

NECTARIOS Y TRICOMAS FLORALES EN CUATRO ESPECIES DE TECOMEAE (BIGNONIACEAE)

GUILLERMO RIVERA

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), C.C. 495, 5000 Córdoba, Argentina

ABSTRACT: Rivera, G. L. 1996. Floral trichomes and nectaries in four species of Tecomeae (Bignoniaceae). *Darwiniana* 34: 19-26.

The structure and anatomy of floral trichomes and nectaries of 4 species of Tecomeae (Bignoniaceae) are studied. All taxa exhibit pluricellular glandular trichomes of different forms and distribution in calyx, corolla and ovary wall and bear a conspicuous floral nectary except for *Catalpa bignonioides* Walter. In this species the floral nectary is reduced and appears to be a vestigial organ without a secretory function. The nectary of *Argylia radiata* (L.) D. Don, *Podranea ricasoliana* (Tanfani) Sprague and *Pandorea jasminoides* (Lindl.) K. Schum. comprises epidermis and secretory parenchyma without intercellular spaces. Secretory tissue is supplied by phloem. Raised nectarial stomata were found only in *P. ricasoliana*, whereas they are at the same level of the epidermis in the remainder species. Extrafloral nectaries were found in flowers of *P. jasminoides* and *P. ricasoliana* in the outer surface of the calyx. Those of *P. jasminoides* are cupular and vascularized while those of *P. ricasoliana* are patelliform and nonvascularized.

INTRODUCCIÓN

La familia cosmopolita Bignoniaceae abarca más de 100 géneros y alrededor de 800 especies, principalmente de distribución neotropical (Cronquist, 1981). Poseen comúnmente flores grandes y vistosas, con semillas generalmente aladas y dispersadas por el viento. Muchos de sus representantes son árboles o lianas y, en menor proporción, arbustos. Está subdividida en 8 tribus, entre ellas Tecomeae, con 215 especies, es una de las más importantes por el número de especies que abarca (Gentry, 1980; 1990). Un conspicuo nectario anular rodea la base del ovario en casi todas las Bignoniaceae, aunque en algunos géneros, está ausente o es vestigial (Gentry, 1980). Cuando está presente, su forma, posición y características particulares resultan útiles en la delimitación de géneros (Gentry, 1980).

Otro carácter de importancia, tanto desde el punto de vista taxonómico como de la biología de las plantas, es la ausencia o presencia de nectarios extraflorales o zonas glandulares. Estos se hallan ampliamente distribuidos en las Angiospermas (Elias, 1983) y pueden ser encontrados en cualquier parte vegetativa y/o reproductiva de la planta

(Koptur, 1992). Seibert (1948) puso de manifiesto la importancia taxonómica de las estructuras secretoras para Bignoniaceae y describe diez tipos considerando su localización. La presencia de estructuras secretoras especializadas ha sido parcialmente documentada en algunos géneros de la familia por varios autores tanto en regiones vegetativas como florales (Parija & Samal, 1936; Laroche, 1974; Elias & Gelband, 1975; 1976; Subramanian & Inamdar, 1989; Thomas & Dave, 1992; Belmonte et al., 1994; Galetto, 1995), y falta aún mucho por conocer de su morfología y anatomía en la mayoría de los géneros.

En el presente trabajo se estudian los diferentes verticilos florales de cuatro especies de Tecomeae con los siguientes objetivos: (i) identificar los tricomas, (ii) analizar la estructura anatómica de los nectarios florales, y (iii) señalar la presencia de nectarios extraflorales e interpretar su estructura. Las especies en consideración, 3 cultivadas y una silvestre, son: *Catalpa bignonioides* Walter, originaria de zona templada de Norteamérica (Gentry, 1990); *Pandorea jasminoides* (Lindl.) K. Schum., originaria de noreste australiano (van Steenis, 1977); *Podranea ricasoliana* (Tanfani) Sprague, originaria del sur y este de Africa tropical (Gentry,

1990) y *Argylia radiata* (L.) D. Don, especie de amplia distribución desde el sur de Perú hasta la provincia de Aconcagua, Chile (Gleisner & Riccardi, 1969).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de herbario correspondientes a las especies estudiadas se encuentran depositados en CORD y sus datos de procedencia son los siguientes:

Argylia radiata. Chile, Prov. Atacama: Llanos de la Jaula. Cocucci & Sércic 367 (25-I-1989).

