

Cada módulo presenta entre 10 y 40 nudos frondosos y culmina con un racimo terminal. Inmediatamente por debajo de éste, un número variable de nudos distales es fértil y presenta, en cada axila (2 ó 3, según las hojas sean opuestas o ternadas), un racimo simple originado por la primera yema de la serie. Hacia los nudos proximales, el lugar de éste es ocupado por una espina, en la mayoría de las especies. A lo largo del eje del módulo, y generalmente en secuencia acrópeta, la segunda yema desarrolla dando lugar, en general, a braquiblastos frondosos, que son persistentes y adicionan nuevas hojas en sucesivos pulsos de crecimiento. (Fig. 3, A-C)

En algunas especies (que se mencionan más adelante) la segunda yema, en los nudos distales del módulo, muestra un comportamiento diferente produciendo, en lugar de un braquiblasto frondoso, una ramita fértil. Cada una de ellas consta de 2 a 10 nudos frondosos, y un racimo terminal, a veces acompañado por un par de racimos axilares. Su conjunto constituye una «segunda floración» ya que desarrollan inmediatamente después de la antesis del racimo distal y de los racimos axilares primarios. (Fig. 4, B).

La formación de nuevos módulos ocurre, por lo menos en una primera etapa, a partir de la yema apical de los braquiblastos frondosos o directamente a partir de la segunda yema, en nudos proximales del módulo madre (Fig. 3, B). Sin embargo en *D. erecta* se ha observado que, posterior-

mente, en módulos viejos en los que se ha completado la maduración de los frutos y la caída de las hojas, se produce un nuevo ciclo en la producción de ramas en la zona distal del módulo (Fig. 3, C), a partir de la tercera yema o de los braquiblastos persistentes. La producción de renuevos a partir de yemas axilares distales se ha observado también en *D. serratifolia* y *D. vestita* sobre material herborizado, y es posible que ocurra en otras especies.

La gran mayoría de las especies de *Duranta* son espinosas, *D. stenostachya* es la única especie inermes del género. Sin embargo en *D. vestita*, *D. serratifolia* y *D. erecta*, la presencia de espinas es un carácter irregular; en módulos subinermes las espinas se limitan a unos pocos nudos basales. En aquella última especie hemos observado que los nudos inermes son aquellos en los que la primera yema inicia su desarrollo para la formación de un racimo, pero éste aborta tempranamente.

#### *Análisis tipológico de la inflorescencia*

En un sistema de ramificación como el descrito, en el que no existe diferenciación en vástagos fértiles y estériles, cada módulo es equivalente a una sinflorescencia.

Todas las especies de *Duranta* poseen inflorescencias del tipo politélico. Las florescencias son racimos, que ya han sido detalladamente descritos en la literatura taxonómica (Moldenke, 1940, 1941; Macbride, 1960; Troncoso, 1974).

Los racimos se organizan en un racimo doble (o triple), heterotético. Por debajo de la florescencia principal, la zona de enriquecimiento consta de 1 a 10 pares de paracladios primarios, cortos, que se corresponden con los racimos simples producidos por la primera yema de la serie axilar (Fig. 4, A). En *D. obtusifolia*, *D. erecta* y *D. dombeyana*, por debajo de la zona de paracladios cortos, se observaron, 1 a 3 pares de paracladios largos, ramificados, formados por esta primera yema. El conjunto de tales paracladios no homogeneizados equivale a la zona denominada «hipotagma especial» (Troll en Weberling, 1989a: 268), como la que se encuentra en muchas sinflorescencias politélicas truncadas.

Las ramitas floríferas que se originan en algunas especies a partir de la segunda yema de la serie, constituyen paracladios accesorios de desarrollo diferido (Fig. 4, B). Éstos, a diferencia de los paracladios primarios, siempre poseen un hipotagma con 2 o más nudos frondosos.

En la zona de inhibición, los paracladios primarios, están representados por una espina, y los paracladios accesorios por un braquiblasto frondoso.

