

NECTARIOS EXTRANUPCIALES FLORALES EN ESPECIES DE BIGNONIACEAE DE ARGENTINA

GUILLERMO L. RIVERA

*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495,
5000 Córdoba, Argentina. E-mail: rivera@imbiv.unc.edu.ar*

ABSTRACT: Rivera G. L. 2000. Floral extranuptial nectaries in Bignoniaceae from Argentina. *Darwiniana* 38(1-2): 1-10.

Extranuptial nectaries are found in almost all flowers of the studied species, and always on the calyx. Their shape varies from patelliform to cupuliform. Considering their anatomy, three groups of cells are distinguished: (i) a secretory stratum of cylindrical, elongated cells, resting upon (ii) a layer or a single basal cell, and (iii) a reduced group of subepidermic cells. Based upon these characteristics, the terms simple and complex are proposed to describe extranuptial nectaries with one or with many basal cells respectively. This anatomic nectary feature is maintained within the level of species, thus becoming a significant specific character. The two types of extranuptial nectaries can be found within a genus, constituting an important character to differentiate similar species.

Key words: Bignoniaceae, Flower anatomy, Extranuptial nectary, Stomata, Systematics.

RESUMEN: Rivera G. L. 2000. Nectarios extranupciales florales en especies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana* 38(1-2): 1-10.

Se hallaron nectarios extranupciales en casi todas las flores de las especies estudiadas y siempre en el cáliz. Sus formas variaron de pateliformes a cupuliformes. Teniendo en cuenta su anatomía se distinguen tres grupos de células: (i) un estrato secretor de células cilíndricas y alargadas que se disponen sobre (ii) una capa de células basales o una única célula basal y (iii) un grupo reducido de células subepidérmicas. Basándose en estas características se propone la denominación simple y complejo para describir los nectarios extranupciales con una o muchas células basales respectivamente. Esta característica anatómica se mantiene a nivel específico, constituyendo un carácter descriptivo importante. Los dos tipos de nectario extranupcial pueden encontrarse en un mismo género, resultando un carácter que permite diferenciar especies similares.

Palabras clave: Bignoniaceae, Anatomía floral, Nectario extranupcial, Estomas, Sistemática.

INTRODUCCIÓN

Bignoniaceae Juss. es una familia cosmopolita compuesta de lianas, árboles, en menor proporción arbustos y algunas hierbas. Comprende más de 100 géneros y alrededor de 800 especies. (Cronquist, 1988). Cuatro tribus, con más de 50 especies se hayan representadas en la flora Argentina (Gentry, 1980; Gentry & Bernardello, 1984). Poseen comúnmente flores grandes y vistosas, con semillas generalmente aladas y dispersadas por el viento. En las flores es común la presencia de nectarios, tanto nupciales como extranupciales (Rivera, 1996).

El término nectario fue introducido por Linné en 1735 para denominar la glándula secretora de néctar. Caspary (1848) los clasifica sobre la base de su posición en nectarios florales, ubicados en la flor, y

extraflorales, aquéllos ubicados en las partes vegetativas. Delpino (1868) realiza una clasificación de acuerdo con su función, designando como nectarios nupciales a aquellos que promueven la fertilización cruzada mediante una recompensa para los polinizadores y nectarios extranupciales a aquellos con una función diferente o indirectamente relacionados con la polinización. Hace unos años, han aparecido también propuestas de clasificación de acuerdo con su topografía (Fahn, 1979; Smets & Cresens, 1988; Schmid, 1988). Los nectarios, tanto nupciales como extranupciales constituyen, en muchas familias, importantes caracteres a tener en cuenta tanto desde el punto de vista taxonómico como de la biología de las plantas.

Ecológicamente, los nectarios extranupciales (NEN) son importantes en cuanto mantienen una comunidad "antiherbívora" en la planta. La posible función de los mismos en Bignoniaceae estudiadas sería la de mantener una comunidad antiherbívora con el objeto de: 1) reducir la predación sobre los botones florales y la oviposición en el ovario y 2) disminuir el número de "ladrones" de néctar, conservando de esa manera la recompensa para los polinizadores legítimos (Rivera, 1997).

Debido a sus diferencias anatómicas, de distribución y desarrollo entre las distintas especies en la familia, estas estructuras podrían constituir caracteres de importancia taxonómica. El presente trabajo tiene por objetivos: (i) identificar la presencia de nectarios extranupciales en las flores de especies de Bignoniaceae de Argentina, (ii) establecer diferencias morfológicas, anatómicas, de tamaño y de distribución entre los nectarios extranupciales encontrados y (iii) evaluar su importancia como carácter taxonómico dentro de la familia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para este trabajo se analizaron las características en 35 especies correspondientes a 18 géneros de 3 tribus diferentes, de especies de Bignoniaceae encontradas en Argentina. Los datos de colección y colectores de todas las especies estudiadas se encuentran en la Tabla 1. Los ejemplares de herbario se encuentran depositados en CORD.

Los estudios fueron llevados a cabo utilizando material fresco, conservado en FAA, o flores de ejemplares de herbario previamente hidratadas. Para el estudio de las flores, se utilizó la técnica de microtomía para microscopio óptico con inclusión en parafina (Johansen, 1940). Los cortes seriados de 9-12 µm de espesor se tiñeron con safranina y azul astral modificando la tinción propuesta por Maáčz & Vágás (1961). Las fotomicrografías fueron tomadas en un fotomicroscopio Zeiss Axiophot con película Kodak T Max, ISO 100.

Para los estudios con microscopio electrónico de barrido (MEB), el material fue deshidratado con una serie de alcohol-acetona (Cohen, 1974), luego se lo secó en punto crítico (Crang, 1988) y posteriormente se lo cubrió con un baño de oro-paladio. Las fotografías se obtuvieron en un microscopio JEOL 35CF del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Noroeste de Argentina (LAMENOA). La película utilizada fue AgfaPan APX 100.

