

MORFOLOGÍA DE LAS INFLORESCENCIAS EN VERBENACEAE- VERBENOIDEAE II: TRIBU PETREEAE

SUSANA I. DREWES & SUSANA MARTÍNEZ

*Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
1428 Capital Federal, Argentina. E-mail : drewes@biolo.bg.fcen.uba.ar*

ABSTRACT: Drewes, S. I. & Martínez, S. 1999. Morphology of inflorescences in Verbenaceae-Verbenoideae II: Tribe Petreeae. *Darwiniana* 37(3-4): 209-218.

This paper deals with the interpretation, description and typological characterization of the inflorescences of the following genera of the tribe Petreeae Briq.: *Petrea* L., *Xolocotzia* Miranda and *Recordia* Moldenke. All of them have a polytelic type of synflorescence. Florescences of all genera are racemes with decussate bracts. The heterothetic diplobotryum is present in *Recordia* and also in several species of *Petrea*. Truncation of the main florescence has been found in *P. maynensis* J. Huber, *P. volubilis* L. and *P. pubescens* Turcz. giving rise to an homothetic diplobotryum. Suppression of the enriching zone occurs in *Xolocotzia*, *Recordia* and some species of *Petrea*. *Xolocotzia* has monobotrya and reduction of flower number within the florescences. In the monobotrya the pair of leaves preceding the basal internode is bracteose and bears axillary resting buds. In the heterothetic diplobotryum this node represents an intercalar inhibition zone. Some *Petrea* species show aborted accessory paraclades. These arise from the accessory axillary buds of the enrichment zone. According to this study, the heterothetic pleiobotryum has been considered as a primitive or central form, from which monobotrya derived through processes of suppression of the enrichment zone, and homothetic pleiobotrya, by suppression of the main florescence (truncation). The use of inflorescence characters for a cladistic analysis accomplished by Rueda (1994) for the genus *Petrea*, are discussed.

Key words: Inflorescence typology, Morphology, *Petrea*, *Recordia*, *Xolocotzia*, Petreeae, Verbenaceae.

RESUMEN: Drewes, S. I. & Martínez, S. 1999. Morfología de las inflorescencias en Verbenaceae-Verbenoideae II: Tribu Petreeae. *Darwiniana* 37(3-4): 209-218.

Se interpretan, describen y caracterizan tipológicamente las inflorescencias de los géneros pertenecientes a la tribu Petreeae Briq.: *Petrea* L., *Xolocotzia* Miranda y *Recordia* Moldenke. En todos los casos las inflorescencias son del tipo politélico; las florescencias son racimos con brácteas decusadas. Se han encontrado diplobotrios heterotéticos en *Recordia*, y en algunas especies de *Petrea*, diplobotrios homotéticos en *P. maynensis* J. Huber, *P. volubilis* L. y *P. pubescens* Turcz. y monobotrios en *Xolocotzia*, *Recordia* y algunas especies de *Petrea*. En los monobotrios el par de hojas que precede al entrenudo basal es bracteoso y porta yemas axilares en reposo, en los diplobotrios heterotéticos este nudo, con iguales características, representa una zona de inhibición intercalar. Algunas especies de *Petrea* muestran paraclados accesorios abortados que tienen su origen en yemas axilares accesorias de la zona de enriquecimiento. En este estudio el pleiobotrio heterotético se considera una forma primitiva o central de la que derivan los monobotrios por supresión de la zona de enriquecimiento, y los pleiobotrios homotéticos por supresión de la florescencia principal (truncamiento). Se discute la interpretación y utilización de los caracteres de la inflorescencia, aplicados a un análisis cladístico del género *Petrea*, realizado por Rueda (1994).

Palabras clave: Tipología de las inflorescencias, Morfología, *Petrea*, *Recordia*, *Xolocotzia*, Petreeae, Verbenaceae.

INTRODUCCIÓN

En relación con el proyecto de estudio de las inflorescencias en Verbenaceae-Verbenoideae se

ha publicado la tribu Verbeneae, y los géneros *Duranta* L. (Citharexyleae) y *Lippia* L. (Lantaneae) (Martínez et al., 1996; Martínez & Múlgura de Rome-

ro, 1997; Múlgura de Romero et al., 1998). En este trabajo se interpretan y caracterizan tipológicamente las inflorescencias en los géneros de la tribu Petreeae Briq., la cual fue delimitada de acuerdo a diversos conceptos (Schauer, 1847; Briquet, 1897; Troncoso, 1974; Rueda, 1994). Adoptamos aquí, parcialmente, el criterio de Troncoso quien considera la misma integrada con los géneros *Recordia* Moldenke y *Petrea* L., y aceptamos la inclusión de *Xolocotzia* Miranda, muy próximo a *Petrea* (Miranda, 1965; Rueda, 1994).

Petrea es un género de 14 especies (Rueda, 1994), de las cuales 3 son fósiles, que se distribuyen desde el Sur de México, a través de Centroamérica e Indias Occidentales hasta Bolivia, Paraguay y Brasil; predominan en la región norte de este último país y en Guayanas. Los otros dos géneros son monotípicos y endémicos: *Recordia* de Bolivia y *Xolocotzia* de México.

No se registran trabajos sobre morfología o tipología de las inflorescencias para taxones de la tribu Petreeae, sólo se cuenta con los datos que proporcionan las descripciones de los trabajos taxonómicos (Moldenke, 1938; Troncoso, 1974; Rueda, 1994) y florísticos (Gibson, 1970; MacBride, 1960; Moldenke, 1973). Rueda (1994) en su monografía de *Petrea* realiza un análisis cladístico utilizando entre otros caracteres los de la inflorescencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó sobre material de herbarios nacionales y extranjeros cuya sigla figura entre paréntesis en las listas de material examinado, de acuerdo con la denominación de Holmgren et al. (1990). Las observaciones fueron complementadas con datos aportados por la iconografía y las descripciones existentes de las especies. En *Xolocotzia* no fue posible disponer de materiales de herbario; a pesar de esto, nos pareció de suma importancia incorporarlo en este trabajo ya que la descripción original y su iconografía brindaban valiosos elementos para su análisis.