Catalpa bignonioides. Argentina, Prov. Córdoba: Córdoba, cultivada. Rivera 11 (14-X-93).

Pandorea jasminoides. Argentina, Prov. Córdoba: Córdoba, cultivada. Rivera 27 (20-I-94) y Rivera 78 (30-X-94).

Podranea ricasoliana. Argentina, Prov. Córdoba: Córdoba, cultivada. Rivera 45 (18-V-94) y Rivera 49 (21-IV-94).

Para el estudio anatómico se utilizaron flores en anthesis fijadas en FAA. El material fue sometido a una serie de deshidrataciones con alcohol etílico-xilol y luego incluido en parafina (Johansen, 1940). Los cortes longitudinales y transversales seriados de 9-11 mm de espesor se tiñeron con azul astral y safranina pero sin auramina, modificando así la técnica de Maác & Vagas (1961)

Las fotomicrografías fueron tomadas en un microscopio Zeiss Axiophot con película Kodak TMax, ISO 100.

En la denominación de estructuras secretoras especializadas se sigue la clásica nomenclatura de Fahn (1979): (i) nectario floral -NF- aquel ubicado en la flor y funcionalmente asociado a la polinización, y (ii) nectario extrafloral -NEF-, ubicado en partes florales externas y/o estructuras vegetativas sin relación alguna con la polinización.

OBSERVACIONES

Flor

Las flores de las especies estudiadas responden a las características típicas de la familia: son perfectas y levemente zigomorfas, la corola es gamopétala, tubular y de tamaño considerable (5-10 cm). Cuatro estambres fértiles, didínamos, con anteras ditécicas se insertan en la base de corola.

En *Catalpa bignonioides* sólo existen dos estambres fértiles y tres estaminodios.

Tricomas glandulares

Se encontraron tricomas glandulares de forma y distribución variada. Estos tricomas están formados en todos los casos por: (i) un pie 2-4 celular y (ii) una cabezuela glandular densamente teñida. Los tricomas de *Catalpa bignonioides* se encuentran en la base de la cara interna de la corola, recubriendo la pared externa del ovario (Fig. 1 A-D) y en la cara externa del cáliz. Poseen un pie bicelular y una cabezuela globosa algo aplanada (Fig. 1D). Existen también tricomas glandulares con cabezuela globosa en la cara externa de la corola, aunque con una distribución menos densa que la encontrada en la pared del ovario y base de la corola. En *Pandorea jasminoides* y *Argylia radiata* los mismos se encuentran en ambas caras de la corola (aunque más densamente en su cara interna) a la altura del ápice del ovario. Los tricomas de esta región presentan una cabeza secretora pequeña formada por 5-8 células y un pie formado por 3-5 células muy alargadas. En *Podranea ricasoliana* los tricomas se hallan distribuidos en la cara interna del tubo corolino. Los mismos poseen un pie bicelular y una cabezuela formada por 10-15 células alargadas dispuestas radialmente en torno al eje longitudinal del tricoma (Fig. 3F).

Nectario floral (NF)

En todas las especies el NF se halla ubicado en la base del ovario, formando un disco asociado al receptáculo floral (Figs. 1A, 2A, 3A). Está siempre bien desarrollado a excepción del de *Catalpa bignonioides*. Pueden diferenciarse dos tejidos en su estructura: (i) una epidermis uniestratificada con células cuadrangulares en sección longitudinal, cubiertas por una gruesa cutícula (Figs. 1C; 2B) y (ii) un parénquima secretor con haces vasculares que penetran en él (Fig. 3A, C). Este parénquima está formado por células que se tiñen intensamente (Figs. 2A, C, D; 3A, B). Estas células poseen usualmente numerosos vacúolos y núcleos grandes (Fig. 3D). Este tejido secretor no exhibe espacios intercelulares evidentes y se halla irrigado exclusivamente por tubos cribosos. En *C. bignonioides* el NF es vestigial, carece de irrigación y se halla representado por una pequeña protuberancia