Los NEN fueron analizados considerando su anatomía, con especial atención al número de células basales halladas. Se tuvo también en cuenta su localización en el cáliz, pudiendo ser homogénea u ocupar una o más de las tres zonas (apical, media y basal) que se obtienen dividiendo el mismo en tres tercios. Se contó el número de NEN por cáliz y se midió su diámetro máximo en vista superficial con MEB o en cortes histológicos. Se realizaron observaciones sobre su localización sobre la epidermis, diferenciándose dos categorías: superficial (cuando su/s célula/s basal/es se encuentran al nivel o por arriba de las células epidérmicas) o hundido (cuando su/s célula/s basal/es se encuentran por debajo del nivel de las células epidérmicas). Las observaciones y mediciones fueron realizadas en no menos de 5 nectarios de dos o más flores.

OBSERVACIONES

Se encontraron NEN en el cáliz de la mayoría de las especies (Tabla 2) excepto en *Eccremocarpus scaber*, *Argylia uspallatensis*, *Jacaranda micrantha*, *Clytostoma callistegioides*, *Cuspidaria convoluta*, *Macfadyena uncata* y *Tynnanthus micranthus*. Cuando presentes, éstos se ubican corrientemente sobre la cara externa de los sépalos, aunque también fueron observados en la cara interna (*Dolichandra cynanchoides*, *Macfadyena* spp. por ej.). Sobre la cara externa del cáliz pueden estar distribuidos en toda la superficie en forma homogénea aunque por lo general se reúnen en una zona. Se encontraron en la región apical (Fig. 1 A), en la región media, en la región basal, o bien en combinaciones de éstas (Tabla 2). Pueden ubicarse en depresiones de la epidermis (Figs. 1 B, C; 2 D, por ej.), a nivel superficial (Figs. 2 H; 3 H) o bien presentarse elevados con un reborde de tejido epidérmico que los rodea y recubre parcialmente (*Adenocalymma marginatum*, Fig. 4 A, B). Al respecto y en esta especie, cabe mencionar que dicho reborde forma una cámara (Fig. 4 A, B) donde se observaron hifas de hongos Deuteromicetes creciendo sobre y entre las células secretoras del nectario (Fig. 4 C, D).

El número de los NEN por cáliz en general no excede los 20, excepto en *Macfadyena dentata*, *Dolichandra cynanchoides* y *Parabignonia chodatii* donde usualmente superan los 50 (Tabla 2). Su número es bajo en *Tabebuia*, salvo en *T. nodosa* donde es frecuente encontrar más de 20 por cáliz. Algo similar ocurre en *Tecoma* donde el número

Tabla 1.- Material de Bignoniaceae estudiado. N = número de poblaciones estudiadas, Nro. = número de ejemplar de herbario, Fecha = fecha de colección, SN = sin número. Los colectores se abrevian como sigue: AAC = A. A. Cocucci, C = A. Cabrera, GLR = G. L. Rivera, K = A. Krapovickas, L = R. Legname, PP = Pedro Prieto.

Taxón	N	Provincia: departamento: localidad, colector, Nro., fecha
Tribu Eccremocarpeae		
<i>Eccremocarpus scaber</i> Ruiz et Pav.	1	Río Negro: El Bolsón: Piltriquitrón, AAC 531, 09-I-1994
Tribu Bignonieae		
<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 34, 02-II-1994
<i>Amphilophium paniculatum</i> DC.	1	Tucumán: Burruyacu: El Cajón, GLR 68, 22-IX-1994
<i>Anemopaegma flavum</i> Morong	1	Santa Fe: Obligado: Ocampo, C 10487, 12-XI-1958
<i>Arrabidaea chica</i> (Humb. & Bonpl.) Verl.	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 32, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Yacuy, GLR 33, 02-II-1994
<i>Arrabidaea corallina</i> (Jacq.) Sandwith	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 16, 05-XI-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Urundel, GLR 62, 20-IX-1994
	3	Salta: Orán: Pichanal, GLR 3, 20-IX-1994
<i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) Sandwith	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 30, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Iguazú, GLR 87, 20-XII-1994
<i>Clytostoma callistegioides</i> (Cham.) Bureau ex Griseb.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 10, 15-XI-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 14, 05-XI-1993
<i>Clytostoma binatum</i> (Thunb.) Sandwith	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 28, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Iguazú GLR 86, 20-XII-1994
<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A. H. Gentry	1	Córdoba: Colón: cultivada, GLR 79, 11-XI-1994
<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	1	Córdoba: Colón: El Diquecito, GLR 40, 12-I-1994
	2	Córdoba: Capital: Villa Warcalde, GLR 41, 30-IV-1994
<i>Macfadyena dentata</i> K. Schum.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 23, 15-X-1993
	2	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 90, 23-XII-1994
<i>Macfadyena uncatata</i> (Andr.) Sprague et Sandwith	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 89, 23-XII-1994
<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 17, 05-XI-1993
	2	Córdoba: Capital: Villa Allende, GLR 22, 20-X-1993
	3	Salta: Sta. Victoria: Los Toldos, GLR 65, 21-IX-1994
<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau et K. Schum.	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 75, 28-X-1994
<i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 15, 05-XI-1993
<i>Parabignonia chodatii</i> (Hassler) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 100, 05-IV-1995
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. H. Gentry	1	Misiones: Iguazú: Garganta Diablo, GLR 71, 26-X-1994
	2	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 72, 27-X-1994
<i>Pithecoctenium cynanchoides</i> DC.	1	Córdoba: Colón: Villa Warcalde, GLR 26, 15-I-1994
	2	Córdoba: Colón: La Calera, GLR 56, 20-II-1994
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker-Gawl.) Miers	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 42, 18-V-1994
<i>Tynnanthus micranthus</i> Corr. Mélló ex K. Schum.	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR PP 80, 22-XI-1994
Tribu Tecomeae		
<i>Argylia uspillatensis</i> DC.	1	Mendoza: Uspallata: Uspallata, AAC SN, 14-XII-1994
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	1	Misiones: Iguazú: Garganta Diablo, GLR 91, 22-XII-1994
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	1	Córdoba: Colón: El Diquecito, GLR 39, 12-I-1994
<i>Tabebuia alba</i> Sandwith	1	Misiones: Caingúas: Aristóbulo del Valle, K 18612, 14-IX-1972
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. et Hook.	1	Maui: Kahului: cultivada. Hawaii, U.S.A. GLR 36, 20-III-1994
<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart. ex DC.) Standl.	1	Tucumán: Burruyacu: GLR 67, 22-IX-1994
	2	Misiones: Capital: cultivada, GLR 76, 28-X-1994
<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 5, 04-X-1993
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.	1	Salta: Capital: Cerro San Bernardo, GLR SN, 19-XI-1994
<i>Tabebuia lapacho</i> (K. Schum.) Sandwith	1	Salta: Sta. Victoria: Los Toldos, GLR 64, 21-IX-1994
<i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.	1	Córdoba: Ischilín: Cruz del Eje, GLR 92, 24-I-1995
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 2, 14-IX-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 5, 05-XI-1993
<i>Tabebuia pulcherrima</i> Sandwith	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 101, 10-XII-1995
<i>Tecoma capensis</i> (Thunb.) Lindl. ¹	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 44, 18-V-1994
<i>Tecoma garrocha</i> Hieron.	1	La Rioja: Capital: Los Sauces, GLR 50, 16-IX-1994
<i>Tecoma stans</i> (L.) Kunth	1	Tucumán: Tafí: San Javier, GLR 12, 02-XI-1993
	2	Salta: La Caldera: La Caldera, GLR 19, 06-XI-1993
	3	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 96, 05-IV-1995
<i>Tecoma tenuiflora</i> (DC.) Fabris	1	Salta: Santa Bárbara, L 546, 15-X-1948