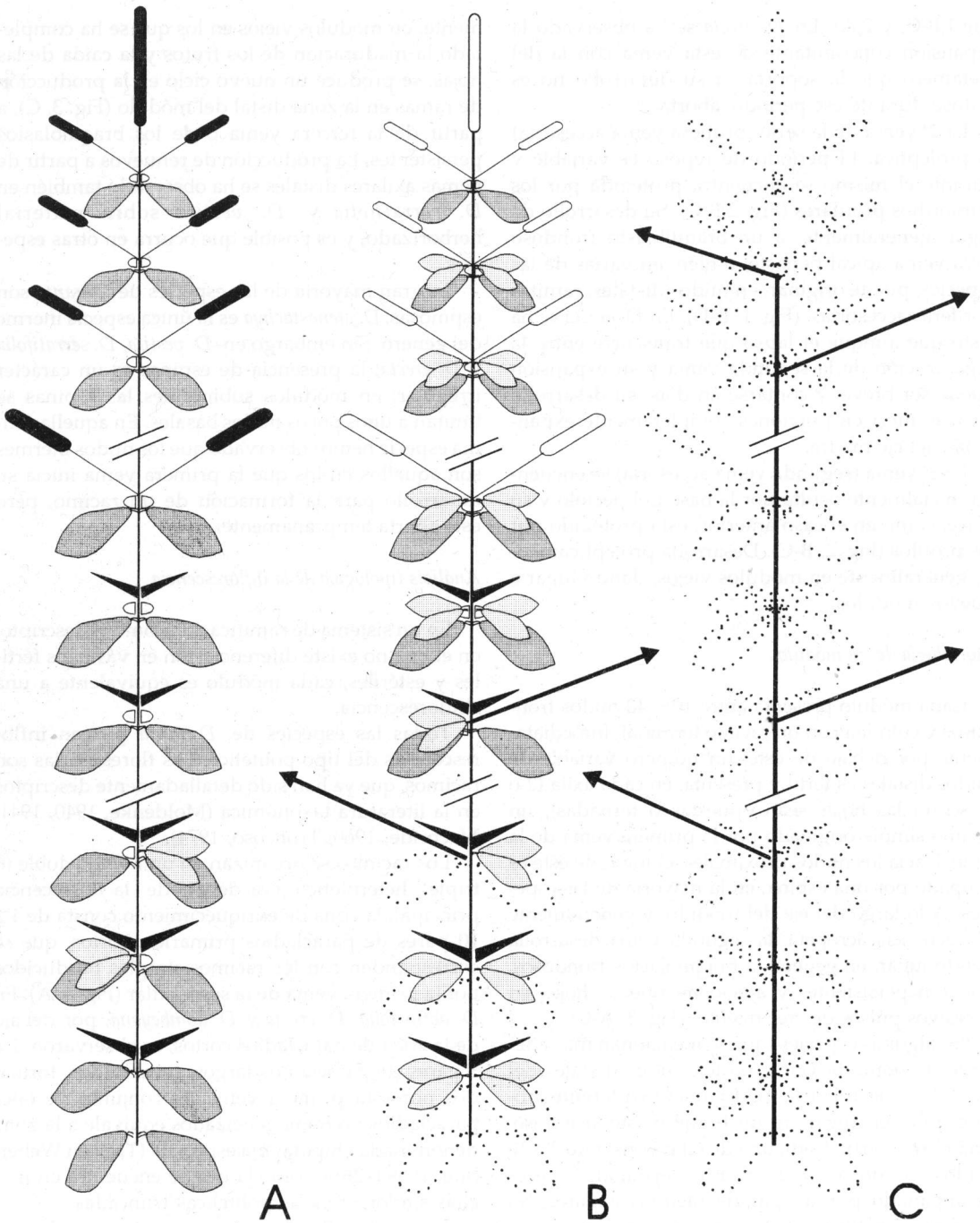


Fig. 3. A-C: Tres etapas en el desarrollo de los módulos, esquematizado de *Duranta erecta*. A, rama en anthesis. B, la misma al tiempo de la fructificación (las flechas indican nuevas ramas). C, etapa posterior mostrando nuevas ramas originadas a distintas alturas del eje madre.

