

## ESTRUCTURA FLORAL Y VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA DE *GEOFFROEA DECORTICANS* (FABACEAE)

CECILIA EYNARD<sup>1</sup> & LEONARDO GALETTO<sup>2</sup>

*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.*

*E-mail: ceynard@imbiv.unc.edu.ar leo@imbiv.unc.edu.ar*

ABSTRACT: Eynard, C. & Galetto, L. 1999. Flower structure and intraspecific variability in *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana* 37(3-4): 219-228.

The objective was to characterize floral structure and to analyze intraspecific flower variability in *G. decorticans* (Gillies ex Hok. et Arn.) *Burkart*, from the view of its reproductive biology. In order to this, three populations of *G. decorticans* from central Argentina were studied considering the morphology and anatomy of reproductive floral traits. The quantified variables were: size of the complete flower; corolla, anther cycles and gynoecium length; anther-stigma separation; number of pollen grains and ovules per flower; and number and size of nectarial stomata. The protogynous flowers are small (less than 1 cm), yellow, and they are arranged in racemes. The stamens (9 + 1) form two pentamerous cycles of different length. The gynoecium is composed by a hairy ovary with a style variable in length. Thus, the stigma can be observed over or under the position of the anthers. The nectary is persistent. Its upper part is located at the base of the staminal tube whereas its base is fused with the receptacle. Gynoecium and style length were positively correlated, whereas both flower size and filament length were inversely correlated to anther-stigma separation. In a broad sense, flower structure appears to be stable in *G. decorticans*. However, some characters were variable such as flower size and the number of nectarial stomata. This flower traits variation may affect pollination and/or seed set.

Key words: Floral morphology, Flower morphometry, Anatomy, Nectary structure, Anther-stigma length polymorphism, Papilionoideae, Fabaceae.

RESUMEN: Eynard, C. & Galetto, L. 1999. Estructura floral y variabilidad intraespecífica de *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana* 37(3-4): 219-228.

Tres poblaciones de *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hok. et Arn.) *Burkart* de Argentina central fueron estudiadas con el objetivo de caracterizar la estructura de las flores y analizar la variabilidad floral intraespecífica, desde una perspectiva de la biología reproductiva. Se consideraron la morfología y anatomía de las estructuras florales y se cuantificaron los siguientes caracteres: longitud floral, de la corola, de los ciclos de filamentos estaminales y del gineceo, separación antera-estigma, número de granos de polen y de óvulos por flor, número y tamaño de los estomas del nectario. Las flores son protóginas, pequeñas (menores de 1 cm), amarillas y están reunidas en racimos. Los estambres (9+1) forman dos ciclos pentámeros de distinta longitud. El gineceo presenta ovario pubescente y estilo de longitud variable. De este modo, el estigma puede observarse por encima o por debajo de la posición de las anteras. El nectario es persistente. Su parte superior está ubicada en la base del tubo estaminal, mientras que la porción inferior se fusiona con el receptáculo. El largo del gineceo se correlaciona positivamente con el largo del estilo, mientras que el tamaño de la flor y el de los filamentos se correlacionan inversamente con la separación antera-estigma. En líneas generales, la estructura floral es estable en *G. decorticans*. Sin embargo, algunos caracteres que resultaron variables, como el tamaño floral y la cantidad de estomas del nectario, podrían afectar la polinización y/o la producción de semillas.

Palabras clave: Morfología floral, Morfometría floral, Anatomía, Estructura del nectario, Separación antera-estigma, Papilionoideae, Fabaceae.

<sup>1</sup> Becaria de Formación de Postgrado, CONICET

<sup>2</sup> Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

## INTRODUCCIÓN

En los trabajos de ecología vegetal, los estudios florales contribuyen en gran medida a interpretar el efecto de los distintos factores involucrados en las interacciones bióticas (Percival, 1974). Tales estudios pueden ser enfocados considerando las funciones principales de las flores: mediar la recombinación genética y producir semillas, teniendo en cuenta que muchas especies vegetales dependen de vectores bióticos para la polinización (Vogel, 1983). Por lo tanto, las características que afectan la eficiencia en la transferencia del polen, particularmente ciertos aspectos de la morfología de la flor (Thomson & Stratton, 1985; Karron et al., 1997 y trabajos allí citados), son los que revisten mayor importancia en la interacción con los polinizadores. Dichos caracteres pueden actuar como blancos de selección en la evolución de la estructura floral (Ladd, 1994), o ser producto de procesos del tipo de deriva génica o migración (Armbruster & Schwaegerle, 1996).

La distribución geográfica de una especie puede ser afectada por sus características reproductivas, ya que los factores que influyen sobre la producción de frutos y semillas pueden repercutir sobre la dispersión y el aporte de esa especie al banco de semillas y, consecuentemente, sobre la reinstalación de plántulas (Feinsinger et al., 1979; Webb, 1994). A su vez, un rango amplio de distribución podría promover la diferenciación entre poblaciones a partir de las distintas condiciones físicas y bióticas que las afectan (Domínguez et al., 1998). El género *Geoffroea* es endémico de Sudamérica y posee tres especies (Burkart, 1949). *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. et Arn.) Burkart es la más austral del género. Es una especie arbustiva o arbórea xerófila que florece profusamente hacia fines del invierno. Se encuentra principalmente en la región occidental, desde el Sur de Perú hasta el Norte de la Patagonia (Burkart, 1949). *Geoffroea decorticans* es citada por Burkart (1949) como una especie polimórfica para caracteres cualitativos vegetativos y reproductivos y con capacidad de desarrollar ecotipos.