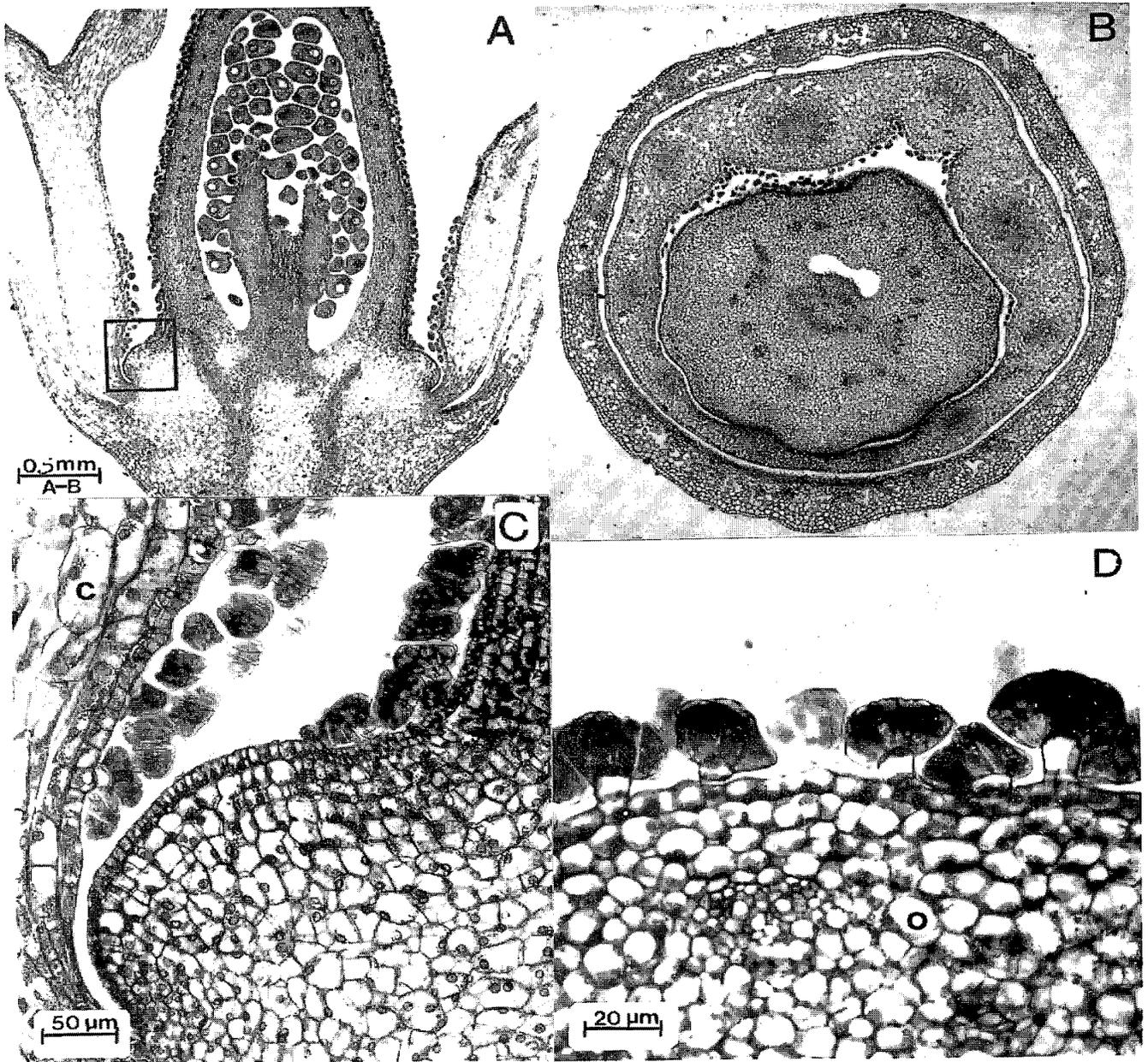


Fig. 1. *Catalpa bignonioides*. Fotomicrografías de cortes histológicos por flor. A. Corte longitudinal. B. Corte transversal. C. Detalle de la base del ovario indicada en A donde se observa el nectario vestigial. D. Detalle de la pared del ovario en corte longitudinal con tricomas glandulares de cabeza globosa y pie bicelular. Abreviaturas: c: corola; o: ovario.

