

TENDENCIAS REDUCTIVAS DE LAS SINFLORASCENCIAS EN LAS ESPECIES AUSTRALES DE *CALCEOLARIA* (SCROPHULARIACEAE)

ALICIA N. SÉRSIC¹ Y ANDREA A. COCUCCI^{1,2}

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Casilla de Correo 495 (5000) Córdoba.

ABSTRACT: Sérsic, A. N. y Cocucci, A. A. 1996. Reductive tendencies on the synflorescences of the southern *Calceolaria* species. (Scrophulariaceae). *Darwiniana* 34: 133-143.

Main patterns of synflorescence variation are known for *Calceolaria* species from northern South America (Troll, 1964, 1967, 1976; Anderson & Molau, 1980) and for few species from southern regions of South America (Troll, 1975, 1976, 1977). Patterns similar to these and new ones are reported in the present paper, as revealed by a study of 35 species from southern South America.

According to this study, the basic synflorescence type is found in section *Rugosae*. Other morphological and caryological data support the view of this section as more ancestral in the southern range of the genus. In three sections exclusive of this southern range (*Bellidifoliae*, *Kremastocheilos* and *Corymbosae*) reduction of the synflorescences is associated to a rosulate habit. Extreme reduction in these groups lead to single flowered inflorescences. Truncation is an other kind of reduction pattern and is found in other groups as isolated events. Different strategies of flower exposition are evident mainly in the rosulate species depending on which part of the synflorescences suffers elongation.

INTRODUCCIÓN

La organización básica de las inflorescencias de *Calceolaria* fue estudiada por los hermanos Bravais (1837), Weber (1973) y Anderson & Molau (1980). Existen, sin embargo, variantes considerables de este plan fundamental, como ya lo advirtieran Anderson & Molau (l. c.), principalmente para las especies del norte de Sudamérica y Troll (1975, 1976, 1977) para unas pocas especies de las regiones más australes. Las variantes se ponen también en evidencia con el estudio de un número suficiente de especies australes argentinas y chilenas.

En el presente trabajo se establecen series morfológicas siguiendo cambios graduales del plan fundamental. Confiamos que las mismas son de importancia filogenética y servirán para esclarecer la aún insuficientemente comprendida relación entre y dentro de las secciones.

¹ Cátedra de Diversidad Vegetal II. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Univ. Nac. Córdoba.

² Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET.

MATERIAL Y MÉTODO

Se analizaron las inflorescencias de las especies de *Calceolaria*, cuyos ejemplares de referencia se consignan más abajo. Con tal fin se siguieron los criterios tipológicos expuestos por Troll (1964) y Weberling (1965). Se estudiaron plantas vivas en poblaciones nativas de Argentina y Chile y/o cultivadas en los Jardines Botánicos de Maguncia (Alemania) y Gotemburgo (Suecia). Los datos de las especies que no figuran en esta lista, se obtuvieron de las ilustraciones en Descole y Borsini (1954).

***Calceolaria biflora* Lamarck**

Chile. XI Región. Parque Natural Las Lagunas. Entre Coihaique alto y Coihaique, 20-I-1990 (fl), Cocucci y Sérsic 449 (CORD).

Argentina. Pcia. de Chubut: Dpto. Futaleufú. Parque Nacional Los Alerces. Cerro Dedal, 23-III-89 (fl), Cocucci 407 (CORD); Lago Futalaufquen, 5-I-1994 (fl), Cocucci y Sérsic 520 (CORD). Pcia. de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur: Dpto. Ushuaia. Río Olivia, 28-XII-1993 (fl), Cocucci y Sérsic 515 (CORD).

***Calceolaria brunellifolia* Philippi**

Argentina. Pcia. de Mendoza: Dpto. Luján de Cuyo. Vallecitos cerca del refugio de la Universidad de Cuyo, 12-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 327 (CORD). Cultivada

en el Jardín Botánico de Gotemburgo, 10-VI-1992 (fl), Sérsic s/n (CORD).

Calceolaria chelidonoides Humboldt, Bompland & Kunth

Argentina. Pcia. de Jujuy: Dpto. Ledesma. Parque Nacional Calilegua, 19-IX-94 (fl), Galetto et al. 292 (CORD).