Un modo de aproximarnos al mejor entendimiento de la ecología reproductiva de esta especie es a partir del conocimiento de la variabilidad de algunos de los componentes que participan en la interacción con los visitantes florales a nivel local. Según las evidencias, las relaciones de polinización habitual-

mente son generalistas, por lo cual adquiere importancia contemplar la variabilidad de los caracteres florales además de la descripción de los mismos (Waser & Price, 1998). Así, como parte de un proyecto mayor que apunta al estudio integral de la ecología reproductiva de *G. decorticans*, surge este trabajo, cuyos objetivos principales son: 1) caracterizar las estructuras florales de la especie, particularmente las reproductivas y las nectaríferas y 2) evaluar cuantitativamente la variabilidad floral intraespecífica, desde el punto de vista de la biología reproductiva de la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los estudios se realizaron entre septiembre de 1997 y enero de 1998, en tres poblaciones naturales de la provincia de Córdoba: 1) Villa Carlos Paz, departamento Punilla, 2) Córdoba, departamento Capital y 3) Villa Los Aromos, departamento Santa María. Los ejemplares de herbario se encuentran depositados en CORD (LG y CE 726 bis, 727 y 728).

Dentro de cada población se seleccionaron 3 individuos separados como mínimo por 50 metros, a fin de asegurar que los ejemplares elegidos representaran genotipos distintos, ya que esta especie presenta reproducción vegetativa a través de raíces gemíferas.

Con el objetivo de cuantificar la floración de los árboles se implementó una medida de densidad de flores, de modo que para cada planta se obtuvo un valor promedio del número de flores/10 cm de rama. Se utilizó este método pues el número total de flores por individuo resulta prácticamente imposible de cuantificar en forma directa dado lo profusa que es la floración.

### *Morfología y anatomía florales*

Los datos morfométricos de las flores se tomaron usando un calibre milimetrado y un ocular graduado montado en un microscopio óptico. El material se conservó en etanol 70%. Las siguientes medidas fueron tomadas en vista longitudinal de las flores (Fig. 1), considerando: a) longitud de la flor = recta desde la base del cáliz hasta el ápice de las alas; b) longitud de la corola = porción visible de la corola, desde los dientes del cáliz hasta el ápice de las alas; c) longitud de los filamentos largos = extensión total del filamento del ciclo externo que se encuentra en posición opuesta al estambre libre, sin incluir la antera; d) longitud de los filamentos cortos = exten-

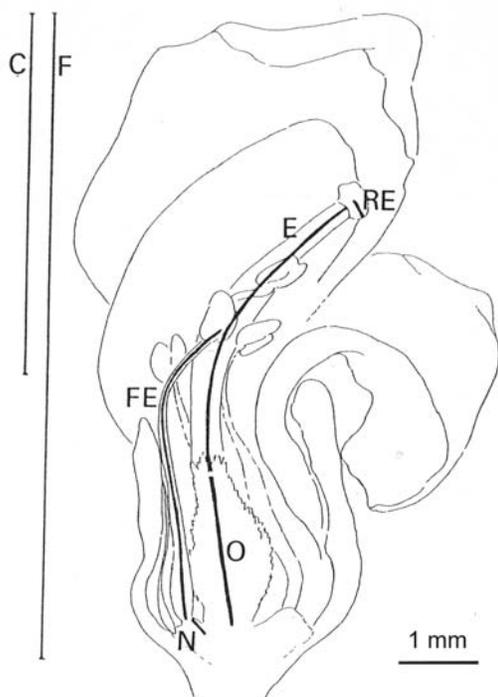


Fig. 1.- Esquema de una vista longitudinal de la flor de *Geoffroea decorticans*, que indica el modo de cuantificación de las variables. Abreviaturas: C, longitud de la corola; F, longitud de la flor; FE, longitud del filamento estaminal; N, longitud del nectario; O, altura del ovario; E, longitud estilar; RE, radio estigmático.

sión de un filamento adyacente al anterior; e) longitud del ovario = medida desde su base hasta la base del estilo; f) longitud del estilo = extensión total desde el extremo distal del ovario hasta la base del estigma, sin incluirlo. Además, se calcularon a partir de estos datos: g) longitud del gineceo = longitud del estilo + longitud del ovario; h) separación antera-estigma = longitud del gineceo - longitud de los filamentos largos.