¹ Se incluye esta especie originaria de África, ya que aparece en forma subespontánea en comunidades litorales de Argentina (Fabris, 1965).

Tabla 2.- Características de los nectarios extranupciales en el cáliz de Bignoniaceae. Nro. = número de nectarios extranupciales por cáliz. Diámetro = diámetro de los nectarios extranupciales midiendo el ancho máximo en cortes histológicos y superficialmente en fotomicrografías de MEB.

Taxón	Tipo	Localización	Disposición	Nro.	Diámetro en μm	
					rango	media $\pm$ DE
Tribu Tecomeae						
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	simple	apical	superficial	3-5	105-128	118 $\pm$ 10
<i>Tabebuia alba</i>	complejo	apical	superficial	4-8	143-201	171 $\pm$ 23
<i>T. aurea</i>	simple	basal	hundido	8-15	147-205	164 $\pm$ 26
<i>T. chrysotricha</i>	complejo	apical	hundido	6-10	280-345	315 $\pm$ 27
<i>T. heptaphylla</i>	complejo	apical	superficial	4-10	235-294	270 $\pm$ 24
<i>T. impetiginosa</i>	complejo	apical	superficial	5-9	176-235	213 $\pm$ 28
<i>T. lapacho</i>	complejo	apical	hundido	4-10	463-502	480 $\pm$ 19
<i>T. nodosa</i>	simple	apical	superficial	20-30	88-117	111 $\pm$ 11
<i>T. ochracea</i>	simple	apical	superficial	4-9	135-155	143 $\pm$ 8
<i>T. pulcherrima</i>	complejo	apical	superficial	4-8	205-235	220 $\pm$ 14
<i>Tecoma capensis</i>	complejo	medio/apical	hundido	7-9	151-225	197 $\pm$ 34
<i>T. garrocha</i>	complejo	medio/apical	hundido	4-6	147-205	177 $\pm$ 24
<i>T. stans</i>	complejo	medio/apical	hundido	10-18	147-205	183 $\pm$ 27
<i>T. tenuiflora</i>	complejo	medio/apical	hundido	3-5	135-198	166 $\pm$ 29
Tribu Bignonieae						
<i>Adenocalymma marginatum</i>	complejo	apical	c/ reborde	5-13	765-935	835 $\pm$ 67
<i>Amphilophium paniculatum</i>	complejo	basal	superficial	8-16	435-615	515 $\pm$ 82
<i>Anemopaegma flavum</i>	simple	apical	hundido	5-8	245-310	271 $\pm$ 28
<i>Arrabidaea chica</i>	simple	apical	superficial	5-10	147-195	165 $\pm$ 23
<i>A. corallina</i>	simple	medio/apical	hundido	6-12	156-216	188 $\pm$ 26
<i>A. seloi</i>	simple	medio/apical	hundido	5-9	205-235	213 $\pm$ 13
<i>Clytostoma binatum</i>	simple	apical	hundido	4-6	180-205	194 $\pm$ 9
<i>Dolichandra cynanchoides</i>	simple	medio/basal	superficial	+50	73-103	88 $\pm$ 10
<i>Macfadyena dentata</i>	simple	medio/basal	superficial	+50	75-105	91 $\pm$ 12
<i>M. unguis-cati</i>	simple	medio/basal	hundido	10-20	58-88	73 $\pm$ 12
<i>Mansoa difficilis</i>	simple	apical	hundido	8-15	380-505	441 $\pm$ 48
<i>Melloa quadrivalvis</i>	simple	basal	superficial	5-10	117-147	137 $\pm$ 14
<i>Parabignonia chodatii</i>	simple	homogéneo	superficial	+50	58-88	68 $\pm$ 13
<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	complejo	homogéneo	hundido	10-16	240-290	270 $\pm$ 18
<i>P. cynanchoides</i>	complejo	homogéneo	hundido	15-40	235-323	276 $\pm$ 33

está por debajo de 10 en las especies ornitófilas, pero supera esta cantidad en la especie melitófila *T. stans* (Tabla 2).