La innovación, inicialmente restringida a los nudos proximales de la sinflorescencia, puede en una etapa posterior, ocurrir a distintas alturas, con frecuencia en nudos distales. (Fig. 3).

*Proliferación y truncamiento*

Se ha observado proliferación ocasional temprana (Weberling, 1989a: 260) del eje principal de la

inflorescencia, en ejemplares de *D. erecta*, *D. mandonii* y *D. triacantha*, especialmente en ramas vigorosas. Este proceso, que implica un retorno al crecimiento vegetativo, se manifiesta por la alternancia sobre dicho eje de nudos estériles (zonas de inhibición) y nudos floríferos (zonas de enriquecimiento), acompañada por un retardo en la diferenciación del racimo distal (florescencia principal).

En *D. vestita*, *D. erecta* y *D. serratifolia* es común la presencia de ejes truncados en los que la florescencia principal no alcanza a formarse, lo que es más frecuente en inflorescencias vigorosas, con una zona de enriquecimiento extensa.

#### *Diversidad de los racimos complejos en Duranta*

La diversidad de la inflorescencia compleja en *Duranta* reside principalmente en dos caracteres variantes:

- (a) la fertilidad de los paraclados primarios, (es decir la proporción de racimos simples vs. espinas que se forman a lo largo del eje principal).

- (b) el desarrollo o no de paraclados accesorios (ramitas floríferas) a partir de la segunda yema de la serie.

El resultado de la variación de estos caracteres puede ser ilustrado a través de dos formas. Si bien se han observado transiciones intraespecíficas entre ellas, las especies tienden a presentar preferentemente alguno de estos casos.

*Forma I* (Fig. 4,A): La producción de flores reside principalmente en los racimos axilares simples (paraclados primarios), las espinas, si presentes, están restringidas a los nudos proximales del eje. La segunda yema puede permanecer inactiva, pero generalmente, desarrolla braquiblastos foliosos -a veces con un considerable retraso respecto de la primera.

Encontramos esta forma en *Duranta erecta*, *D. dombeyana*, *D. obtusifolia*, *D. triacantha*, *D. mandonii*, *D. mutisii*, *D. stenostachya* y ocasionalmente en *D. serratifolia*.

*D. stenostachya* se caracteriza, además, por una gran reducción de la zona de enriquecimiento ya que, frecuentemente, sólo un par de racimos simples, distales, acompañan al racimo terminal. Es por otra parte la única especie en la que no se observan espinas en ningún caso.

*Forma II* (Fig. 4, B): La producción de flores recae sobre las ramitas floríferas (paraclados accesorios). La primera yema forma en la mayor parte de los nudos una espina, u ocasionalmente algún racimo simple en el nudo distal, por debajo del racimo terminal.

Es la forma más frecuente en *D. triacantha*, *D. vestita* y *D. serratifolia*.

Formas intermedias entre las dos precedentes se han encontrado en *D. erecta*, *D. rupestris* (*D. mandonii* x *D. armata*, fide Sanders, 1984) y *D. serratifolia*, una de las especies más variadas respecto de los caracteres de la inflorescencia. En estos casos racimos simples y ramitas floríferas coexisten en varios nudos del eje principal; la floración en estas últimas está retrasada respecto de los primeros, que florecen sincrónicamente con el racimo terminal.

#### DISCUSION Y CONCLUSIONES

*Duranta* se presenta como un género homogéneo respecto de los principales caracteres de su arquitectura e inflorescencia.

Todas las especies estudiadas poseen yemas axilares múltiples, seriales, de desarrollo descendente. La primera yema de la serie desarrolla siempre silépticamente en racimos simples o espinas. La segunda, luego de un período breve de reposo, forma braquiblastos frondosos o ramas en la porción proximal del eje madre o, en algunas especies, contribuye con ramas de enriquecimiento en la porción distal del mismo. La tercera es proléptica y desarrolla ocasionalmente ramas nuevas.