Para el análisis histológico de la estructura floral y la anatomía del nectario se utilizaron 9 flores fijadas en alcohol etílico 70%. El material fue deshidratado a través de una serie de alcohol etílico, clarificado con xileno y posteriormente incluido en parafina. Se practicaron cortes transversales y longitudinales de 9-12  $\mu\text{m}$  de espesor, que fueron montados seriadamente, teñidos con azul de toluidina y posteriormente desparafinados. En los cortes transversales se midió con un ocular graduado el diámetro de los núcleos y de las células del tejido nectarífero y también las del tejido parenquimático circundante. Se calculó el tamaño relativo de

los núcleos con respecto al de las células de cada uno de los tejidos según la relación: diámetro nuclear/diámetro celular.

Los datos del número y distribución de los estomas se recogieron a partir de flores (como mínimo 2 por individuo) a las que les fueron extraídos los sépalos, pétalos y gineceo. El material resultante (androceo y receptáculo) fue sometido a un tratamiento de diafanización alternativo con solución acuosa de hipoclorito de sodio al 50% durante 1 hora a temperatura ambiente y lavado con agua. Luego, el material fue teñido con solución de Lugol para permitir la visualización de los estomas (Johansen, 1940). Se registraron las medidas de longitud y anchura de los estomas, elegidos aleatoriamente de la población de Carlos Paz, calculando los valores promedio para estomas y para células oclusivas.

El recuento de óvulos por flor se hizo en 40 ovarios. El número total de granos de polen por flor se registró contando todos los granos de una teca no dehiscente tomada de un capullo y multiplicando luego ese valor por 20 (número total de tecas por flor). La relación polen/óvulo (P/O) y el índice de entrecruzamientos ("outcrossing index, OCI") se calcularon según lo propuesto por Cruden (1977).

La viabilidad del polen se determinó de manera indirecta mediante la tinción con azul de algodón en lactofenol (Johansen, 1940). Se tomaron granos de flores abiertas y de capullos, considerándose viables los granos que presentaron la forma típica y el citoplasma uniformemente coloreado. Se recorrieron campos oculares aleatorios hasta llegar a 100 granos en cada uno de los 24 preparados estudiados. La receptividad del estigma se determinó en distintas fases florales, desde capullo temprano hasta flor senescente. Se usó una solución de benzidina (Dafni, 1992), considerando como reacción positiva cuando el estigma adquirió una coloración oscura acompañada de burbujeo.

Las ilustraciones fueron realizadas con tubo de dibujo.

#### *Análisis estadísticos y variabilidad intraespecífica*

Los análisis estadísticos fueron realizados siguiendo los métodos descritos en Sokal & Rohlf (1995). Se aplicaron pruebas paramétricas cuando se cumplieron los supuestos correspondientes y no paramétricas en el caso contrario, trabajando siempre con un nivel de significancia de 0,05. En las