El tamaño de los NEN es una característica muy desigual al examinar las especies de las dos tribus (Tecomeae y Bignonieae), aunque conservan un rango no muy amplio dentro de cada especie (Tabla 2). En las Tecomeae los nectarios son más pequeños, y a excepción de unas pocas especies, miden entre 88 y 235 μm . Las medidas resultan, en cambio, muy dispares en las Bignonieae encontrando nectarios extranupciales que superan los 900 μm

(*Adenocalymma marginatum*), mientras que otros apenas alcanzan los 60 μm (*Macfadyena unguis-cati* y *Parabignonia chodatii*).

Con respecto a su morfología externa, pueden distinguirse aquéllos con aspecto pateliforme: circulares, como un plato, con una leve depresión (Fig. 3 A), o cupuliforme: con apariencia de copa, con los bordes elevados (Figs. 2 C, D; 3 E, F). A pesar de esto, las formas intermedias abundan (Figs. 2 A; 3 C, G), por lo que, en muchos casos, no pueden diferenciarse de manera cualitativa.

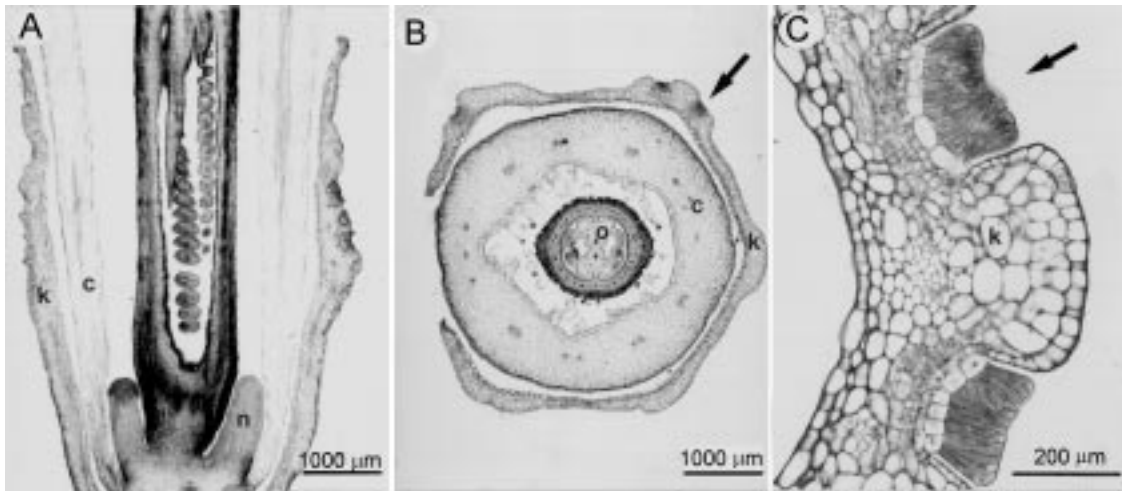


Fig. 1.- Nectarios extranupciales de *Tecoma stans*. A: sector de un corte longitudinal de una flor a nivel del ovario. B: corte transversal a nivel del ovario. C: detalle de un corte transversal que muestra dos nectarios extranupciales. Abreviaturas: c, corola; k, cáliz; n, nectario floral; o, ovario. Las flechas señalan los nectarios extranupciales.

Si consideramos su anatomía se distinguen dos tipos:

1- *Simples*: formados por un estrato secretor de células cilíndricas, alargadas, que se tiñen densamente y que se disponen sobre una única célula basal (Fig. 2) que se apoya sobre la epidermis. Por debajo y asociado al nectario extranupcial, se encuentra un grupo reducido de células subepidérmicas, que también se tiñen intensamente.

2 - *Complejos*: formados por un tejido secretor, por lo común uniestratificado, compuesto por células columnares, que se tiñen densamente y que alcanzan los 40-50 µm de altura. En general se distingue una sustancia de posible naturaleza cerosa sobre la cara externa de estas células. Por debajo del epitelio secretor se halla una hilera basal de células cuboideas (Figs. 1 C; 3 B, D, F, H; 4 B), con citoplasma claro y engrosamientos radiales en las paredes. Bajo este estrato se distinguen dos o tres hileras de células subepidérmicas asociadas al nectario. Estas células poseen un citoplasma vacuolizado y un núcleo grande y son siempre más pequeñas que el parénquima que las rodea.

Se hallaron NEN simples y complejos tanto en la tribu Tecomeae como en Bignonieae (Tabla 2). En la mayoría de los géneros donde se estudió más de una especie, se aprecia que el tipo de nectario extranupcial es una característica que, por lo común,

se conserva (*Tecoma*, *Macfadyena*, *Pithecoctenium* y *Arrabidaea*). Solo en *Tabebuia* se encuentran ambos tipos representados. Considerando los demás caracteres analizados (Tabla 2), se observa que los NEN de *Tecoma* y *Pithecoctenium* son los más homogéneos. Por otra parte, los nectarios extranupciales de ambas especies de *Macfadyena* resultan estructuralmente similares entre sí y con los *Dolichandra* y *Parabignonia* además de presentarse en un gran número por cáliz (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Los NEN son muy comunes dentro de las Magnoliophyta, pudiendo encontrárselos en un gran número de familias (Zimmermann, 1932; Janda, 1937; Durkee et al., 1981; Okoli & Onofeghara, 1984; Anderson & Symon, 1985; Durkee, 1987; Pemberton, 1988; Morellato & Oliveira, 1991; Galetto & Bernardello, 1992; Koptur, 1992; O'Brien, 1995). Los NEN son muy frecuentes en Bignoniaceae, y según Elias (1983), los poseen alrededor del 90% de sus representantes. Habitualmente se los halla en las hojas y frutos, aunque no es excepcional encontrarlos en los pétalos, sépalos, pedicelos y el tallo (Parija & Samal, 1936; Seibert, 1948; Laroche, 1974; Elias & Gelband, 1975; Elias & Prance, 1978; Stephenson, 1982; Subramanian & Inamdar, 1989; Thomas & Dave, 1992; Galetto, 1995).