La aplicación de los conceptos de silepsis y prolepsis puede presentar dificultades en ciertos casos particulares. En *Duranta* la primera yema de la serie es siléptica en un sentido estricto, ya que su desarrollo es inmediato y concomitante con el resto de los elementos del metámero al que pertenece. La tercera yema es de desarrollo proléptico. La segunda en cambio presenta un comportamiento intermedio. El período de reposo puede ser muy breve, iniciándose su expansión cuando el eje madre aún no ha completado su desarrollo (silepsis sensu lato de Keller, 1994) pero siempre cuando el metámero al que corresponde está maduro. La posibilidad de reconocer en esta segunda yema, formación y expansión como etapas diferentes, independientemente del tiempo que medie entre ellas, nos llevó, siguiendo a Grimes (1992: 151), a denominarla proléptica. Los productos de esta segunda yema también son morfológicamente intermedios en cierto sentido. En las yemas silépticas en general, el metámero proximal (hipopodio y profilos) se expande normalmente y es el primero en hacerlo, seguido en secuencia por los restantes. En yemas prolépticas sensu stricto, el o los primeros metámeros producidos por el meristema axilar -que son los portadores de las hojas modificadas que lo protegen- al momento de la interrupción del reposo, han perdido su capacidad meristemática; así sus entrenudos no mostrarán posterior alargamiento y las piezas foliares se pierden habiendo cumplido