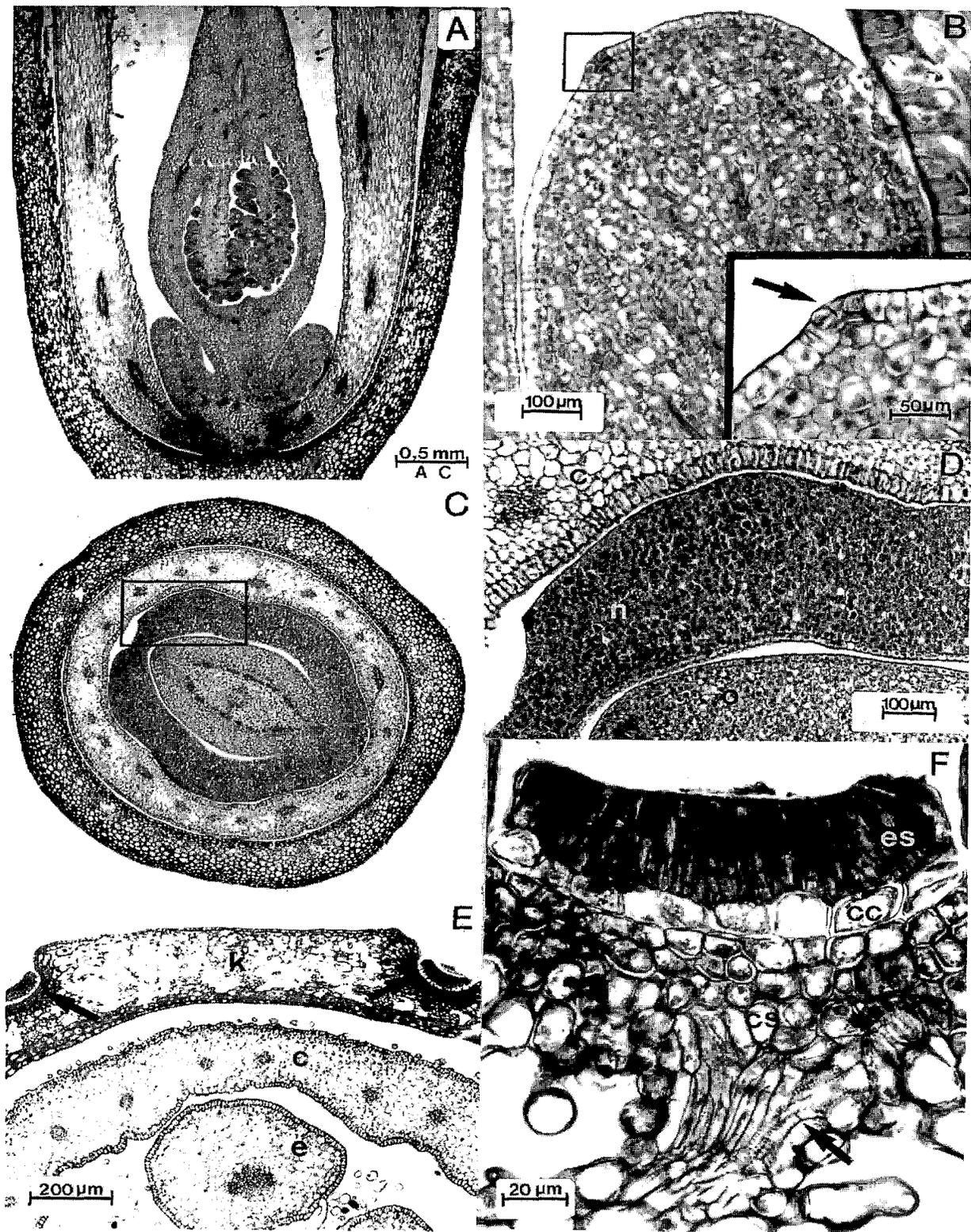


Fig. 2. *Pandorea jasminoides*. Fotomicrografías de cortes histológicos por flor. A. Corte longitudinal. B. Detalle de un sector del nectario en corte longitudinal con detalle de estoma señalado con flecha. C. Corte transversal. D. Detalle de nectario indicado en C. E. Transcorte por cáliz y corola la altura del ápice del ovario; las flechas indican nectarios extraflorales. F. Corte longitudinal por nectario extrafloral cupular; la flecha indica irrigación por vasos de xilema. Abreviaturas: c: corola; cc: células cuboidales; cs: células subepidérmicas; e: filamento de estambre; es: epitelio secretor; k cáliz; n: nectario; o: ovario.

que rodea la base del ovario (Fig. 1A, C). El parénquima está formado por células similares a las del receptáculo (Fig. 1A, C).

Como es característico para los estomas de los nectarios, se encuentran siempre abiertos. En *C. bignonioides*, *A. radiata* y *P. jasminoides* se encuentran estomas anomocíticos en la epidermis del nectario, distribuidos principalmente en su región apical y al mismo nivel de la epidermis (Fig. 2B).

La morfología del NF en *Podranea ricasoliana* se aparta del esquema general con varias características propias. El mismo presenta la parte apical curvada hacia adentro, dejando así una cavidad en la que se acumula el néctar (Fig. 3A, C y observación personal en vivo). Los estomas están sobre-elevados y se encuentran ubicados exclusivamente sobre la epidermis que recubre la cavidad formada por la curvatura del nectario (Fig. 3C, D). La epidermis, en este caso, presenta una gruesa cutícula sólo sobre el lado externo del NF, y es delgada en la zona de la cavidad (Fig. 3C, D).

Nectario extrafloral (NEF)