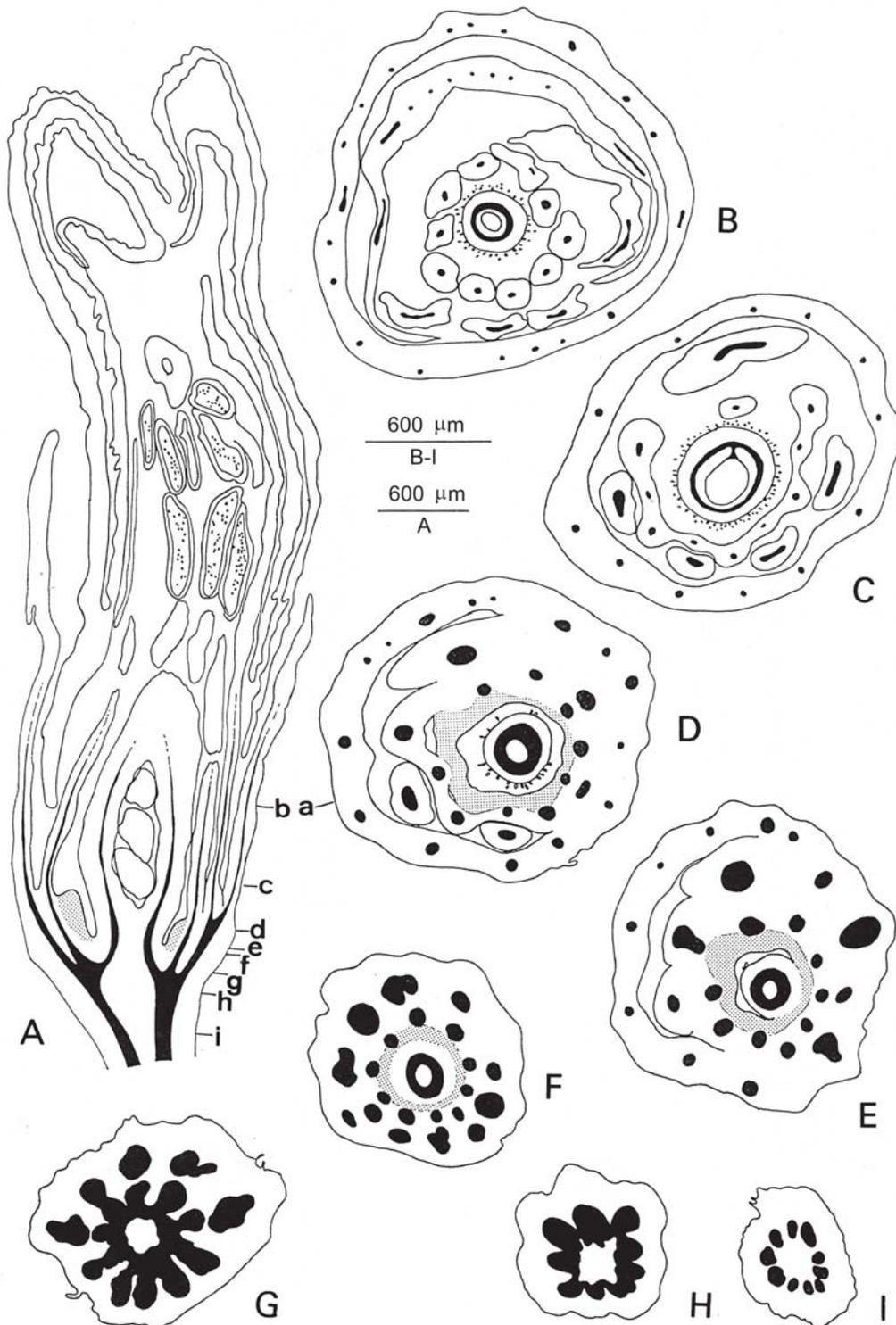


Fig. 2.- Estructura floral y anatomía del nectario en *Geoffroea decorticans*. A: sección longitudinal de la flor por el plano "a" indicado en D. B-I: secciones transversales de la flor por los planos "b-i" indicados en A. B- C: parte superior y media del ovario. D-F: distintas alturas del nectario. D: parte superior del nectario a la altura de los filamentos estaminales. E-F: sectores medio e inferior del nectario que muestran su posición receptacular. G-I: distintas alturas del pedicelo floral. El área punteada representa el tejido nectarífero.

tablas y en el texto, se expresan los valores promedio  $\pm$  desvío estándar y tamaño de la muestra. A fin de analizar las relaciones entre los caracteres florales cuantificados ( $n = 77$  flores) se realizó análisis de correlación entre todos los caracteres. Para evaluar la viabilidad del polen entre capullos y flores abiertas y para comparar la cantidad de granos germinados encontrados en las anteras en esas fases se utilizó la prueba *t*. Esta misma prueba se aplicó para contrastar los datos citológicos de los tejidos nectarífero y parenquimático circundante. La comparación del número de estomas por nectario entre poblaciones y la receptividad estigmática entre fases florales fue analizada mediante ANOVA y prueba "a posteriori" de Bonferroni.

La variabilidad intraespecífica fue analizada mediante un diseño de ANOVA anidado ("nested") bifactorial, siguiendo el trabajo de Lanza et al. (1995), tomando población como factor principal e individuo como anidado. Se midieron 5 flores por individuo y 3 individuos para cada una de las 3 poblaciones estudiadas. Se transformaron las variables longitud del gineceo (cuadrado), longitud de corola (cubo) y longitud de la flor (recíproco). En las tablas y en el texto se expresan siempre los valores originales de las variables a fin de facilitar la interpretación de los resultados. Para aquellas variables que presentaron diferencias significativas entre poblaciones o entre individuos, se calcularon los componentes de varianza.

## RESULTADOS

### *Morfología y anatomía florales*

*Geoffroea decorticans* es una especie que florece profusamente, con un promedio de  $22,44 \pm 12,02$  flores/10 cm de rama. Las flores producen néctar. Miden generalmente unos 8 mm de longitud (Tabla 1) y están ubicadas en racimos axilares simples, los cuales reúnen de 3 a 8 flores. La antesis dura alrededor de 6 días. Las flores son perfectas, zigomorfas y presentan hercogamia. Son perígina, ya que tienen un hipanto muy breve que se extiende hasta, aproximadamente, la mitad de la altura del nectario (Fig. 2A). La corola mide ca. 4,5 mm de longitud (Tabla 1), es de color amarillo intenso y presenta la estructura típica de las Papilionoideas. Aunque la quilla generalmente cubre los verticilos fértiles, a veces el estigma sobresale por su ápice. En el estandarte y en las dos alas se observan estrías radiales rojas.

El androceo se compone de dos ciclos pentámeros, uno interno y otro externo, con filamentos de menor y mayor longitud respectivamente (Tabla 1); por lo tanto, las anteras bitécicas se ubican en dos rangos de altura. Los estambres son diadelfos (9+1). El estambre vexilar libre es el más corto. La longitud de los filamentos aumenta desde éste hasta el que se ubica en posición opuesta, y siempre los filamentos del ciclo externo son más largos que los del interno.

El polen es presentado de modo pasivo. Al comienzo de la antesis las flores presentan algunas anteras dehiscentes, en ambos ciclos de estambres. Cada flor tiene  $17997 \pm 3238$  ( $n = 10$ ) granos de polen, que son expuestos a través de aberturas longitudinales de las tecas. Los granos son isopolares, radiosimétricos, zonotremados, angulaperturados y tricolpados. El porcentaje de granos de polen viables es cercano al 92 % y no se encontraron diferencias significativas entre capullos y flores en antesis (Tabla 2). Una cantidad apreciable de granos germinados, ca. 4 %, fue encontrada en las anteras antes de que ocurriera la dispersión del polen, sin distinción de la fase en que se encontraran las flores de las que se extrajo el polen (Tabla 2). Este hecho fue especialmente notable, aunque poco frecuente, en aquellas anteras aún indehiscentes.