Para la delimitación de las especies de *Petrea* estudiadas, se siguió el criterio de Rueda (1994).

La terminología tipológica y descriptiva utilizada es la de Weberling (1985), Weberling et al. (1997), Martínez et al. (1996) y Martínez & Múlgura de Romero (1997).

Material examinado

Petrea L.

P. bracteata Steud.: BRASIL. **Amazonas:** Manaus, 30-VIII-1946 (fl), *Ducke* 1982 (SP). **Rondonia:** Esperança, 4-II-1942 (fl), *Ducke* 872 (RB); Rio Madeira, 8 Km de Porto Velho, 7-XI-1968 (fl), *Prance et al.* 8256 (R).

P. brevicalyx Ducke: BRASIL. **Amazonas:** Manaus, 7-XII-1927 (fl), *Ducke s.n.* (RB); idem XI-1918 (fl), *Kuhlmann* 2276 (SP).

P. campinae Rueda: BRASIL. **Roraima:** 6 km al S del Ecuador, BR-174 ruta Manaus-Caracará, 00° 04' S, 60° 40' O, 17-VI-1985 (fl), *Cordeiro y Coelho* 76 (SP).

P. insignis Schauer: BRASIL. **Amazonas:** Barcelos, margen del río Aracá, 00° 20' S, 60° 30' O, 29-VII-1985 (fl), *Cordero* 307 (SP). **Pará:** Río Mapuera, (fl), *Ducke* 8960 (RB).

P. maynensis J. Huber: BRASIL. **Acre:** "Abuna to Rio Branco", 18-VII-1968 (fl), *Forero et al.* 6344 (R). **Pará:** Belém do Pará, cult, (fl), *Ducke s.n.* (RB). **Rondonia:** "Porto Velho to Guaiaba highway, vicinity of Jarú", 16-VIII-1968 (fl), *Forero & Wrigley* 7106 (R).

PERÚ. **Madre de Dios.** Prov. Manú: Parque Nac. Manú, Río Manú, "above" Río Sotileja 71° 58' O, 11° 36' S, Altitud 400 m, 16-X-1986 (fl), *Foster & d'Achille* 11892 (F, SI).

BOLIVIA. **Santa Cruz.** Prov. Sara: Cerro del Amboroy en el plan del Surutir, 18-X-1916 (fl), *Steinbach* 3067 (SI).

P. pubescens Turcz.: VENEZUELA. **Táchira:** Municipio Lobatera, Minas de Carbón de Lobatera, Carretera Palo Grande-Carbón de Lobatera, Parque Cazadero, 11-X-1980 (fl), *Marciano & Peña* 148.980 (SP).

P. rugosa Kunth: VENEZUELA. **Cojedes:** Tinaco, 25-III-1946 (fl), *Burkart* 16171 (SI); Tinaco a Tinaquillo, 26-III-1946 (fl), *Burkart* 16222 (SI); Pozo guapo, 16-IV-1946 (fl), *Burkart* 16551 (SI). **Yaracuy:** Cercanías de Jaritagua, bosques tropófilos, 12-IV-1946 (fl), *Burkart* 16485 a y b (SI).

P. volubilis L.: MÉXICO. **San Luis Potosí:** 7-III-1899 (fl), *Pringle* 8004 (SI).

COSTA RICA. **Alajuela:** San Gerardo de San Ramón, II-1947 (fl), *Brenes* 1903 (SI); Los Angeles de San Ramón, 28-III-1931 (fl), *Brenes* 13620 (SI).

COLOMBIA. Sin localidad, 12-IV-1946 (fl), *Haught* 4791 (RB).

BRASIL. **Amapá:** Serra do Navio, Río Amapari, (fl), *Cowan* 38577 (RB). **Amazonas:** Manaus, Manaus-Itacoatiara, 23-I-1963 (fl), *Fromm* 1412 (SI). **Minas Geraes:** Est. Exp. Agua Limpa, 3-VIII-1964 (fl), *Barroso* 2624 (RB). **Paraná:** Puerto Mojoli, Salto Guaíra, IX-1921 (fl), *Rojas* 3959 (SI). **Santa Catarina:** Isla do Francés, (fl), *Siniestra s.n.* (SI).

ARGENTINA. **Jujuy**. Dpto. Valle Grande: Calilegua, 30-III-1943 (fl), Hunziker 2746 (SI); idem 11-II-1980 (fl), Cabrera et al. 31501 (SI).

Recordia Moldenke

R. boliviana Moldenke: BOLIVIA. **Santa Cruz**. Prov. Ichilo: ca. 3-4 Km S de San Rafael y 0.5 Km N de San Salvador, 11 Km SO de Villa German Bush, 17° 29' S, 63° 56' O, alt. 600-650 m, 19-XI-1988 (fl), Nee & Saldías 36876 (SI). Prov. Florida: 2 km NO Bermejo, Laguna Volcán. 18° 07' S, 63° 39' O, alt 1050 m, 24-XII-1994 (fl), Nee 46167 (SI).