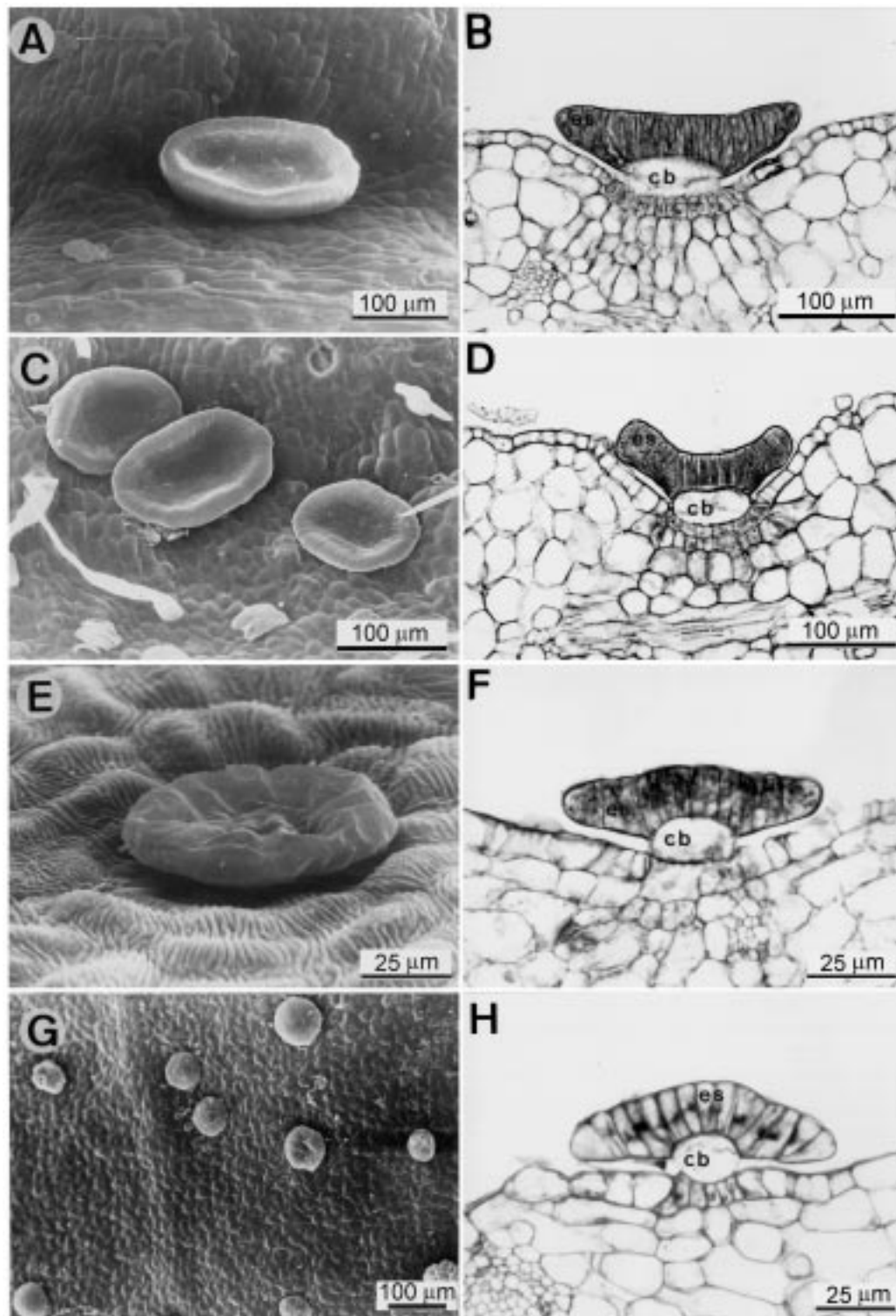


Fig. 2.- Nectarios extranupciales simples del cáliz. A-B: *Arrabidaea selloi*. C-D: *Arrabidaea corallina*. E-F: *Macfadyena unguis-cati*. G-H: *Dolichandra cynanchoides*. Abreviaturas: es, epitelio secretor; cb, célula basal.