Calceolaria crenatiflora Ruiz & Pavón

Argentina. Pcia. de Chubut: Dpto. Futaleufú. Lago Futalaufquen, 5-I-1994 (fl) Cocucci y Sérsic 523 (CORD). Cultivada en el Jardín Botánico de Gotemburgo, 10-VII-1992 (fl), Sérsic s/n (CORD).

Calceolaria filicaulis Clos

Argentina. Pcia. de Chubut: Dpto. Futaleufú. Lago Futalaufquen, 5-I-1994 (fl), Cocucci y Sérsic 522 (CORD).

Calceolaria hypericina Benth

Chile. V Región: Lo Valdés, nacientes del Río Maipo, 19-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic s/n (CORD); Juncal, 15-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 340 (CORD).

Calceolaria integrifolia Murray

Chile. V Región: Parque Nacional La Campana, 16-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 345 (CORD); Mirador de puertas negras, 5 Km al S. de Valparaíso, 20-I-1989 (fl) Cocucci y Sérsic 355 (CORD).

Calceolaria lagunae-blancae Kränzlin

Chile. XI Región: Parque Natural Las Lagunas. Entre Coihaique alto y Coihaique, 21-I-1990 (fl), Cocucci y Sérsic 447 (CORD). Cultivada en el Jardín Botánico de Gotemburgo, 10-VI-1992 (fl), A.S. s/n (CORD).

Calceolaria latifolia Benth

Chile. IV Región: Entre Hurtado y Vicuña, Cordillera de Hurtado, ca. 2000 msm, 24-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 358 (CORD). Cultivada en el Jardín Botánico de Mainz, VI-IX-1992 (fl), Sérsic s/n (CORD).

Calceolaria lossenii Kränzlin

Argentina. Pcia. de Córdoba Dpto. San Alberto. Copina camino viejo 2 puente, 1600 msm, 12-XI-1987 (fl), Cocucci y Sérsic 164 (CORD); Pampa de Achala, ex R.P. 14, entre Giulio Cesare y la Antena de ENTEL ca 2000 msm, 16-II-1988 (fl), Cocucci y Sérsic 236 (CORD); Characato 16-X-1990 (fl), Toledo s/n (CORD).

Calceolaria luxurians Witasek

Chile. V Región: Frontera Argentino-chilena, Caracoles, 14-I-89 (fl), A.A.C. y A.S. s/n (CORD). Argentina. Pcia. de Mendoza: Dpto. Luján de Cuyo. Vallecitos, 12-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 330 (CORD). Dpto. Las Heras: Laguna de los Horcones, 13-I-89 (fl), Cocucci y Sérsic 335 (CORD).

Calceolaria parviflora Benth

Argentina. Pcia. de Córdoba: Dpto. Punilla, Cuesta Blanca, sobre una breve pared rocosa hecha por el corte de la calle que va al tanque de agua, 21-X-1987 (fl), Cocucci y Sérsic 206 (CORD).

Calceolaria petiolaris Cavanilles

Chile. V Región: Lo Valdés, nacientes del Río Maipo, 18-II-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 352 (CORD).

Calceolaria pinifolia Cavanilles

Argentina. Pcia. de Mendoza: Dpto. Luján de Cuyo. Vallecitos, sobre una ladera escarpada de la quebrada del río Blanco, creciendo entre grandes bloques de piedra 11-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 329 (CORD).

Calceolaria plectranthifolia Walpers

Argentina. Pcia. de Salta: Dpto. Río de Lerma. Corralito. Río El Manzano, 10 Km al sur de Campo Quijano. 1600-1700 msm, 29-XII-1987 (fl), L. Novara 7423 (CORD); Dpto. Chicoana. Cuesta del Obispo, 7-III-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 379 (CORD). Pcia. de Tucumán: Dpto. Taff del Valle. RP 307. Entre Carapunco y La Bolsa. ca. 2300 msm, 19-II-1988 (fl), Cocucci y Sérsic 301 (CORD).

Calceolaria polifolia Hooker

Chile. V Región: Parque Nacional Cerro Campana, 16-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 344 (CORD).