RESULTADOS

Características generales de las inflorescencias en la Tribu Petreeae

Todas las especies estudiadas poseen inflorescencias del tipo politélico, en forma de monobotrios o diplobotrios heterotéticos u homotéticos (Fig. 1 A-C). Las florescencias son racimos simples, generalmente bracteosos, laxos o densos. La disposición de las flores es más densa y con filotaxis decusada en el ápice; al madurar, el estiramiento del raquis produce una mayor distancia entre los pares de flores. A veces la filotaxis decusada tiende a perderse hacia la base, encontrándose las flores dispersas. Algunas especies poseen bractéolas florales, generalmente caducas.

Los principales caracteres de la inflorescencia, para las especies estudiadas, se resumen en la Tabla 1.

Características propias de los distintos géneros

Petrea L.

Plantas leñosas trepadoras, arbustos o árboles de hojas opuestas o ternadas. La inflorescencia es un monobotrio o un diplobotrio heterotético u homotético. Las florescencias son racimos multifloros, bracteosos. Las brácteas, generalmente opuestas, son persistentes, reducidas y subuladas en la mayoría de las especies; mientras que en *P. campinae* son mayores y anchamente lanceoladas, y en *P. brevicalyx* y *P. pubescens* caducas. Los pedicelos florales generalmente no presentan bractéolas (profilos) salvo en *P. insignis* y *P. sulphurea* donde son opuestas, pequeñas y persistentes. La longitud de los pedicelos aumenta a medida que los frutos se desarrollan.

Se encontraron diplobotrios heterotéticos en *P. bracteata*, *P. brevicalyx* y *P. volubilis*. La zona de enriquecimiento es generalmente breve, y abarca uno o dos nudos, pocas veces más; en *P. bracteata* se observan con frecuencia ejemplares que sólo desarrollan un par de paracladios acompañando a la florescencia principal, por lo que es común encontrar en la literatura la descripción de la inflorescencia como ramas que terminan en tres racimos. Los paracladios se presentan homogéneos, no poseen hipotagma y se desarrollan en la axila de brácteas foliosas que no difieren en forma ni tamaño del resto de los nomofilos. Se ha observado una zona de inhibición intercalar entre la florescencia principal y la zona de enriquecimiento: en el nudo correspondiente al entrenudo basal, se encuentran un par de brácteas pequeñas portadoras de yemas durmientes (Fig. 2 A); en el ejemplar de *Prance et al.* 8256 de *P. bracteata* se observaron en dicha ubicación dos paracladios (Fig. 2 B).

Diplobotrios homotéticos se observaron en *P. maynensis*, *P. pubescens*, *P. rugosa*, *P. brevicalyx* y *P. volubilis*. En estos casos el eje de la inflorescencia, antes de la formación de la florescencia principal, se agota o bien prolifera, como se ha observado en *P. maynensis* y *P. pubescens* (Fig. 2 C-D). La zona de enriquecimiento es frondosa y generalmente breve, como la arriba descrita. En particular *P. maynensis* presenta una zona de enriquecimiento que abarca 3 a 5 nudos, la filotaxis es ternada, por lo tanto es frecuente encontrar tres paracladios por nudo, lo que produce una gran zona portadora de flores (Fig. 3 A). Tanto en los diplobotrios heterotéticos como en los homotéticos, el orden de maduración de las coflorescencias es acrópeto.

Se observaron monobotrios en *P. blanchetiana*, *P. campinae*, *P. macrostachya*, *P. insignis* y *P. sulphurea*. La zona de enriquecimiento está completamente suprimida, el único racimo, representa la florescencia principal. Aquí también, y tal como se mencionó para los diplobotrios heterotéticos, en el primer nudo por debajo de la florescencia principal, suelen observarse un par de brácteas pequeñas, portadoras de yemas durmientes (Fig. 3 B).

En varias especies (Tabla 1) se ha observado una yema accesoria que acompaña a cada paracladio. Esta yema permanece dormida u origina un pequeño eje con brácteas, que corresponde a un paracladio

Tabla 1.- Principales caracteres de la inflorescencia para las especies de la tribu Petreeae. Abreviaturas: x, presente; -, ausente; p, persistentes; c, caducas; pc. acc., paracladios accesorios.

	monobotrio	diplobotrio homotético	diplobotrio heterotético	truncamiento	proliferación	bractéolas	brácteas	yemas accesorias	pc. acc. no desarrollados
<i>Petrea blanchetiana</i>	x	-	-	-	-	-	p	-	-
<i>Petrea bracteata</i>	-	-	x	-	-	-	p	x	x
<i>Petrea brevicalyx</i>	-	x	x	x	-	-	c	x	-
<i>Petrea campinae</i>	x	-	-	-	-	-	p	-	-
<i>Petrea insignis</i>	x	-	-	-	-	x	p	-	-
<i>Petrea macrostachya</i>	x	-	-	-	-	-	p	-	-
<i>Petrea maynensis</i>	-	x	-	x	x	-	p	x	x
<i>Petrea pubescens</i>	-	x	-	x	x	-	c	x	x
<i>Petrea rugosa</i>	-	x	-	x	x	-	p	-	-
<i>Petrea sulphurea</i>	x	-	-	-	-	x	p	-	-
<i>Petrea volubilis</i>	-	x	x	x	x	-	p	x	x
<i>Recordia boliviana</i>	x	-	x	-	-	x	c	x	-
<i>Xolocotzia asperifolia</i>	x	-	-	-	-	x	c	-	-

imperfectamente desarrollado (Fig. 1 E). Éstos se presentan con cierta regularidad en algunas especies (por ej.: *P. pubescens* y *P. maynensis*) y fueron descriptos como “racimos abortados” por Moldenke (1938) y Rueda (1994) (Figs. 2 D, 3 A).