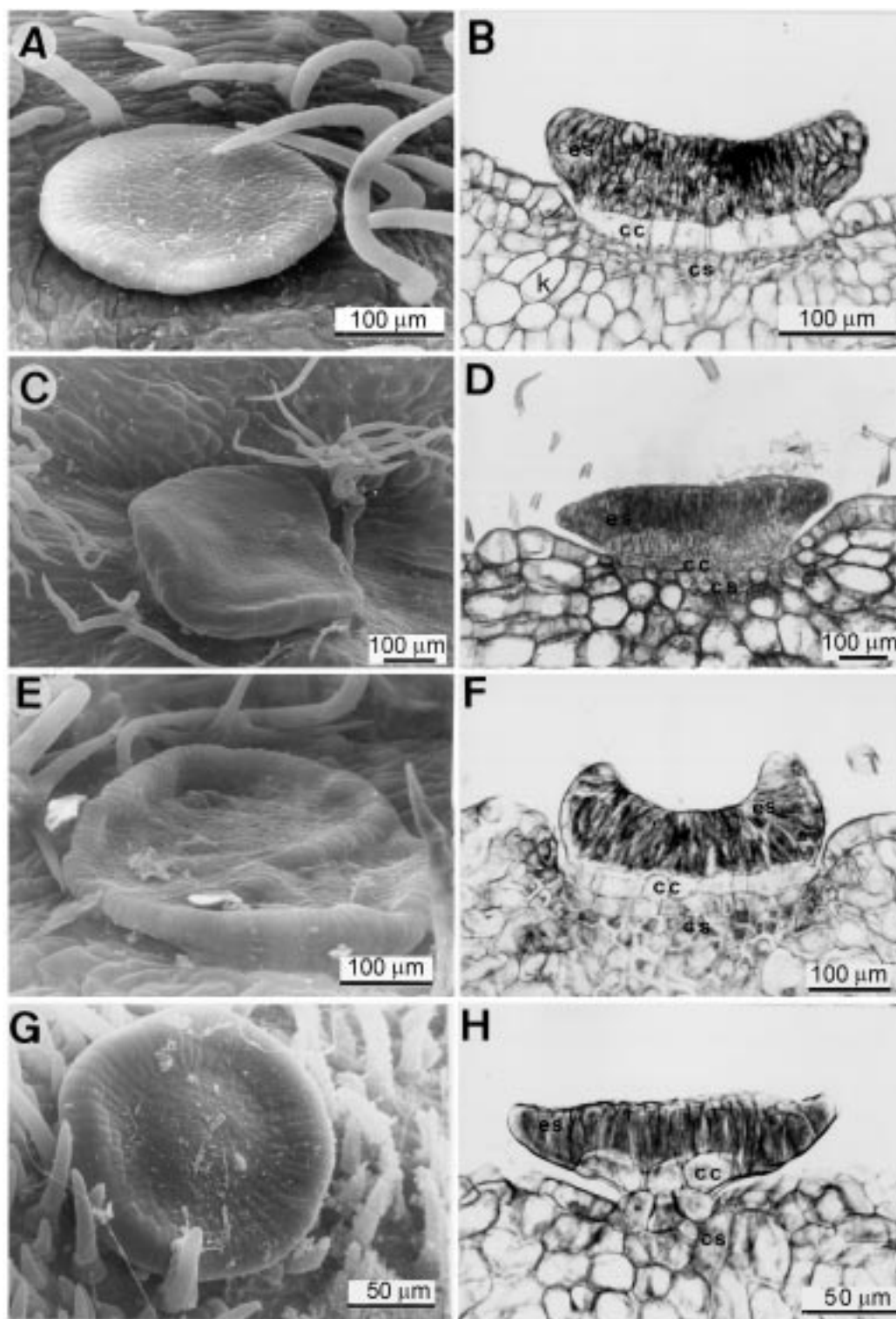


Fig. 3.- Nectarios extranupciales complejos del cáliz. A-B: *Pithecoctenium crucigerum*. C-D: *Tabebuia lapacho*. E-F: *Tabebuia chrysotricha*. G-H: *Arrabidaea chica*. Abreviaturas: es, epitelio secretor; cc, células cuboideas; cs, células subepidérmicas.