Al analizar las flores de las cuatro especies en consideración, se encontraron NEF en *Pandorea jasminoides* y *Podranea ricasoliana*. En *P. jasminoides*, los NEF se hallan distribuidos en la región apical externa del cáliz y ubicados en depresiones (Fig. 2E). Están formados por un epitelio secretor bi-o triestratificado compuesto por células columnares, que se tiñen intensamente y miden aproximadamente 40-50 μ m de altura (Fig. 2F). Por debajo del epitelio secretor se halla una hilera basal de células cuboidales, 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 citoplasma vacuolizado y núcleo grande y son siempre más pequeñas que las células del parénquima que las envuelve (Fig. 2F). A ellas llegan haces vasculares floemáticos y xilemáticos (Fig. 2F). En *P. ricasoliana*, los NEF están formados por un estrato secretor de células cilíndricas, alargadas y densamente teñidas que se disponen sobre una única célula basal que sobresale de la epidermis. Asociado al NEF, se encuentra un grupo reducido de células subepidérmicas, que también resultan densamente teñidas (Fig. 3E).

DISCUSIÓN

Los tricomas han sido empleados frecuentemente en estudios comparativos de Angiospermas. Su importancia taxonómica es bien conocida en familias más estudiadas, como Solanaceae (Edmonds, 1982; Seithe & Anderson, 1982; Gastiazoro, 1994). En Bignoniaceae, los tricomas son utilizados como carácter diferencial en *Tabebuia* (ca. 100 spp.; Gentry, 1980). Seibert, en 1948, demostró la gran multiplicidad de estructuras secretoras (tricomas y nectarios) en Bignoniaceae y propuso emplearlas en su taxonomía. De acuerdo a su clasificación, los tricomas aquí encontrados son estipitados. Elias y Newcombe (1979) proponen además los términos globosos y escamosos para diferenciar otros tipos de pelos glandulares. De acuerdo a estos autores, los encontrados en estas especies son globosos. Si bien las especies estudiadas poseen un solo tipo de tricomas, no es raro encontrar en muchas otras Bignoniaceae, diferentes tipos de tricomas (escamosos, globosos, sésiles, etc.) si analizamos los distintos verticilos (Obs. personal).