Recordia Moldenke

Arbustos o árboles, de hojas opuestas decusadas, pecioladas y caducas. La inflorescencia de *Recordia boliviana* Moldenke es generalmente un monobotrio o menos frecuente un diplobotrio heterotético (Fig. 4 A-B). Las florescencias son racimos multifloros, bracteosos. Las brácteas, generalmente opuestas, son caducas. Los pedicelos florales son muy cortos y poseen bractéolas (profilos) pequeñas, lineares, tardíamente caducas, que se pueden observar en el tercio apical de la florescencia, mientras que las brácteas caen inmediatamente. Por debajo de la florescencia principal encontramos la zona de inhibición, representada por yemas durmientes en las axilas de los nomofilos. En el nudo distal de la zona de enriquecimiento las hojas se encuentran modificadas como un par de pequeñas brácteas (Fig. 4 A). En algunos ejemplares se observó que estas dos yemas distales desarrollan paracladios, constituyendo un diplobotrio heterotético, en el que la zona de enriquecimiento es muy breve, ya que abarca sólo este nudo. Los paracladios poseen un hipotagma corto representado por brácteas con yemas durmientes semejantes a las descriptas para el eje principal (Fig. 4 B).

Xolocotzia Miranda

Arbusto de 2-2,5 m de altura o árbol pequeño, de hojas opuestas decusadas. La inflorescencia de *Xolocotzia asperifolia* Miranda es un monobotrio (Fig. 3 C). La zona de enriquecimiento está completamente suprimida; el único racimo, de escasas flores en un corto raquis, representa a la florescencia principal. Las brácteas, generalmente opuestas, son pequeñas y caducas. Los pedicelos florales son muy cortos y poseen bractéolas pequeñas, aovadas, endurecidas y persistentes (Miranda, 1965).

DISCUSIÓN

Las inflorescencias en la tribu Petreeae son del tipo politético y coinciden con lo que se conoce de las Verbenoideas en general (Briquet, 1897; Martínez et al., 1996). Las florescencias son racimos bracteosos, que varían interespecíficamente en el número de flores, la forma, tamaño y persistencia de las brácteas, así como en la presencia o ausencia de bractéolas florales (Moldenke, 1938). La sinflorescencia se presenta en tres formas posibles de ramificación: a) diplobotrios heterotéticos (*Recordia* y *Petrea*), diplobotrios homotéticos (*Petrea*) o monobotrios (*Recordia*, *Petrea* y *Xolocotzia*). En los diplobotrios, siempre frondosos, la zona de enriquecimiento se caracteriza por ser breve, de 1-3(-5) nudos, con paracladios homogéneos, sin hipotagma, que maduran en secuencia acrópeta.