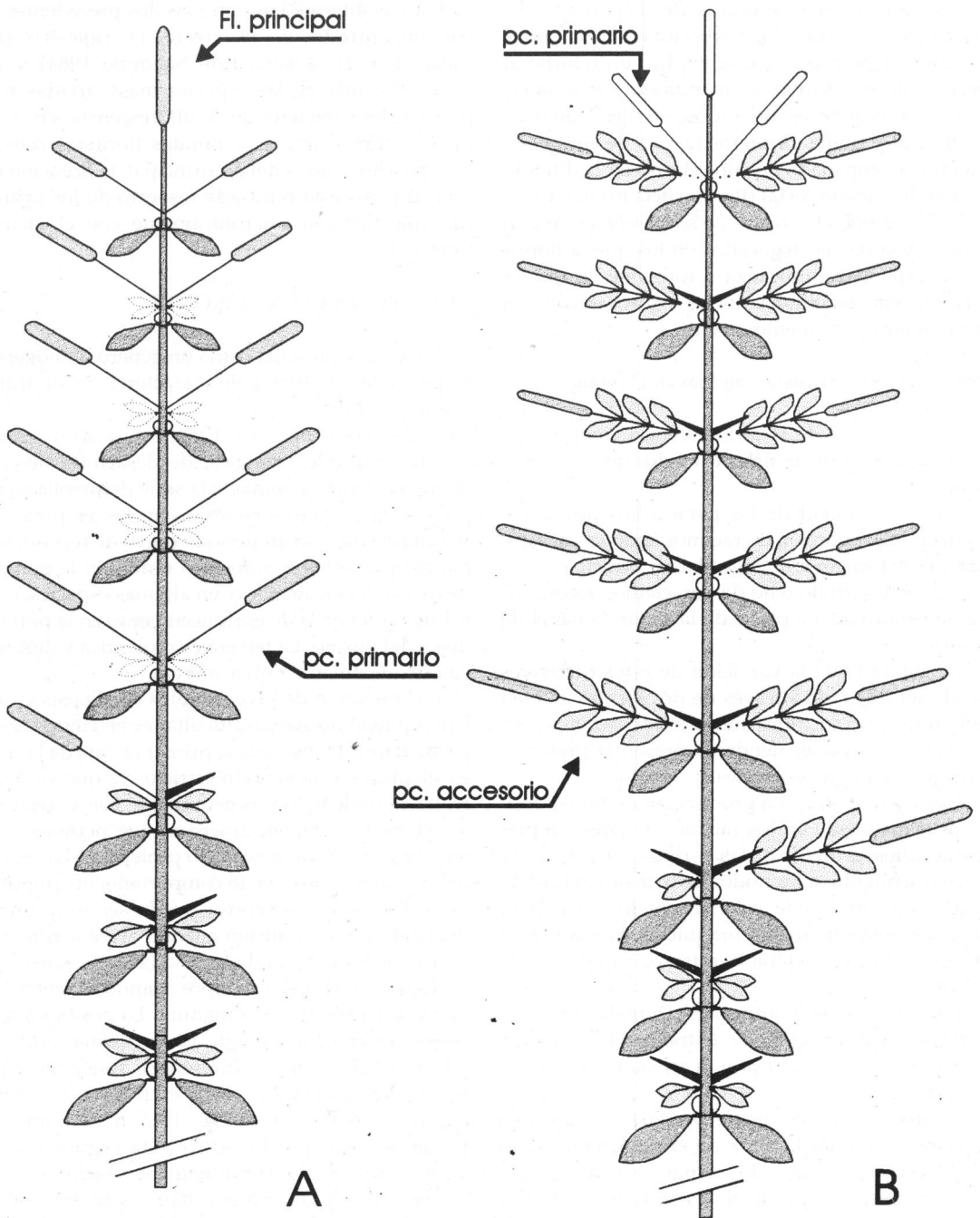


Fig. 4. A-B: Formas de la inflorescencia en *Duranta*. A, forma I, la producción de flores se produce a partir de los paracladios cortos formados por la primera yema de la serie (paracladios primarios), la segunda yema forma, o no, braquiblastos frondosos (en línea de puntos); B, forma II, la floración recae principalmente sobre los paracladios largos formados por la segunda yema (paracladios accesorios). En los símbolos que representan los racimos el grisado indica antesis y el blanco fructificación.



su función de protección. En el caso que nos ocupa, en cambio, al iniciarse la expansión de la yema axilar, si bien el hipopodio no se alarga, los primordios profilares, que inicialmente protegen al meristema axilar, dan lugar a dos nomófilos normalmente desarrollados.

En todas las especies estudiadas el sistema de ramificación es simpodial y cada módulo culmina con la formación de una inflorescencia compleja. No existe diferenciación en macroblastos estériles y braquiblastos fértiles, como es común en muchas leñosas y se ha citado para algunas Verbenáceas (Martínez et al., 1996). En este género los braquiblastos cumplen función de asimilación, como los que se presentan frecuentemente en herbáceas perennes (Troll, 1964:203; Weberling, 1989a: 229).

La inflorescencia en *Duranta* es del tipo politético, esto confirma una condición que hasta el momento es aceptada como generalizada para las Verbenoideas (Schauer, 1847; Briquet, 1897; Martínez et al., 1996). Su arquitectura es la de un racimo doble (o triple) heterotético.

La zona de enriquecimiento muestra paracladios primarios homogeneizados, originados por la primera yema de la serie axilar, que se presentan como racimos simples. La homogeneización (Sell, 1976) es un proceso que se ha postulado como uno de los pasos que conduce evolutivamente al truncamiento de la sinflorescencia (Sell, op. cit.). En *Duranta* el truncamiento del eje principal, aunque frecuente, no parece haberse instalado en ninguna de las especies estudiadas ya que en todas hemos encontrado racimos heterotéticos completos.

En varias especies se desarrollan paracladios accesorios a partir de la segunda yema de la serie. Estos siempre poseen hipotagma, a diferencia de los paracladios primarios. La presencia de paracladios accesorios fue anteriormente citada, entre otras familias, en Mirtáceas (Briggs & Johnson, 1979), Leguminosas (Weberling 1989b), Polemoniáceas (Weberling 1989a) y Proteáceas (Douglas, 1996), tratándose en casi todos los casos de especies arbustivas o arbóreas; en algunas especies de *Verbenaceae* herbáceas se ha observado la presencia de yemas múltiples, pero sólo ocasionalmente se manifiestan en la inflorescencia (Ej.: *Verbena*, *Glandularia*; Martínez et al., 1996).