El ovario es pubescente, mide casi 2 mm (Tabla 1) y contiene por lo general 3 óvulos alineados verticalmente ( $3,48 \pm 0,6$ ;  $n = 40$ ; Fig. 2 A). La relación P/O calculada es  $5179,4 \pm 1252,3$  ( $n = 10$ ) y el valor para el OCI fue de 3. El estilo, glabro o con pilosidad rala en la porción inferior, es levemente curvo en el sentido de la quilla e interiormente presenta un canal hueco (Fig. 2 A). La longitud estilar (Tabla 1) abarca un rango continuo que varía entre 1,8 y 5 mm. El estigma es húmedo y está cubierto por papilas globosas. Su forma varía de ligeramente convexa a semiesférica. El estigma puede elevarse hasta 2,5 mm sobre las anteras o quedar a 0,3 mm por debajo de las mismas. En promedio, se ubica a 0,7 mm por encima de las anteras (Tabla 1). El estigma ya está receptivo en los pimpollos. Alrededor del 90% de las flores mostraron reacción positiva a la benzidina, independientemente de la fase floral en que se encontraran.

El nectario, macroscópicamente, se encuentra en la base del tubo estaminal, sobre la cara interna, formando un anillo con constricciones (Fig. 2 A, D-

Tabla 1.- Morfometría y variabilidad fenotípica de las flores de *Geoffroea decorticans*. Se expresan los valores para cada población y el promedio para la especie. Los estadísticos corresponden al resultado del análisis de varianza anidado (“nested ANOVA”), tomando población como factor principal e individuo como factor anidado. Se utilizaron 5 flores de 3 plantas en cada población (diseño 5x3x3). Los supraíndices indican el resultado de la prueba “a posteriori”. Todos los caracteres son medidas longitudinales en mm. Abreviaturas: n, tamaño de la muestra.

Carácter	Poblaciones			Análisis estadístico			Valores promedio n = 45
	Carlos Paz n = 15	Córdoba n = 15	Los Aromos n = 15	Factor	F <sub>[2, 44]</sub>	P	
Longitud de la flor	8,33 ± 1,29	7,93 ± 0,70	7,87 ± 0,64	Población	1,02	0,372	8,04 ± 0,93
				Individuo	23,04	0,001	
Longitud de la corola	4,47 ± 0,92 <sup>a</sup>	4,67 ± 0,62 <sup>a,b</sup>	4,13 ± 0,52 <sup>b</sup>	Población	4,78	0,014	4,42 ± 0,47
				Individuo	11,18	0,001	
Longitud de los filamentos largos	4,64 ± 0,56	4,39 ± 0,50	4,45 ± 0,35	Población	1,53	0,229	4,46 ± 0,47
				Individuo	0,06	0,944	
Longitud de los filamentos cortos	4,07 ± 0,57	3,90 ± 0,70	3,99 ± 0,31	Población	0,38	0,688	3,99 ± 0,54
				Individuo	0,10	0,905	
Longitud del estilo	3,39 ± 0,65	2,97 ± 0,78	3,46 ± 0,92	Población	2,26	0,119	3,28 ± 0,78
				Individuo	2,28	0,117	
Separación antera-estigma	0,64 ± 0,56	0,65 ± 0,56	0,82 ± 0,92	Población	0,37	0,696	0,70 ± 0,69
				Individuo	1,49	0,239	
Longitud del ovario	1,88 ± 0,22 <sup>a</sup>	2,01 ± 0,21 <sup>a</sup>	1,72 ± 0,15 <sup>b</sup>	Población	9,95	0,001	1,87 ± 0,15
				Individuo	2,44	0,101	

F). Sin embargo, el estudio histológico reveló la presencia de tejido nectarífero en el receptáculo, por debajo del nivel de inserción del ovario (Fig. 2 A, F). El nectario no posee haces vasculares propios. De acuerdo al estudio histológico, el nectario está compuesto por parénquima secretor y en plano transversal a la altura media del nectario abarca de 6 a 25 capas de células poligonales, irregulares y de paredes delgadas, dispuestas sin un patrón evidente. Dichas células se caracterizan por presentar una tinción diferente al tejido circundante y por poseer en el citoplasma gran cantidad de contenido celular y vacuolas. La comparación del diámetro absoluto de núcleos y células entre el parénquima secretor y el tejido parenquimático circundante, reveló diferencias significativas (Tabla 3). Asimismo, la relación diámetro nuclear/diámetro celular es significativamente mayor en el parénquima nectarífero que en el tejido perimetral (Tabla 3). La epidermis del nectario (superficie que enfrenta al ovario) consiste en un estrato de células cúbicas, cuyo aspecto similar al del resto del tejido nectarífero las revela como secretoras. La epidermis

está cubierta por una cutícula. Los estomas se encuentran siempre en el tercio inferior del nectario; sin embargo, su distribución y número son muy variables. La dimensión promedio de los estomas es  $18,4 \pm 2,0 \mu\text{m}$  de longitud y  $16,7 \pm 2,2 \mu\text{m}$  de ancho (n = 34). Las células oclusivas miden  $6,7 \pm 1,2 \mu\text{m}$  de anchura (n = 34). Tales medidas reflejan la presencia de un poro de aproximadamente  $3 \mu\text{m}$  que fue encontrado abierto en todos los casos.