Calceolaria polyclada Kränzlin

Argentina. Pcia. de Salta: Dpto. Chicoana. Cuesta del Obispo, 7-III-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 381 (CORD). Pcia. de Tucumán: Dpto. Monteros. RP 307. Km 48-49, pocos metros después de finalizar el bosque de alisos. 1800 msm, 10-XII-1988 (fl), Cocucci y Sérsic 290 (CORD).

Calceolaria prichardii (Rendle) Kränzlin

Argentina. Pcia. de Río Negro: Dpto. Bariloche. El Bolsón, sobre la ladera del Cerro Piltriquitrón, 8-9-I-1994 (fl), Cocucci y Sérsic 529 (CORD).

Chile. XI Región: Parque Natural Las Lagunas. Entre Coihaique alto y Coihaique, 21-I-90 (fl), Cocucci y Sérsic s/n (CORD). Cultivada en el Jardín Botánico de Gotemburgo, 10-VI-1992 (fl) Sérsic s/n (CORD).

Calceolaria robusta Dietrich

Chile. V Región: Parque Nacional Cerro Campana. 1700 msm, 16-I-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 348 (CORD).

Calceolaria ruiz-pavonii Descole & Borsini

Argentina. Pcia. de Tucumán: Dpto. Taff del Valle. RP 307. pocos km al norte de La Bolsa, sobre una barranca paralela a la ruta, 18-II-1988 (fl), Cocucci y Sérsic 299 (CORD).

Calceolaria tenella Poeppig & Rendle

Argentina. Pcia. de Chubut: Dpto. Futaleufú. Lago Futalaufquen, 5-I-1994 (fl), Cocucci y Sérsic 524 (CORD).

Calceolaria teucroides Grisebach

Argentina. Pcia. de Salta: Dpto. Chicoana. Cuesta del Obispo, 7-III-1989 (fl), Cocucci y Sérsic 378 (CORD); Dpto. Rosario de Lerma. Quebrada del Toro. RP 51. Km.31,7 a 6,7 Km al NW de Campo Quijano, 1600 - 1680 msm, 16-I-1988 (fl), Novara 7552 (CORD); Pcia de Tucumán: Dpto. Monteros. RP 307, Km 49-50, frente

a un caserío, 17-II-1988 (fl), Cocucci y Sércic 286 (CORD).

***Calceolaria thyriflora* Graham**

Chile. V Región: Parque Nacional Cerro Campana, 16-I-1989 (fl), Cocucci y Sércic 347 (CORD); Mirador Puertas Negras, al Sur de Valparaíso. 50 msm, 20-I-1989 (fl), Cocucci y Sércic 355 (CORD).

***Calceolaria uniflora* Lamarck**

Argentina. Pcia. de Santa Cruz: Dpto. Lago Argentino. Parque Nacional Los Glaciares, Fitz Roy, senda a río Blanco, 25-I-1990 (fl), Cocucci y Sércic 456 (CORD). Pcia. de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur: Dpto. Río Grande. Ea. Las Violetas ca. 10 Km al Norte de Río Grande sobre la RN 3, 23-28-XII-1993 (fl), Cocucci y Sércic 514 (CORD); San Sebastián. Ea. Sara, sobre la RN 3, 23-XII-1993 (fl), Cocucci y Sércic 508 (CORD). Cultivada en el Jardín Botánico de Gotemburgo, 10-VI-1992(fl), Sércic s/n (CORD).

***Calceolaria umbellata* Weddell**

Argentina. Pcia. de Tucumán: Dpto. Tafí del Valle. R.P. 307, km 49-50, frente a un caserío, 1800 msm, 17-II-1988 (fl), Cocucci y Sércic 285 (CORD).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

I. Organización básica de la sinflorescencia

En *Calceolaria*, la ramificación en el ámbito reproductivo muestra las características de las sinflorescencias politélicas. Básicamente se trataría, pues, de un sistema abierto con una florescencia principal (HF)³, que no forma una flor terminal, y paracladios (Pc) que son ramificaciones laterales del eje principal, que repiten su estructura y que a su vez culminan en una co-florescencia (CoF). Por arriba de la zona paracladial (BZ), un entrenudo basal (GI) marca el comienzo de la HF; del mismo modo, un entrenudo homólogo es el elemento más proximal de las CoF. Por debajo de la zona paracladial se encuentra la denominada zona de inhibición (HZ) donde no hay desarrollo de Pc (Fig. 1 A).