La zona de inhibición se manifiesta gradualmente y en ella los paracladios primarios se expresan como una espina. El reemplazo de las ramas de enriquecimiento por espinas ha sido citado anteriormente (Troll, 1954 en Weberling, 1989a) como una de las formas en que puede expresarse la inhibición de la floración.

La zona de innovación se localiza inicialmente por debajo de la zona de inhibición, pero posterior-

mente, la demarcación de zonas desaparece y los renuevos desarrollan a diferentes alturas del eje de la sinflorescencia, frecuentemente en nudos distales a partir de yemas accesorias prolépticas, en consecuencia dicho eje termina formando parte del sistema de ramas de la planta. Grimes (1992 y 1996) describe y discute algunos casos semejantes en Leguminosas. Como puntualiza este autor, tales ejemplos entran en conflicto con el esquema de zonación de las sinflorescencias que fue propuesto, y abundantemente ejemplificado, por Troll (1964) y sus seguidores (Weberling, 1985, 1989a); en él, las yemas de renuevo, en plantas perennes, se restringen a una «zona de innovación» que se encuentra por debajo de la zona fértil de la inflorescencia. Schroeder (1987) reconoce una forma de innovación que, originándose a partir de yemas accesorias sobre el raquis de la inflorescencia, determina la persistencia de éste; y la denomina «innovación interna». Curiosamente en la misma obra, este autor, propone una nueva definición de inflorescencia que puede traducirse: «...es una parte de la planta cuyos meristemas, terminales y axilares, se consumen totalmente, en un período de crecimiento, debido a la formación de flores, de modo que muere y se pierde después de la maduración de los frutos».

Las distintas formas en que se presenta el esquema básico de la sinflorescencia en *Duranta* nos ha llevado a reconocer dos grupos de especies: aquéllas en las que las ramas laterales de la inflorescencia son paracladios primarios generalmente desprovistos de hipotagma (Fig. 4, A), y aquéllas en que dichos ejes laterales corresponden a paracladios accesorios con hipotagma bien desarrollado (Fig. 4, B). Sanders (1984) reconoce estas variantes y las expresa en términos de foliación de los ejes laterales de la inflorescencia. Las especies pertenecientes al primer grupo están incluidas en el ítem de su clave que indica: «Inflorescence branches bracteate.», mientras que las pertenecientes al segundo grupo, en su opuesto: «Inflorescence branches leafy, with at least 3 to 5 well developed leaves below flowering portion». A partir del análisis realizado aquí sabemos que las «ramas de la inflorescencia» a las que Sanders alude en cada caso no son en realidad equivalentes ya que provienen de diferentes yemas del complejo axilar.

En taxones con yemas múltiples la correcta interpretación sobre la correspondencia entre meristemas axilares y sus productos es indispensable para todo análisis comparativo posterior. Por otra parte, ha de tenerse en cuenta que los procesos evolutivos que suelen afectar los ejes laterales en inflorescencias complejas (Sell, 1976; Weberling, 1989b; Grimes, 1996), tales como reducción, homogeneización, racemización, esterilización, hetero-

cronismo, etc., no necesariamente actuarán en el mismo sentido o con igual intensidad sobre los productos provenientes de distintas yemas del complejo axilar.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Ana M. Cialdella y a la Dra. Susana Drewes por sus valiosas sugerencias que permitieron mejorar el manuscrito. Este trabajo fue realizado con el apoyo de un subsidio de la Programación UBACYT, 1994-1997.