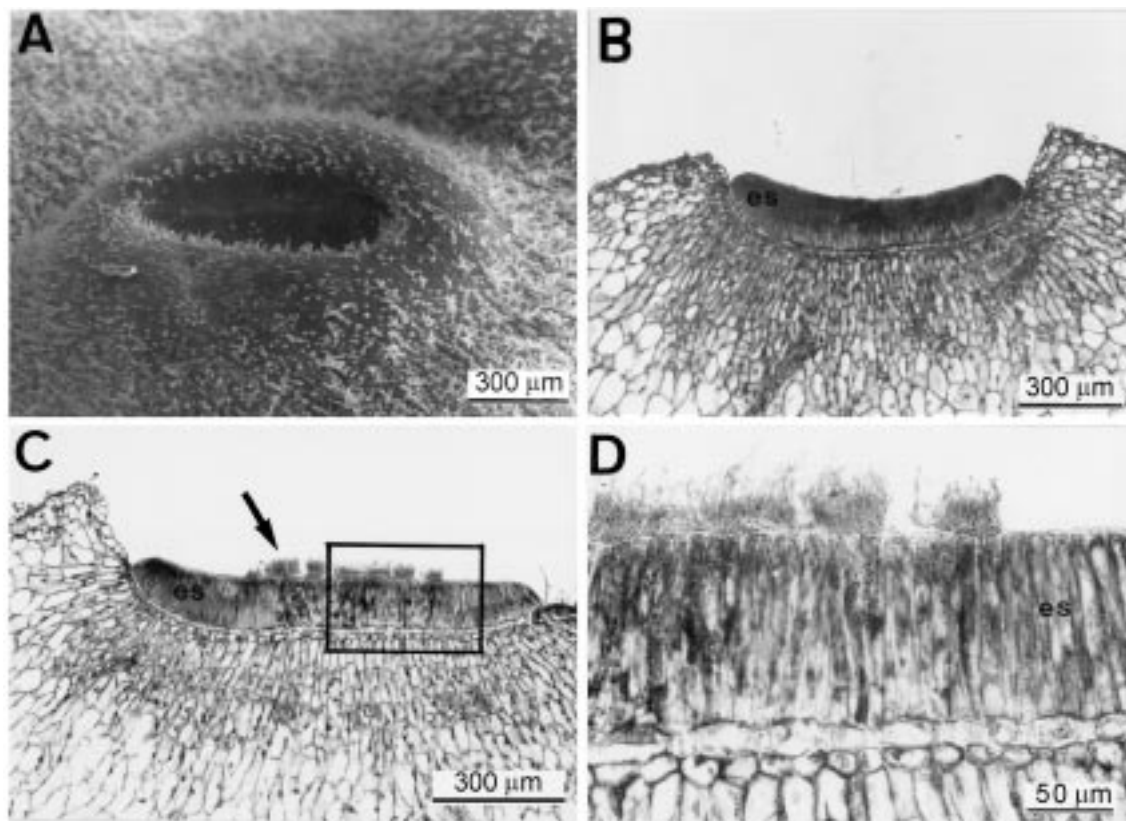


Fig. 4.- Nectarios extranupciales complejos del cáliz de *Adenocalymma marginatum*. A: nectario cubierto por la epidermis sobreelevada. B: corte longitudinal de un nectario extranupcial. C-D: nectario extranupcial con hifas de Deuteromicetes (señaladas con flecha) creciendo sobre y entre el epitelio secretor del nectario extranupcial. D: detalle indicado en C. Abreviaturas: es, epitelio secretor.

Muchos autores, especialmente en obras clásicas de anatomía vegetal, consideran a los NEN como tricomas glandulares (Strasburger, 1990). De hecho puede afirmarse que los NEN son tricomas glandulares secretores de néctar (Esau, 1995). También es aceptada la idea de que el origen de los NEN es justamente a partir de tricomas glandulares (Elias & Newcombe, 1979) y dentro de la familia, Haberlandt (1924) y Parija & Samal (1936) han reconocido este origen. Estudios ontogénicos más recientes en familias de Scrophulariales indican que los NEN se forman a partir de una única célula protodermal inicial (Durkee, 1987; McDade & Turner, 1997 en Acanthaceae; Subramanian & Inamdar, 1986; Inamdar, 1969 en Bignoniaceae). Sin ánimo de concluir sobre la forma correcta de denominar estas estructuras, se ha considerado los trabajos más recientes en esta familia (Elias & Prance,

1978; Elias & Newcombe, 1979; Stephenson, 1982; Subramanian & Inamdar, 1989; Thomas & Dave, 1992; Galetto, 1995), en los cuales el término nectario es utilizado.

Varios autores han intentado desarrollar sistemas de ordenación para los NEN. Dicha tarea no ha resultado sencilla debido, en primer lugar, a la diferencia en los parámetros tenidos en cuenta y, en segundo lugar, a la gran diversidad encontrada en las diferentes familias. A pesar de ello, estas clasificaciones resultan útiles a la hora de realizar descripciones y comparaciones. De acuerdo con Fahn (1979) y basándose en la topografía, los NEN encontrados se corresponden al "tipo 12" (ubicados en la epidermis externa del cáliz y/o la corola). Según Zimmermann (1932), y considerando su forma, los NEN de las Bignoniaceae son del tipo escamoso o "Schuppennektarien".

Elias & Prance (1978), al estudiar especies de Bignoniaceae, diferencian las formas cupulares y pateliformes para *Campsis* y *Crescentia*, respectivamente. A estas formas los autores asocian diferencias anatómicas fundadas en el número de células basales: los NEN cupulares, caracterizados por presentar una hilera de células basales cuboideas y los pateliformes por poseer una única célula basal. Esta distinción es sólo superficial, si consideramos la sutil diferencia que existe entre estas formas en el MEB y la cantidad de estados intermedios entre ambas. Por otra parte, existen NEN de apariencia cupulares como los de *Arrabidaea* que solo poseen una célula basal y otros de apariencia pateliforme, como los de *Pithecoctenium* y *Tecoma*, con una hilera de células cuboideas. Se sugiere por este motivo abandonar los términos de forma. Se propone, en reemplazo, términos basados únicamente en su anatomía, designando como simples aquellos NEN que tengan una única célula basal y complejos aquellos nectarios que poseen una hilera de células basales. A partir de estos estudios, se observó que las diferencias histológicas encontradas son un rasgo conservado dentro de la misma especie incluso al analizar los NEN de distinta ubicación en la planta, por lo que adquieren valor taxonómico.

Subramanian & Inamdar (1989) destacan como inédita la presencia de irrigación en NEN de *Tecoma stans*, "diferenciándose así del plan de organización de NEN del resto de Bignoniaceae". Se han encontrado, sin embargo, haces vasculares xilemáticos y floemáticos en NEN de *Pandorea jasminoides* (Rivera, 1996). En las especies estudiadas, los mismos carecen de una irrigación directa aunque se observaron haces vasculares en las zonas adyacentes.