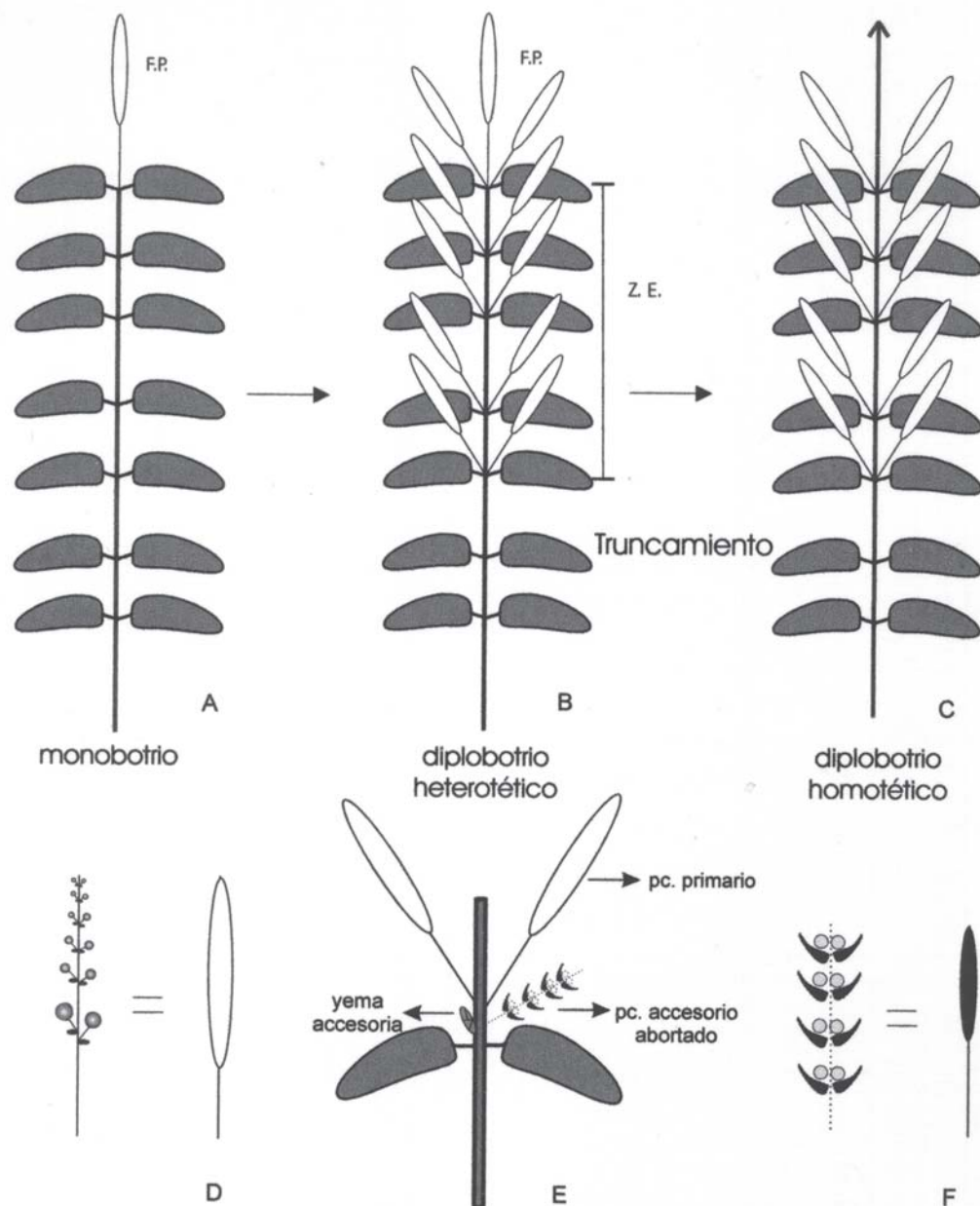


Fig. 1.- A-C: sinflorescencias en la tribu Petreeae. D: esquema de la florescencia y su representación simplificada. E: esquema del complejo axilar que muestra el paracladio primario originado por la yema distal, y la yema accesoria que puede permanecer dormida u originar un paracladio accesorio abortado. F: esquema del paracladio accesorio abortado y su representación simplificada. Abreviaturas: F.P., florescencia principal; Z.E., zona de enriquecimiento; pc., paracladio.

En *Recordia* y en las especies de *Petrea* que poseen monobotrios o diplobotrios heterotéticos, todos casos en que la florescencia principal está presente, el nudo correspondiente al entrenudo basal es siempre bracteoso (a diferencia de los sub-

yacentes, que son frondosos) y las yemas axilares asociadas a tales brácteas permanecen dormidas en la mayoría de los casos (Figs. 2 A, 3 B, 4 A). Cuando eventualmente desarrollan, originan paracladios floríferos (Figs. 2 B, 4 B). En los diplobotrios

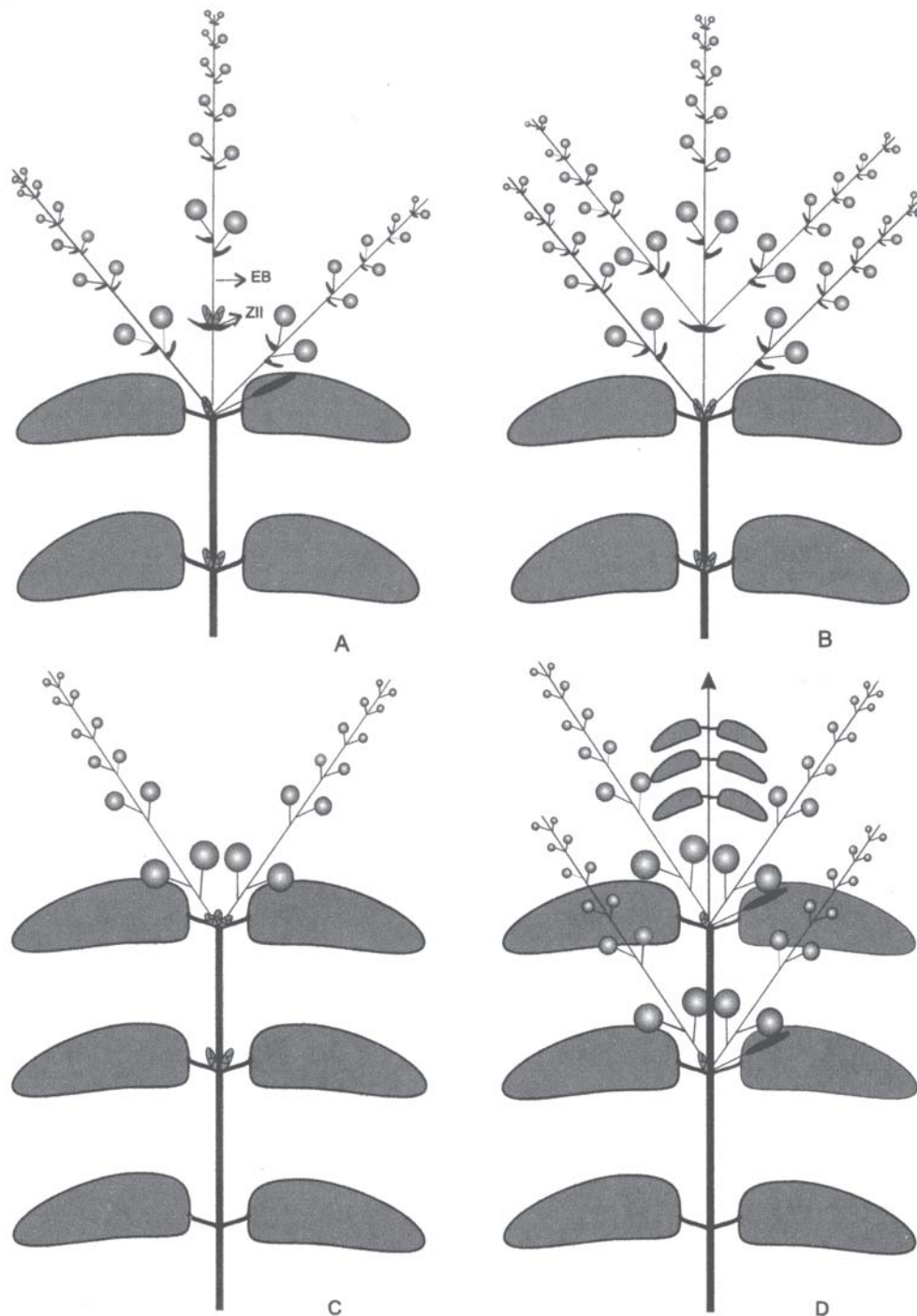


Fig. 2.- A-B: formas de la inflorescencia en *Petrea bracteata*. A: diplobotrio heterotético que muestra la zona de inhibición intercalar, las yemas durmientes y un paracladio accesorio abortado. B: diplobotrio heterotético con paracladios primarios desarrollados en el nudo correspondiente al entrenudo basal. C-D: formas de la inflorescencia en *Petrea pubescens*. C: diplobotrio homotético. D: diplobotrio homotético proliferante con paracladios accesorios abortados. Abreviaturas: EB, entrenudo basal; ZII, zona de inhibición intercalar.

heterotéticos este nudo representa por su posición y comportamiento una zona de inhibición intercalar. Cabe destacar que este carácter corresponde a lo señalado por Rueda (1994: 625) como “pares adicionales de brácteas en la porción inferior del raquis que no sustentan flores”. La tribu Petreeae es la única en la que se ha observado este carácter dentro de las Verbenoideae.