Las características anatómicas de los NF estudiados son coincidentes, en general, con lo encontrado por otros autores para distintas especies de Bignoniaceae (Elias & Gelband, 1976; Subramanian & Inamdar, 1986a; 1986b; 1989; Thomas & Dave, 1992; Belmonte et al., 1994; Galetto, 1995). En el caso particular de *Catalpa bignonioides*, el nectario aparentemente no cumple funciones secretoras y no se ha podido coleccionar néctar de sus flores. La ausencia de NF es una característica genérica en *Clytostoma*, *Cydista* y *Phryganocydia* (Gentry, 1980) pero no de *Catalpa*, ya que otras especies del género presentan un nectario bien desarrollado y secretor (Stephenson & Thomas, 1977; Gentry, 1990). La ausencia de nectario ha sido relacionada con especies con polinización por engaño (sin recompensa floral; Gentry, 1980); sin embargo, en este caso, no se comprobó si los tricomas glandulares serían los encargados de reemplazar al nectario en la función secretora y de esa forma ofrecer alguna recompensa para los polinizadores.

El NF incurvado de *Podranea ricasoliana* es el más distintivo. A diferencia de lo que sucede en la mayoría de los nectarios, la cutícula no recubre la totalidad de la glándula. Tal cutícula sería eficaz y necesaria para evitar la excesiva transpiración en la