En lo que se refiere a las dimensiones de los NEN y la cantidad de los mismos por cáliz, los resultados muestran similitudes con las categorías encontradas por McDade & Turner (1997) en lo que se refiere al tamaño y número de NEN por glándulas bracteales en *Aphelandra* (Acanthaceae). En las Bignoniaceae el límite para considerar los NEN como pequeños estaría alrededor de 100 µm (levemente inferior al encontrado en *Aphelandra* por McDade & Turner (1997) y se encontrarían en un número de más de 50 por cáliz, tal como se observan en *Dolichandra cynanchoides*, *Macfadyena dentata* y *Parabignonia chodatii*.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, los tipos de NEN simples y complejos encontrados constituirían un carácter importante a tener en cuenta en la tipificación de los géneros en la familia. Asimismo, y en el caso de aquellos géneros donde pueden hallarse ambos tipos (*Tabebuia*), el análisis histológico de estas estructuras, permitiría diferenciar especies afines.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a los curadores de los herbarios CTES y LIL; a M. T. Arbo, por la ayuda en la identificación de las especies, a A. Andrada, del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Noroeste (LAMENOA), a R. Münch por el asesoramiento y procesamiento de material fotográfico, al Centro de Investigación de Estudios Subtropicales en Iguazú, Misiones, por el apoyo brindado en los viajes de colección. También agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y al Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba (CONICOR) por el apoyo económico brindado.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, G. J. & Symon, D. E. 1985. Extrafloral nectaries in *Solanum*. *Biotropica* 17: 40-45.
- Caspary, R. 1848. *De nectariis*. Elverfeld, Bonn.
- Cohen, A. L. 1974. Critical point drying, pp. 44-112, en M. A. Hayat, (ed.), *Principles and techniques of scanning electron microscopy*. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Crang, R. F. E. 1988. Artifacts in specimen preparation for scanning electron microscopy, pp. 107-129, en R. F. E. Crang & K. L. Komplarens, (eds.), *Artifacts in biological electron microscopy*, New York.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York.
- Delpino, F. 1868. Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. I & II. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.* Vol. XI, XII.
- Durkee, L. T. 1987. Ultrastructure of extrafloral nectaries in *Aphelandra* spp. (Acanthaceae). *Proc. Iowa Acad. Sci.* 94: 78-83.
- , Gaal, D. J., & Howard Reisner, W. 1981. The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora*. I. The floral nectary. *Amer. J. Bot.* 68: 453-462.
- Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution, pp. 174-203, en B. Bentley & T. S. Elias, (eds.), *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.
- & Gelband, H. 1975. Nectar: its production and functions in trumpet creeper. *Science* 189: 289-291.

- & Newcombe, L. F. 1979. Foliar nectaries and glandular trichomes in *Catalpa* (Bignoniaceae). *Acta Bot. Sin.* 21: 217-224.
- & Prance, G. T. 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 30: 175-181.
- Esau, K. 1995. *Anatomía Vegetal*. Omega. Barcelona.
- Fahn, A. 1979. Nectaries, pp. 51-111, en A. Fahn, (ed.), *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- Galetto, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Pl. Syst. Evol.* 196: 99-121.
- & Bernardello, L. M. 1992. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. *Canad. J. Bot.* 70: 1101-1106.
- Gentry, A. H. 1980. Bignoniaceae, Part I (Crescentieae and Tourrettieae): *Fl. Neotrop. Monogr.* 25: 1-150.
- & Bernardello, L. M. 1984. Bignoniaceae, pp. 68-71, en A. T. Hunziker, (ed), Los géneros de Fanerógamas de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 23.
- Haberlandt, R. C. 1924. *Physiologische Pflanzen-anatomie*. Verlag Von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Inamdar, J. A. 1969. Structure and ontogeny of foliar nectaries and stomata in *Bignonia chamberlaynii* Sims. *Proc. Indian Nat. Acad. Sci. Sect. B.* 70: 232-240.
- Janda, C. 1937. Die extranuptialen Nektarien der Malvaceen. *Österr. Bot. Z.* 86: 81-130.
- Johansen, D. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw Hill, New York.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants, pp. 81-129, en E. Bernays, (ed.), *Insect-plant interactions*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Laroche, R. C. 1974. Anatomic consideration of the calix of *Adenocalymma comosum* (Cham.) A.P. DC. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 530-532.
- Linné, C. von 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera et species*. Leiden.
- Maác, C. J. & Vágás, E. 1961. A new method for staining cellulose and lignified walls. *Mikroskopie* 16: 40-43.
- McDade, L. A. & Turner, M. D. 1997. Structure and development of bracteal nectary glands in *Aphelandra* (Acanthaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1-15.
- Morellato, L. P. C. & Oliveira, P. S. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185: 33-38.
- O'Brien, S. P. 1995. Extrafloral nectaries in *Chamelaurium uncinatum*: a first record in the Myrtaceae. *Austral. J. Bot.* 43: 407-413.
- Okoli, B. E. & Onofeghara, F. A. 1984. Distribution and morphology of extrafloral nectaries in some Cucurbitaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 89: 153-164.
- Parija, P. & Samal, K. 1936. Extra-floral nectaries in *Tecoma capensis* Lindl. *J. Indian Bot. Soc.* 15: 241-246.
- Pemberton, R. W. 1988. The abundance of plants bearing extrafloral nectaries in Colorado and Mojave Desert communities of Southern California. *Madroño* 35: 238-246.
- Rivera, G. L. 1996. Nectarios y tricomas florales en cuatro especies de Tecomeae (Bignoniaceae). *Darwiniana* 34: 19-26.
- . 1997. Biología reproductiva en Bignoniaceae de Argentina. Tesis doctoral. Facultad Cs. Ex. Fís. y Nat. Universidad Nacional de Córdoba. 234 pp.
- Schmid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries - Historical perspective and terminological recommendations. *Bot. Rev. (London)* 54: 179-232.
- Seibert, R. J. 1948. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35: 123-136.
- Smets, E. F. & Cresens, E. M. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state', a reconsideration. *Acta Bot. Neerl.* 37: 121-128.
- Stephenson, A. G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63: 663-669.
- Strasburger, E. 1990. *Tratado de Botánica*. Omega. Barcelona.
- Subramanian, R. B. & Inamdar, J. A. 1986. Occurrence, structure, ontogeny and biology of nectaries in *Kigelia pinnata* DC. *Bot. Mag.* 98: 67-73.
- & —. 1989. The structure, secretion and biology of nectaries in *Tecomaria capensis* Thunb. (Bignoniaceae). *Phytomorphology* 39: 69-74.
- Thomas, V. & Dave, Y. 1992. Structure and biology of nectaries in *Tabebuia serratifolia* Nichols (Bignoniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 395-400.
- Zimmermann, J. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beih. Bot. Centralbl.* 49: 99-196.

Original recibido el 20 de abril de 1999; aceptado el 20 de marzo de 2000.