En varias especies de *Petrea* se ha registrado la presencia de yemas accesorias en la zona de enriquecimiento, que pueden permanecer dormidas o bien desarrollar, en algunos casos (Tabla 1), para formar paraclados incompletamente desarrollados (Figs. 2 D, 3 A). Éstos, representados por un eje breve y densamente bracteoso, tienen valor diagnóstico y se describen en la literatura como racimos abortados (Moldenke, 1938; Rueda, 1994). La formación de paraclados a partir de yemas accesorias fue citada para varias familias de Angiospermae (Briggs & Johnson, 1979; Weberling, 1989a; Douglas, 1996). En las Verbenaceae están ocasionalmente presentes en algunas especies de *Verbena* L. y *Glandularia* Gmelin (Martínez et al., 1996) y son particularmente importantes en la producción de flores en las inflorescencias de *Duranta* L. y *Lippia* L. (Martínez & Múlgura de Romero, 1997; Múlgura de Romero et al., 1998). En *Petrea* no se han registrado ramas accesorias normales, ni floríferas ni vegetativas, a partir de las yemas accesorias.

Es difícil determinar la polaridad de los caracteres de la inflorescencia reconocidos en Petreeae, con vistas a una interpretación evolutiva de esta estructura. En primer término porque son pocos los taxones de Verbenoideae en los que se ha realizado un análisis tipológico de la inflorescencia que permita una adecuada comparación y, en segundo término, porque no hay acuerdo entre los autores sobre cuáles son los taxones más relacionados con esta tribu.

En términos generales se considera que entre los modelos de ramificación encontrados, el diplobotrio heterotético podría ser la forma central de la que derivan los monobotrios, por reducción de la zona de enriquecimiento hasta su completa supresión, y los diplobotrios homotéticos por truncamiento (supresión de la florescencia principal). La presencia de diplobotrios homotéticos y heterotéticos en *P. brevicalix* y *P. volubilis* y la de monobotrios y diplobotrios en *Recordia* como variantes intraespecíficas, apoyan esta hipótesis de derivación, que

por otra parte coincide con una tendencia evolutiva más o menos generalizada en varios taxones de plantas, dentro y fuera de las Verbenaceae (Sell, 1976, 1980 ; Weberling, 1961, 1989b; Weberling et al., 1997 y Martínez et al., 1996).

Por otra parte, algunos caracteres indican que las variantes de la inflorescencia encontradas en este grupo pueden interpretarse como el resultado de tendencias reductivas a partir de una forma de di-(tri)-plobotrio heterotético con una zona de enriquecimiento más extensa, y adicionada con paraclados accesorios. Esta idea es apoyada por la presencia de paraclados accesorios abortados así como por la existencia de la zona especial de inhibición que mencionamos para diplobotrios heterotéticos y monobotrios. Respecto de este último carácter, Briggs & Johnson (1979) encuentran, en las Myrtaceae, familia con inflorescencias monotéticas, una zona de inhibición análoga por debajo de la flor terminal (representada por hipsofilos vacíos (infértiles), a los que llaman “metaxyphylls”) e interpretan su presencia como indicadora de la reducción de la inflorescencia a partir de formas con mayor potencial de ramificación (op. cit.: 180).

Entre los taxones de Verbenoideae estudiados (Martínez et al. 1996; Martínez & Múlgura de Romero, 1997; Múlgura de Romero et al., 1998) el más próximo, y que cumple con las condiciones de la forma ancestral sugerida, es *Duranta* donde encontramos di-triplobotrios heterotéticos u homotéticos con una zona de enriquecimiento extensa en número de nudos, provista de paraclados accesorios bien desarrollados, que además se presenta homogeneizada y racemizada, aún en los diplobotrios no truncados, tal como se observa en las Petreeae.

Rueda (1994) realizó una revisión sistemática donde incluyó el análisis cladístico de la tribu Petreeae y del género *Petrea* en particular, y consideró tres caracteres de la inflorescencia: 1) posición terminal (0) / posición axilar (1) de las inflorescencias (el autor se refiere aparentemente a las inflorescencias parciales o racimos simples), 2) presencia (1) / ausencia (0) de racimos abortados y 3) presencia (1) / ausencia (0) de bractéolas florales. La polarización de los caracteres se realizó en comparación con el grupo hermano seleccionado: *Xolocotzia*. El autor, si bien realiza un detallado estudio de varias estructuras morfológicas en el género, no explicita sus criterios para la interpretación de los caracteres de la inflorescencia, ni aún