Las sinflorescencias que fueran descriptas por Troll (1964) para ciertos grupos de Gesneriaceae (tribus *Cyrtandroideae* y *Gesnerioideae*), coinci-

den plenamente con las de *Calceolaria* (Troll, 1975, 1976, 1977); estos sistemas politélicos, en su forma básica, constan de una estructura correspondiente a un tirso en la HF y en las CoF. Es decir, el eje principal de la planta termina en un tirso, por debajo del cual se producen ramificaciones, los Pc, que terminan también en tirsos de estructura idéntica a la del eje principal. A su vez, los Pc pueden presentar paracladios de 2° orden o más. Según Troll (1964) y Anderson & Molau (1980) es característico de estos tirsos que su eje culmine en un nudo sin una continuación apical y cuyos productos laterales se originen de una ramificación, denominada por los últimos autores como pseudodicotómica (marcadas en las figuras con *). Tanto el eje de la florescencia principal como el de los paracladios son siempre frondosos por la presencia de nomofilos bien desarrollados.

Organización de las florescencias parciales

Los productos laterales de los tirsos son cimas (florescencias parciales -PF-, Fig. 1 A), que pueden tener alto grado de complejidad pero exhiben siempre, en lugar de una flor central terminal, un complejo bifloro apical. El primer nudo de cada cima porta pues 4 elementos: 2 ramas laterales en la axila de sendas hojas tectrices y 2 flores centrales dispuestas en un plano perpendicular al de las anteriores. Las ramas primeras siguen desarrollándose en forma di- o monocasial (indicadas en las figuras con flechas rectas) enriqueciendo así la cima. En este trabajo se denominarán a las flores del complejo bifloro como flor primaria a la dorsal y flor frontal a la ventral, ya que como se verá más adelante existen diversas teorías sobre el origen de la flor frontal, tomando diferentes denominaciones según la interpretación.

Rara vez las hojas tectrices de los productos laterales de las cimas son frondosas (ej. *Calceolaria chelidonoides*), pero aún en estos casos son de menor desarrollo que las hojas del eje principal de las florescencias.

El complejo bifloro apical

Este tipo de cima caracteriza a toda la familia *Gesneriaceae* y a algunos géneros de *Scrophulariaceae* como *Penstemon*, *Calceolaria*, *Porodittia* y *Jovellana*. Ya que se trata de estructuras donde no es inmediatamente evidente un patrón morfológico conocido, se publicaron muchas interpretaciones sobre el origen de la flor frontal.

³ Como abreviaturas se utilizan los anagramas alemanes difundidos por Troll (1964) y Weberling (1965):

HF (Hauptflorescenz), Pc (Paracladien), BZ (Bereicherungszone), HZ (Hemmungszone), PF (Partialflorescenz), CoF (Coflorescenz), GI (Grundinternodium), UB (Unterbau).

Ocasionalmente se desarrolla una flor terminal como una peloria, estructura que Vogel (1974) describe en *C. crenatiflora*; este fenómeno se registró en el presente trabajo para *C. parviflora* y *C. lugunae-blancae*.

Los hermanos Bravais (1837) la consideraron como una verdadera ramificación del eje principal de la cima y no como el producto de yemas accesorias.

Posteriores autores (Goebel, 1931; Wydler, 1851; Schumann, 1890; Muth, 1899; Irmscher, 1959; Troll, 1964, 1975, 1976, 1977; Hartl, 1965, Weberling, com. pers., entre otros) consideraron a la flor frontal como producto de una yema accesoria (flor accesoria), basándose para ello en la ausencia, en la mayoría de los casos, de una bráctea tectriz que la sustente.

Molau consideró en su trabajo de 1978 a la flor frontal como una flor lateral de un dicasio reducido.