#### BIBLIOGRAFIA

- BELL, A. D. 1991. *Plant Form. An Illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford, Oxford University Press. 320 pp.
- BRIGGS, B. G. & L. A. JOHNSON 1979. Evolution in the *Myrtaceae* - evidence from inflorescence structure. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 102: 157-256.
- BRIQUET, J. 1897. *Verbenaceae*. En Engler & Prantl, *Nat. Pflanzenfam.* 4 (3A): 132-182.
- BROMLEY, G. L. 1984. *Duranta repens* versus *D. erecta* (*Verbenaceae*). *Kew. Bull.* 39: 803-804.
- CARO, J. A. 1956. Las especies de *Duranta* (*Verbenaceae*) silvestres y cultivadas de la República Argentina. *Revista Argent. Agron.* 23(1): 1-28.
- CREMER, K.W. 1972. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. *Austral. J. Bot.* 20: 175-195.
- DOUGLAS, A. W. 1996. Inflorescence and floral development of *Carnavonia* (*Proteaceae*). *Telopea* 6(4): 749-774.
- FONT QUER, P. 1965. *Diccionario de Botánica*. 1º ed., 2º reimpression. Barcelona, Ed. Labor. 1244 pp.
- GRIMES, J. 1992. Metamerism, heterochrony, and inflorescence morphology of the *Pithecellobium*-complex (*Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae*). *Brittonia* 44(2): 140-159.
- 1996. Branches apices, heterochrony, and inflorescence morphology in some mimosoid legumes (*Leguminosae: Mimosoideae*). *Telopea* 6 (4): 729-748.
- HALLE, F., R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Berlin, Springer.
- KELLER, R. 1994. Neglected vegetative character in field identification at the supraspecific level in woody plants: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 33-51.
- MACBRIDE, J. F. 1960. *Verbenaceae*. En *Flora of Peru. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 13 (5): 681-689.
- MARTINEZ, S. 1975. Estudio morfológico de las yemas axilares de algunas Leguminosas leñosas de la flora argentina. *Darwiniana* 19: 458-489.
- , S. BOTTA, & M. E. MULGURA. 1996. Morfología de las inflorescencias en *Verbenaceae-Verbenoideae* I: Tribu *Verbeneae*. *Darwiniana* 34: 1-17.
- MOLDENKE, H. 1940. Contribution to the flora of extra-tropical South America I. *Lilloa* 5:390-392.
- 1941. New species and varieties of *Verbenaceae* from Central and South America. *Bull. Torrey Bot. Club* 68: 499-501.
- MÜLLER-DOBLIES, U. & F. WEBERLING. 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe. *Beit. Biol. Pflanzen* 59: 121-144.
- SELL, Y. 1976. Tendances evolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- SANDERS, R. W. 1984. Provisional synopsis of the species and natural hybrids in *Duranta* (*Verbenaceae*). *Sida* 10(4): 308-318.
- SANDT, W. 1925. Zur Kenntnis der Beiknospen, zugleich ein Beitrag zum Korrelationsproblem. *Bot. Abh.* 7: 1-160.
- SCHAUER, J. C. 1847. *Verbenaceae*. En De Candolle, *Prodromus Syst. Nat. Regni Veg.* 11: 522-700.
- SCHROEDER, F. G. 1987. Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108(2-3): 449-471.
- TODARO, A. 1876-1892. *Hortus Botanico Panormitanus* 1: 1-91.
- TORTOSA, R. D., L. AAGESEN & G. M. TOURN. 1996. Morphological studies in the tribu *Colletieae* (*Rhamnaceae*): analysis of architecture and inflorescences. *Bot. J. Linn. Soc.* 122: 353-367.
- TOURN, G. M., R. D. TORTOSA & D. MEDAN. 1992. *Rhamnaceae* with multiple lateral buds: an architectural analysis. *Bot. J. Linn. Soc.* 108: 275-286.
- TROLL, W. 1964-1969. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. I, 614 pp. & II(1), 630 pp. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
- TRONCOSO, N. S. 1974. Los géneros de Verbenáceas de Sudamérica extratropical. *Darwiniana* 18 (3-4): 295-412.
- WEBERLING, F. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24 (1-2): 1-28.
- 1989 a. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge. 405 pp.
- 1989 b. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the *Leguminosae*. En *Advances in Legum Biology*. Stirton, C. H. & J. Zarucchi eds. *Monog. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.
- , U. Müller-Doblies & D. Müller-Doblies. 1993. Zur deskriptiven und vergleichend-morphologischen Terminologie komplexer Infloreszenzen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 67: 453-473.