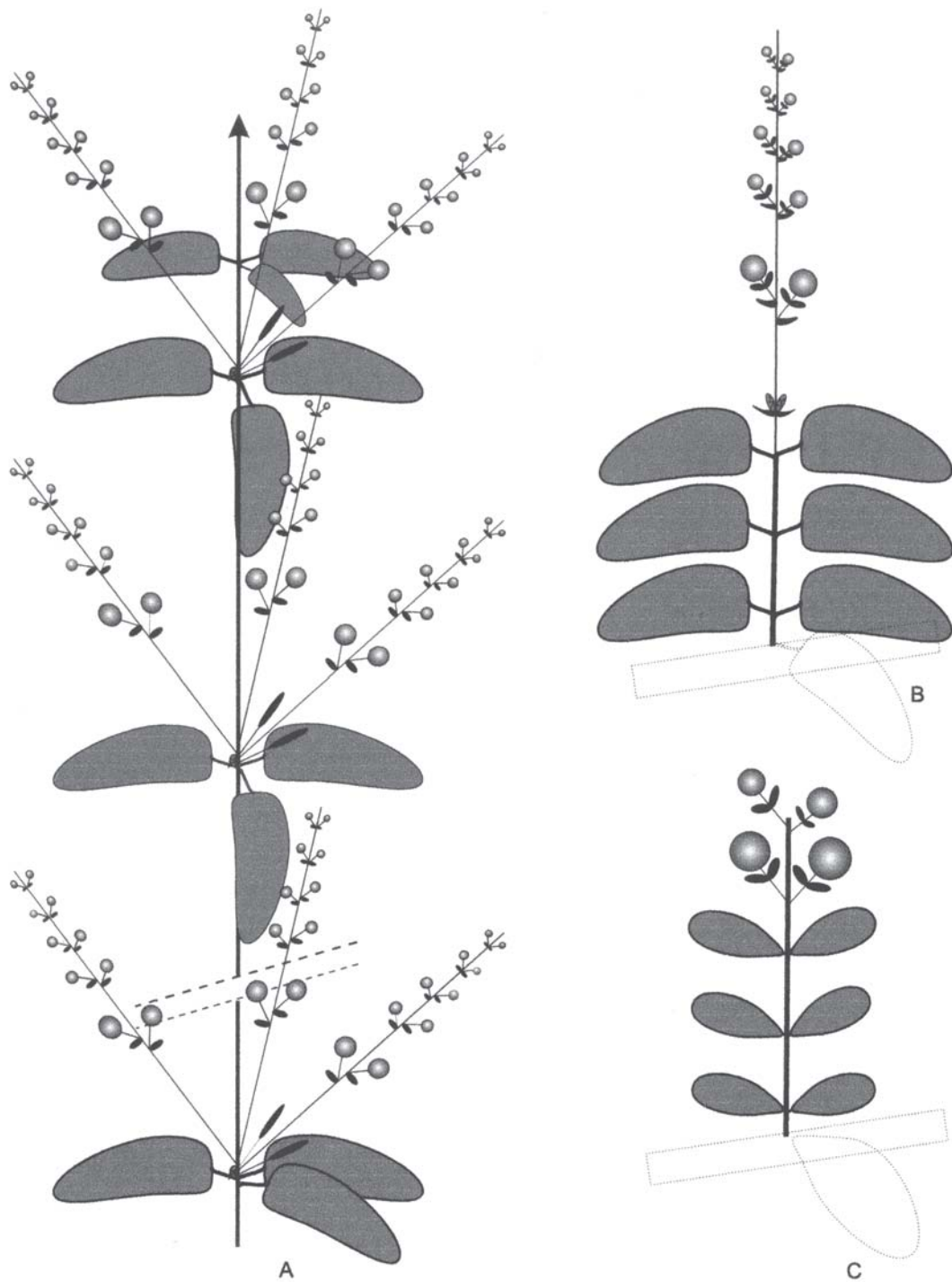


Fig. 3.- A: esquema de la inflorescencia en *Petrea maynensis*. B: esquema de la inflorescencia en *Petrea insignis*. C: esquema de la inflorescencia en *Xolocotzia asperifolia*.

aquellos utilizados en el análisis cladístico. Respecto del primero de los caracteres, referido a la posición de los racimos, consideramos que está inco-

rectamente definido ya que como hemos visto varias especies de *Petrea* (aquellas con diplobotrios heterotéticos) poseen racimos tanto en posición