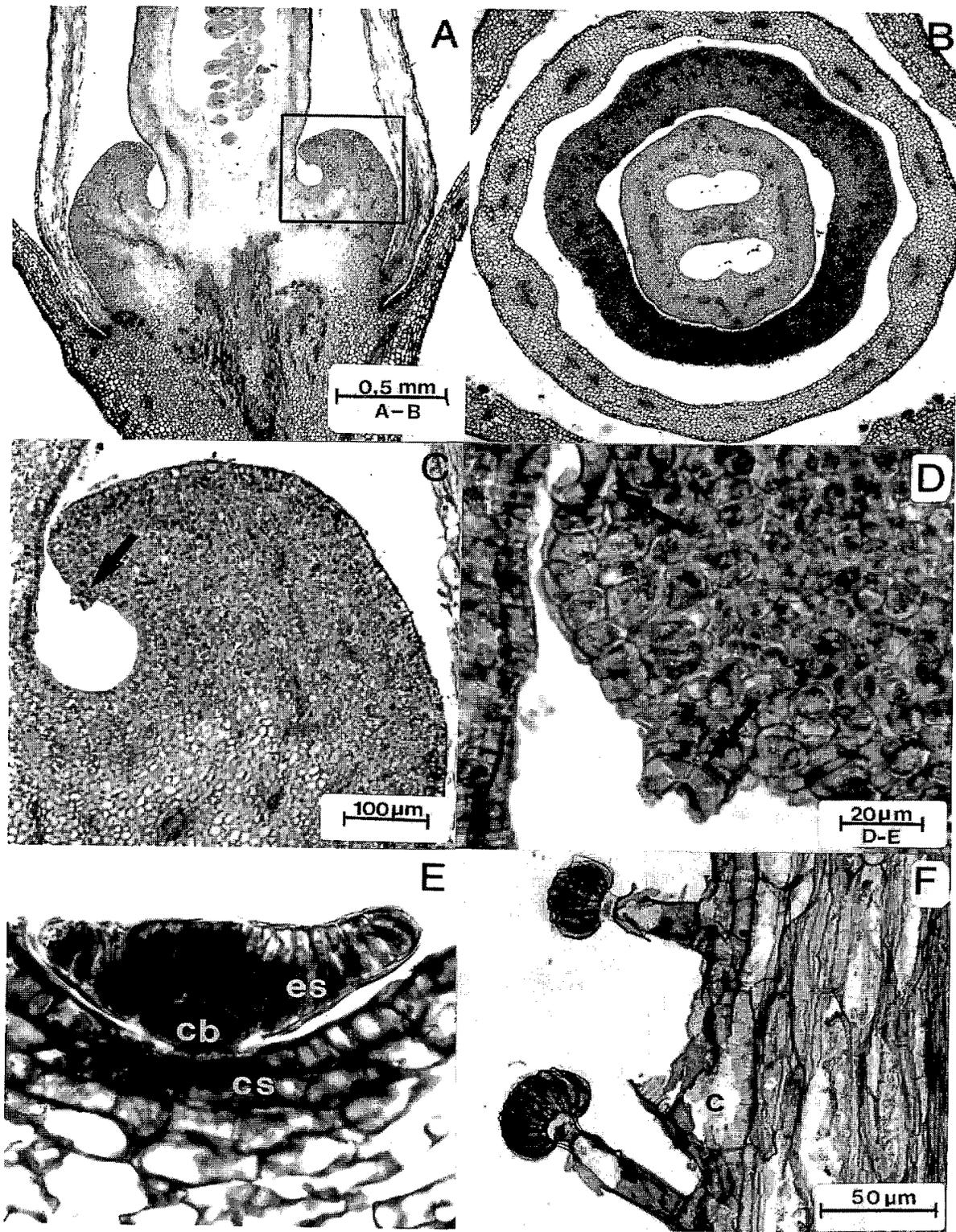


Fig. 3. *Podranea ricasoliana*. Fotomicrográficas de cortes histológicos por flor. A. Corte longitudinal. B. Corte transversal. C. Detalle de un sector del nectario en corte longitudinal indicado en A; la flecha indica estoma sobreelevado. D. Detalle de nectario y estoma; las flechas indican los estomas. E. Corte longitudinal por nectario extrafloral pateliforme. F. Corte longitudinal por corola que muestra tricomas glandulares con cabezuela formada por células dispuestas radialmente. Abreviaturas: c: corola; cb: célula basal; ce: células subepidérmicas; es: epitelio secretor.

parte externa del nectario no así en la parte interna que recubre la cámara formada por la curvatura. La existencia de estomas sobreelevados en el nectario, tal como se presentan en *P. ricasoliana*, son inusuales y representarían un buen carácter taxonómico para tener en cuenta. Estomas sobresalientes han sido observados en sólo dos especies de *Tabebuia* (obs. personal).

Los NEF de Bignoniaceae son comunes, y según Elias (1983), ocurren en alrededor del 90% de los representantes de la familia. Están frecuentemente ubicados en hojas y frutos (Seibert, 1948; Koptur, 1992), aunque no es excepcional encontrarlos en pétalos, sépalos, pecíolos, pedicelos y tallo (Elias & Gelband, 1976; Elias & Newcombe, 1979; Koptur, 1992; Galetto, 1995).

De acuerdo a la clasificación de Fahn (1979), los NEF encontrados en *P. ricasoliana* y *P. jasminoides* se corresponderían con los del "tipo 12" ubicados en la epidermis externa del cáliz y/o corola. De acuerdo a la clasificación de Zimmermann (1932), los NEF de Bignoniaceae serían del tipo escamosos o "Schuppennektarien". En el trabajo de Elias y Prance (1978), los autores diferencian las formas cupulares y pateliformes para *Campsis* y *Crescentia* respectivamente. Esta distinción es sólo superficial, si consideramos la sutil diferencia que existe entre estas formas cuando se los observa en MEB (Obs. personal). No obstante podrían tener relevancia las diferencias anatómicas mencionadas por estos autores basadas en el número de células basales, por debajo del epitelio secretor. Esta diferencia es observable en los NEF de *P. ricasoliana* (caracterizado por poseer una única célula basal) y los NEF de *P. jasminoides* (caracterizado por presentar una hilera de células basales cuboidales). Esta característica diferencial fue encontrada en muchas otras Bignoniaceae y es un rasgo que se conserva dentro de la misma especie (Obs. personal).

Subramanian e Inamdar (1989) destacan como inédita la presencia de irrigación en NEF de *Tecoma stans*, "diferenciándose así del plan de organización del NEF del resto de Bignoniaceae". La particular irrigación de esta especie no sería tan exclusiva ya que en *P. jasminoides* se encontraron haces vasculares xilemáticos y floemáticos en sus NEF.