Los análisis de correlación practicados entre los caracteres florales (Tabla 4) evidencian una relación positiva del androceo con los verticilos estériles y con el gineceo; sin embargo, estos últimos no se correlacionan entre sí. El tamaño del gineceo está significativamente correlacionado con la longitud estilar, y no con el tamaño del ovario. A su vez, la correlación entre la longitud del estilo y del ovario es inversa, aunque con un bajo coeficiente (Tabla 4). La separación antera-estigma se presenta significativamente correlacionada en forma positiva con la longitud estilar e inversa con la longitud de los filamentos y de la flor (Tabla 4).

Tabla 2.- Viabilidad del polen de *Geoffroea decorticans*. Entre paréntesis se expresan los rangos de las variables. Abreviaturas: n, tamaño de la muestra.

*Variabilidad intraespecífica*

La longitud del tubo estaminal presenta variaciones regionales en cuanto al grado de fusión: en la población de Carlos Paz la fusión abarca aproximadamente el cuarto inferior de la longitud de los filamentos, mientras que en la de Córdoba se extiende aproximadamente entre un tercio y la mitad del largo de los filamentos. También difieren entre las poblaciones el número y distribución de los estomas en el nectario. En Carlos Paz las flores presentan  $14,1 \pm 4,5$  (n = 12) estomas alineados cerca de la base del ovario. En las otras dos poblaciones, las flores tienen significativamente más estomas ( $F_{[2,24]} = 10,66$ ;  $P < 0,001$ ): en Córdoba  $36,5 \pm 10,5$  (n = 6) y en Los Aromos  $34,3 \pm 18,9$  (n = 7), ubicados desordenadamente en la franja inferior del nectario.

Según el análisis estadístico (ANOVA anidado) practicado sobre 8 caracteres florales, la longitud de la corola presenta diferencias significativas que aparecen simultáneamente entre individuos y poblaciones (Tabla 1). Las diferencias entre plantas de una misma población explican, según el componente de varianza, el 19% de la variabilidad de la longitud de corola. En cambio, las diferencias entre individuos sin importar su procedencia, explican el 67% de la variabilidad de este carácter. La longitud del ovario varía significativamente entre poblaciones, pero no entre plantas (Tabla 1). Finalmente, la longitud total de las flores no difiere significativamente entre poblaciones, aunque sí entre individuos; tales diferencias describen casi el 100% de la varianza de dicho carácter.

DISCUSIÓN

*Morfología y anatomía florales*

La estructura floral de *G. decorticans* responde al tipo de las Papilionoideas, con flores marcadamente zigomorfas y con características para polini-

zación biótica (Pereira-Noronha et al., 1982). Esta especie presenta asimismo, rasgos que ya han sido descriptos para otros miembros de la familia o de la subfamilia. Entre ellos, el polimorfismo de la longitud estilar en flores de una misma planta ha sido observado también en especies de *Prosopis* (Hoc et al., 1994). El estigma de *G. decorticans* (húmedo con papilas medianas) pertenece al grupo III de la clasificación propuesta por Heslop-Harrison & Shivanna (1977), donde se reúnen numerosas especies de Fabaceae. La germinación de polen en las anteras indehiscentes ha sido anteriormente registrada para especies de Fabáceas con flores cleistógamas (Shivanna & Owens, 1989); sin embargo, en *G. decorticans* no se observaron flores que permanezcan cerradas y que puedan ser consideradas cleistógamas. La presencia de estigmas receptivos días antes de la antesis también es citada por Shivanna & Owens (1989) para especies de la familia. En cambio, y a diferencia de lo mencionado para otras especies de Papilionoideae (Pereira-Noronha et al. 1982), la presentación del polen en *G. decorticans* sería pasiva considerando la clasificación de Ladd (1994).

El nectario es de origen receptacular y estaría irrigado a través de los hacecillos estaminales, cuyos vasos xilemáticos y floemáticos están muy próximos o contactan lateralmente con el parénquima secretor. La asociación entre el nectario y la base de los filamentos estaminales sería funcional más que estructural, pues en flores diafanizadas el tubo estaminal se separa del nectario fácilmente. Esa escisión también ocurre naturalmente, ya que en los frutos puede verse el nectario y la cicatriz que indica la posición que los estambres tuvieron en la flor. A partir de estas evidencias, el nectario de *G. decorticans* se puede considerar como una estructura persistente. Por su forma y posición en la flor, correspondería al tipo 3-e de la clasificación de Fahn

Tabla 3.- Morfometría del tejido nectarífero y el parénquima circundante al nectario en *Geoffroea decorticans*. Abreviaturas: n, tamaño de la muestra.