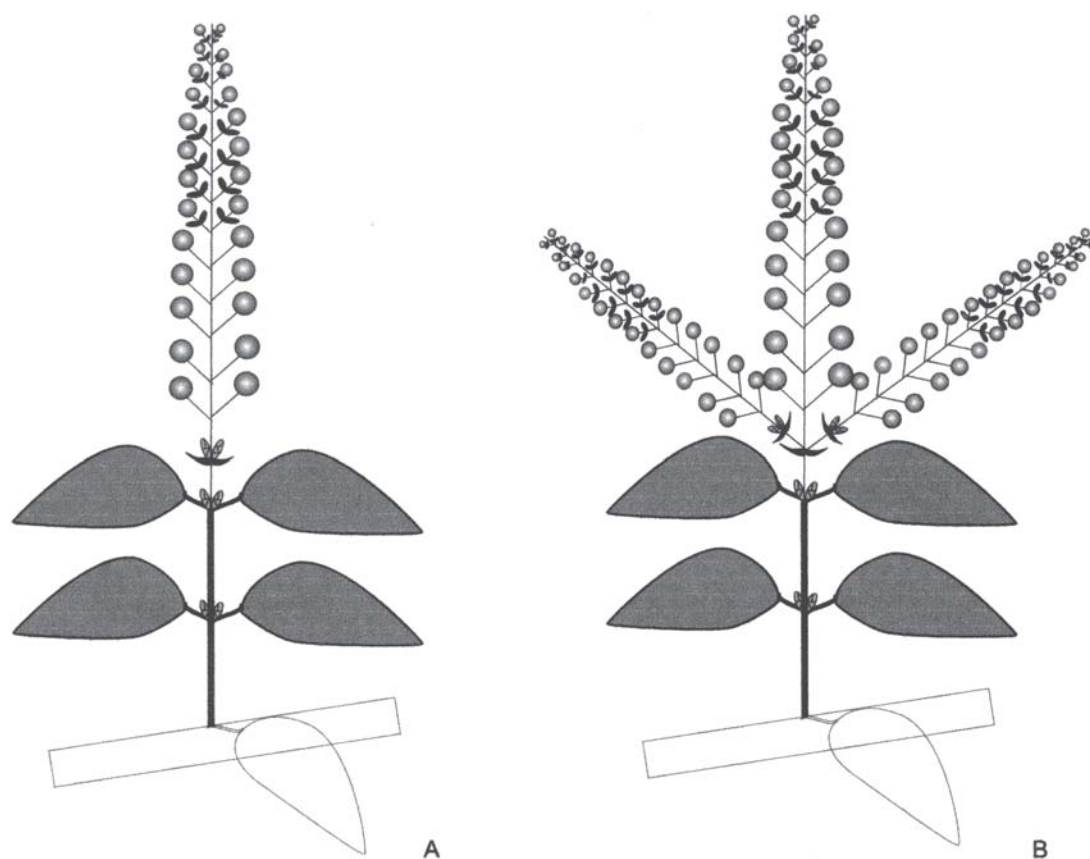


Fig. 4.- Formas de la inflorescencia en *Recordia boliviana*. A: monobotrio. B: diplobotrio heterotético con paracladios primarios desarrollados en el nudo correspondiente al entrenudo basal.

axilar como terminal; la aplicación de los estados de carácter terminal y axilar es incorrecta por no corresponder a elementos homólogos, ya que la inflorescencia terminal se correlaciona con la florescencia principal mientras que las axilares con la zona paracladial. En cuanto al segundo de los caracteres, referido a la presencia o ausencia de los racimos abortados, no es claro el criterio de homología utilizado, ya que los racimos abortados aparecen en la zona de enriquecimiento, que en *Xolocotzia* está ausente por ser un monobotrio. El tercer carácter está mal codificado; la ausencia de bractéolas se propone como estado plesiomórfico, cuando la única especie conocida de *Xolocotzia* posee bractéolas según su descripción original (Miranda, 1965).

Por otra parte Rueda (1994) en relación a la tribu Petreeae y su grupo hermano, Citharexyleae, afirma que la única sinapomorfía que comparten ambas

tribus es la inflorescencia indeterminada, centripeta, espiciforme o racemiforme (op. cit.: 621). Disentimos con el autor; consideramos que los caracteres mencionados para ambas tribus no son sinapomorfías sino simplesiomorfías, ya que caracterizan al conjunto de las Verbenoideae.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Nélida Bacigalupo por la lectura del manuscrito y a María E. Múlgura de Romero por su valiosa colaboración. Este trabajo fue realizado con el apoyo de un subsidio de la Programación UBACYT, 1994-1997.

BIBLIOGRAFÍA

- Briggs, B. G. & Johnson, L. A. 1979. Evolution in the Myrtaceae - evidence from inflorescence structure. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 102: 157-256.
- Briquet, J. 1897. Verbenaceae, en A. Engler & K. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 4: 132-182.

- Douglas, A. W. 1996. Inflorescence and floral development of *Carnavonia* (Proteaceae). *Telopea* 6: 749-774.
- Gibson, D. N. 1970. Verbenaceae of Guatemala, en P. C. Standley & L. O. Williams (eds.), *Flora of Guatemala. Fieldiana, Bot.* 24: 192-195.
- Holmgren, P. K., Holmgren, N. H. & Barnett, C. 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World. 8th. ed. *Regnum Veg.* 120: I-X, 1-693.
- Macbride, J. F. 1960. Verbenaceae, Flora of Peru. *Publ. Field. Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 13: 609-720.
- Martínez, S., Botta, S. & Múlgura de Romero, M. E. 1996. Morfología de las inflorescencias en Verbenaceae-Verbenoideae. I: Tribu Verbenaeae. *Darwiniana* 34: 1-17.
- & Múlgura de Romero, M. E. 1997. Yemas axilares múltiples, morfología y tipología de la inflorescencia en *Duranta* (Verbenaceae- Citharexyleae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 33: 113-122.
- Miranda, F. 1965. Estudios acerca de árboles y arbustos de México. *Bol. Soc. Bot. México* 29: 41-47.
- Moldenke, H. 1938. A monograph of the genus *Petrea*. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 43: 1-48, 161-221.
- , 1973. Verbenaceae of Panama, en R. E. Woodson & Schery R. W. (eds.), *Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard.* 60: 137-144.
- Múlgura de Romero, M. E., Martínez, S. & Suyama, A. 1998. Morfología de las inflorescencias en *Lippia* (Verbenaceae). *Darwiniana* 36: 1-12.
- Rueda, R. M. 1994. Systematics and evolution of the genus *Petrea* (Verbenaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 610-652.
- Schauer, J. C. 1847. *Verbenaceae*, en A. P. De Candolle (ed.), *Prodr.* 11: 522-700.
- Sell, Y. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- , 1980. Physiological and phylogenetic significance of the direction of flowering in inflorescence complexes. *Flora* 169: 282-294.
- Troncoso, N. 1974. Los géneros de Verbenáceas de Sudamérica extratropical. *Darwiniana* 18: 295-412.
- Weberling, F. 1961. Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. *Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl. N° 5*.
- , 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1-28.
- , 1989a. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge Univ. Press. Oxford.
- , 1989b. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae, en C. H. Sturton & J. L. Zarucchi (eds.), *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.
- , Müller-Doblies, U., Müller-Doblies, D. & Rua, G. H. 1997. Hacia una terminología descriptiva y morfológico-comparativa para inflorescencias complejas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32: 171-184.

Original recibido el 21 de agosto de 1998; aceptado el 16 de julio de 1999.