Seibert (1948) comprobó que la ubicación y la morfología de estructuras secretoras podían servir

para la clasificación de Bignoniaceae ya que coincidía con aquella basada en los frutos. Luego de este estudio en flores de Bignoniaceae, se encontró que las diferencias son aún más marcadas si analizamos histológicamente los nectarios y particularmente los tricomas. Estudios posteriores considerando otras poblaciones serán necesarios para corroborar si tal variación en las estructuras secretoras es constante dentro de las distintas especies.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a los Dres. L. Bernardello, L. Galetto por su asesoramiento en la realización de este trabajo, lectura crítica y sugerencias del manuscrito y al Dr. Raúl Pozner por la lectura del manuscrito y sugerencias realizadas. Al Dr. A. A. Cocucci quien me proporcionó parte del material de estudio. Por último agradezco al CONICET y a la SECYT de la Universidad Nacional de Córdoba por el apoyo financiero en la realización de este proyecto.

BIBLIOGRAFÍA

- Belmonte, E., Cardemil, L. & Arroyo, M. T. K. 1994. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (Bignoniaceae), a hummingbird-pollinated plant of central Chile. *Amer. J. Bot.* 81: 493-503.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Edmonds, J. M. 1982. Epidermal hair morphology in *Solanum* L. section *Solanum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 85: 153-167.
- Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: Bentley, B. & Elias, T. S. (Eds.), *The Biology of Nectaries*, pp. 174-203, Columbia University Press, New York.
- Elias, T. S. & Gelband, H. 1975. Nectar: its production and functions in trumpet creeper. *Science* 189: 289-291.
- 1976. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 63: 1349-1353.
- Elias, T. S. & Newcombe, L. F. 1979. Foliar nectaries and glandular trichomes in *Catalpa* (Bignoniaceae). *Acta Bot. Sin.* 21: 217-224.
- Elias, T. S. & Prance, G. T. 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 30: 175-181.
- Fahn, A. 1979. Nectaries. In: Fahn, A. (Ed.), *Secretory Tissues in Plants*, pp. 51-111, Academic Press, London.

- Galetto, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Pl. Syst. Evol.* 196: 99-121
- Gastiazoro, M. T. 1994. Estudio morfoanatómico de órganos vegetativos en Cestroideae (Solanaceae). III: Tribu Schwenckieae. *Kurtziana* 23: 9-25.
- Gentry, A. H. 1980. Bignoniaceae, Part I (Crescentieae and Tourrettieae). *Fl. Neotrop. Monogr.* 25(1): 1-150.
- _____. 1990. Bignoniaceae, Part II (Tecomeae). *Fl. Neotrop. Monogr.* 25(2): 1-372.
- Gleisner, G. & Ricardi, M. 1969. Revisión del género *Argylia* (Bignoniaceae). *Gayana* 19: 1-62.
- Johansen, D. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw Hill, New York.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays, E. (Ed.), *Insect-Plant Interactions*, pp. 81-129, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Laroche, R.C. 1974. Anatomic consideration of the calix of *Adenocalymma comosum* (Cham.) A.P. DC. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 530-532.
- Maácz, C.J. & Vagas, E. 1961. A new method for staining cellulose and lignified walls. *Mikroskopie* (Wien) 16: 40-43.
- Parija, P. & Samal, K. 1936. Extra-floral nectaries in *Tecoma capensis* Lindl. *J. Indian Bot. Soc.* 15: 241-246.
- Seibert, R.J. 1948. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35: 123-136.
- Seithe, A. & Anderson, C.J. 1982. Hair morphology and the relationships of species in *Solanum* sect. *Basarthurum*. *Pl. Syst. Evol.* 139: 229-256.
- Stephenson, A.G. & Thomas, W.W. 1977. Diurnal and nocturnal pollination of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Syst. Bot.* 2: 191-198.
- Subramanian, R.B. & Inamdar, J.A. 1986a. Nectaries in *Bignonia illicium* L. Ontogeny, structure and function. *Proc. Indian Acad. Sci.* 96: 135-140.
- _____. 1986b. 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.
- van Steenis, C.G.G.J. 1977. Bignoniaceae. In: Leyden, (Ed.), *Flora Malesiana*, pp. 114-187.
- Zimmerman, J. 1932. Über die extrafloralen nektarien der Angiosperm. *Bot. Cent. Beih.* 49: 99-196.

Original recibido el 2 de febrero de 1996; aceptado el 20 de agosto de 1996.