(1979) para nectarios florales (anillo en la base del tubo estaminal). Sin embargo, estamos de acuerdo con lo sugerido por Teuber et al. (1980) para *Medicago sativa*, cuyo nectario es similar al de *G. decorticans* y se lo define como un anillo receptacular-estaminal. Esta descripción del nectario en *G. decorticans* es consistente con la caracterización dada para otras Papilionoideas (Teuber et al., 1980; Stpiczynska, 1995). La presencia de poros abiertos en los estomas ha sido también registrada para varias especies de esta subfamilia (Davis et al., 1988; Teuber et al., 1988; Stpiczynska, 1995). Si se toma en cuenta esta característica y el grosor de la cutícula, es muy posible que el néctar sea secretado a través de los estomas.

De acuerdo a Cruden (1977) y según el valor de OCI que presenta, esta especie sería xenógama facultativa aunque con un valor elevado de P/O, lo cual implicaría la posibilidad de producir frutos con la participación de los polinizadores o aún en ausencia de ellos. Si se tiene en cuenta que *G. decorticans* presenta el estigma receptivo y algunas anteras dehiscentes antes de la apertura floral, es posible que en esta especie la autopolinización espontánea no sea un acontecimiento inusual. Es posible inferir esta posibilidad ya que los granos autógamos que llegaran al estigma antes de la antesis tendrían la oportunidad de desarrollar los tubos polínicos sin interferencia de polen xenógamo, considerando que los tubos polínicos autógamos y xenógamos se desarrollan a la misma velocidad (Eynard, 1998). En particular, la transferencia espontánea dentro de una flor sería muy factible en aquellas que presentan estilos cortos, donde las anteras y el estigma quedan a una misma altura.

La corola es uno de los caracteres florales que se asocian más estrechamente a las relaciones de polinización (por ej.: Fenster, 1991; Preston, 1994). En particular, las señales visuales de las flores serían muy importantes para atraer a los visitantes florales

(Waser et al., 1996). Si tenemos en cuenta que en *G. decorticans* no existen marcadas variaciones en la producción de néctar entre las flores (Eynard & Galetto, datos no publicados), las variaciones en el tamaño de las mismas podrían jugar un papel muy importante si, ante una misma recompensa, las flores más visitadas fueran las más grandes, o sea las más atractivas visualmente para los polinizadores. Sin embargo, el tipo de floración simultánea y profusa que presenta esta especie nos lleva a pensar que las flores deben ser consideradas en forma conjunta y no individualmente. Así, una mayor cantidad de flores abiertas al mismo tiempo, y no el aumento de tamaño de las mismas, favorecería la atracción de los polinizadores. Esta producción "excesiva" de flores podría ser explicada mediante la hipótesis de aumento de la función masculina de las flores a través de la exportación de polen para optimar la producción de semillas (Sutherland, 1987), siendo necesarios nuevos estudios experimentales para confirmar o descartar estas ideas.

#### *Variabilidad intraespecífica*

Algunos caracteres florales de *G. decorticans* que muestran variabilidad podrían afectar a la polinización. Las variaciones del ovario no parecen influir sobre la producción de semillas en las poblaciones, pues el número de óvulos por flor es un carácter muy estable en la especie que no exhibe diferencias regionales. Sin embargo, las variaciones del ovario podrían reflejar la acción de otros factores diferentes a polinizadores. Según Galen (1999), la evolución de la morfología y del tamaño de las flores no sólo resulta de la interacción con los polinizadores, sino también de otras relaciones, como herbivoría o disponibilidad de recursos. En particular, las variaciones en el tamaño del ovario podrían representar un modo de defensa contra predadores de óvulos (Galen, 1999). En cambio, la variabilidad en el tamaño de la flor y de la longitud de la corola,

Tabla 4: Correlación entre caracteres florales de *Geoffroea decorticans*. Se presentan los coeficientes de Pearson y de Spearman (valores de r en negrita) para variables cuantitativas de longitud (en mm). \* = 0,05 > P > 0,03; \*\* = P < 0,02; \*\*\* = P < 0,001. n = 77 flores.

	Flor	Corola	Filamento largo	Filamento corto	Estilo	Ovario	Gineceo
Flor	0,78***						
Corola	0,47***	0,35***					
Filamento largo	0,34***	0,25*	0,36***				
Filamento corto	0,08	0,02	0,19*	0,32***			
Estilo	0,21	0,18	0,20	0,09	0,23*		
Ovario						0,09	
Gineceo						0,06	0,24*

que pueden ser resumidas como una sola fuente de variación al estar altamente correlacionadas entre sí, podría ser determinante para la deposición de polen y relacionarse de este modo con las interacciones de polinización.

La magnitud de la variabilidad que presentan algunos caracteres podrían contribuir a definir ecotipos reproductivos, tales como la cantidad de estomas del nectario, que se propone como un rasgo heredable (Teuber et al., 1980), el grado de fusión del tubo estaminal (Burkart, 1949) y el tamaño de las flores. La capacidad de *G. decorticans* de reproducirse asexualmente por raíces gemíferas lleva a que las plantas encuentren en su vecindario otras genéticamente idénticas. De este modo, el flujo génico será consecuencia de la actividad de los polinizadores y de la cercanía, extensión y superposición espacial de los pies con un mismo genotipo. Por lo tanto, la variabilidad intraespecífica en los caracteres florales de esta especie podría responder a un flujo génico escaso entre las poblaciones naturales. Sin embargo, tal como lo señala Galen (1999), no es posible descartar *a priori* que otros aspectos bióticos y/o abióticos pueden también determinar la variabilidad de los caracteres florales y, a su vez, influir la evolución de la forma y tamaño de las flores.

#### AGRADECIMIENTOS

A dos revisores anónimos por las ideas y sugerencias sobre versiones anteriores de este manuscrito y a Carolina Torres y Lorena Ashworth por sus oportunos comentarios sobre el mismo; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia

de Córdoba y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba, por su financiamiento. C. E. agradece a CONICET por la beca otorgada.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Armbruster, W. S. & Schwaegerle, K. E. 1996. Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *J. Evol. Biol.* 9: 261-276.
- Burkart, A. 1949. La posición del *Chañar* y el género *Geoffroea*. *Darwiniana* 9: 9-23.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Davis, A. R., Shugart, R. W. & Peterson, R. L. 1988. Distribution of carbofuran and dimethoate in flowers and secretion in nectar as related to nectary vascular supply. *Canad. J. Bot.* 66: 1248-1255.
- Domínguez, A. C., Eguiarte, L. E., Núñez-Farfán, J. & Dirzo, R. 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in mexican populations. *Amer. J. Bot.* 85: 637-643.
- Eynard, M. C. 1998. Seminario: Estudios sobre la biología reproductiva del chañar (*Geoffroea decorticans*, Fabaceae). pp. 1-40. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Fahn, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- Feinsinger, P., Linhart, Y. B., Swarm, L. A. & Wolfe, J. A. 1979. Aspects of the pollination biology of three *Erythrina* species on Trinidad and Tobago. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 451-471.
- Fenster, C. B. 1991. Selection of floral morphology by hummingbirds. *Biotropica* 23: 98-101.

- Galen, C. 1999. Why do flowers vary?. *BioScience* 49: 631-640.
- Heslop-Harrison, Y. & Shivanna, K. R. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. *Ann. Bot.* 41: 1233-1258.
- Hoc, S. P., Agulló, M. A. & Palacios, R. 1994. Stylar trimorphism in four functionally andromonoecious *Prosopis* species (Mimosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 190: 143-156.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, N.Y.
- Karron, J. D., Jackson, R. T., Thumser, N. N. & Schlicht, S. L. 1997. Outcrossing rates of individual *Mimulus rigens* genets are correlated with anther-stigma separation. *Heredity* 79: 365-370.
- Ladd, P. G. 1994. Pollen presenters in the flowering plants -form and function. *Bot. J. Linn. Soc.* 115: 165-195.
- Lanza, J., Smith, G. C., Sack, S. & Cash, A. 1995. Variation in nectar volume and composition of *Impatiens capensis* at the individual, plant, and population level. *Oecologia* 102: 113-119.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104-129.
- Pereira-Noronha, M. R., Gottsberger, I. S. & Gottsberger, G. 1982. Biología floral de *Stylosanthes* (Fabaceae) no serrado de Botucatu, Estado de São Paulo. *Revista Brasil. Biol.* 42: 595-605.
- Preston, R. E. 1994. Pollination biology of *Streptanthus tortuosus* (Brassicaceae). *Madroño* 41: 138-147.
- Shivanna, K. R. & Owens, S. J. 1989. Pollen-pistil interactions (Papilionoideae), pp. 157-182 en C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (eds.), *Advances in Legume Biology*. Kew: Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco, California.
- Stpiczynska, M. 1995. The structure of floral nectaries of some species of *Vicia* L. (Papilionaceae). *Acta Soc. Bot. Poloniae* 64: 327-334.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750-759.
- Teuber, L. R., Albertsen, M. C., Barnes, D. K. & Heichel, G. H. 1980. Structure of floral nectaries of alfalfa (*Medicago sativa* L.) in relation to nectar production. *Amer. J. Bot.* 67: 433-439.
- Thomson, J. D. & Stratton, D. A. 1985. Floral morphology and cross-pollination in *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 433-437.
- Vogel, S. 1983. Ecophysiology of Zoophilic Pollination, pp. 559-624, en O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (eds.), *Physiological plant ecology III. Encycl. Plant Physiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Waser, N. & Price, M. 1998. What plant ecologists can learn from zoology? *Perspect Pl. Ecol. Evol. Syst.* 1: 137-150.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Webb, C. J. 1994. Pollination self-incompatibility and fruit production in *Corokia cotoneaster* (Escalloniaceae). *New Zealand J. Bot.* 32: 385-392.

Original recibido el 17 de febrero de 1999; aceptado el 15 de septiembre de 1999.