Weber (1973) confirma la interpretación de los hermanos Bravais y describe el origen de estas "cimas de flores conyugadas" considerando a ambas flores como los restos de un monopodio cerrado de sólo dos nudos, donde el superior de éstos, junto con el entrenudo subyacente y sus hojas, no llegan a formarse. La flor frontal sería así un producto lateral aunque aparenta nacer al mismo nivel que la flor primaria. Esta teoría se ha visto apoyada por la presencia de brácteas tectrices en la flor frontal de algunas especies (Weber, l. c.) y por estudios ontogenéticos (Anderson & Molau, 1980) que apoyan la teoría del carácter lateral de la flor frontal. Esta acompaña siempre a la primaria, tanto en las divisiones dicasiales como en las monocasiales (ver Anderson & Molau, l. c. pág. 24, fig. 3b). Ambas flores se ubican en el mismo plano y se desarrollan bastante antes que las propias de las ramas laterales subyacentes.

En estas cimas es frecuente la exotrofia (Anderson & Molau, l. c.), fenómeno según el cual las flores frontales, ubicadas en posición externa con respecto al eje de la cima, maduran antes y muestran un desarrollo más vigoroso que la primaria, alcanzando mayor tamaño y mejor exposición.

II. Modificaciones del patrón básico

En su forma más desarrollada, la florescencia principal y los paracladios constan de varios nudos que producen cimas (PF) en todas sus hojas tectrices (fig. 1 A); sin embargo existen tendencias reductivas en este patrón, a saber:

A. Empobrecimiento de las florescencias principal y coflorescencias

1. Simplificación por esterilidad nodal asimétrica: esta situación se presenta cuando una de las dos cimas de cada nudo no llega a desarrollarse (por ejemplo en *C. brunellifolia*, entre otras, Fig. 1 E y F; tabla 1);

2. Simplificación por esterilidad de los nudos proximales de la HF y de las CoF: los primeros nudos en formarse no llegan a producir flores; así, las florescencias quedan constituidas por una región fértil apical y otra puramente vegetativa por debajo de ella (Fig. 1 B). En esta zona, en especial en las plantas arrosietadas, pueden diferenciarse una parte fotosintetizante superior y otra inferior con hojas escuamiformes (Fig. 1 E y F) a veces radicante. Todo lo dicho es especialmente notable p. ej. en *Calceolaria lanceolata* Cav. donde el eje principal y cada paracladio están organizados en segmentos bien diferenciados: uno florífero distal o florescencia (muchas veces reducida a un sólo

Fig. 1: Principales tipos y series morfológicas de las sinflorescencias de *Calceolaria*. A: Tipo básico, nótese la florescencia principal (HF) y varias coflorescencias (CoF, sólo dos representadas completamente y cuatro simbolizadas con flechas) de sendos paracladios (Pc) en la zona de enriquecimiento (BZ); las florescencias están representadas por tirso de tres nudos y con las cimas correspondientes. B: Empobrecimiento de las florescencias por esterilidad de los nudos proximales. C: como en B pero con truncamiento de la HF. E y F: Esterilidad nodal asimétrica en plantas arrosietadas. E: empobrecimiento de las florescencias por esterilidad de los nudos proximales. Zonación de los Pc en 3 regiones: escuamiforme basal, fotosintetizante intermedia y florífera apical; el hipopodio prolongado sirve como órgano de exposición. F: como E, pero con cimas reducidas a una sola flor; órgano de exposición formado además por el pedicelo. D: Reducción del número de nudos proximales de la HF y Pcs en plantas erguidas. G: como D pero en plantas arrosietadas. Sus entrenudos basales funcionan como órganos de exposición. Los asteriscos señalan el ápice de las florescencias (pseudodicotomías), y las flechas en las cimas indican su continuación mono- o dicasial; las flechas en el eje principal y el de los paracladios indican respectivamente la formación de paracladios de 1er. y 2o. orden. En cada cima, el círculo mayor representa a la flor frontal y el menor a la primaria. Abreviaturas: HF = florescencia principal, Pc = paracladios, BZ = zona paracladial, HZ = zona de inhibición, Pf = florescencia parcial, CoF = coflorescencia, GI = entrenudo basal.

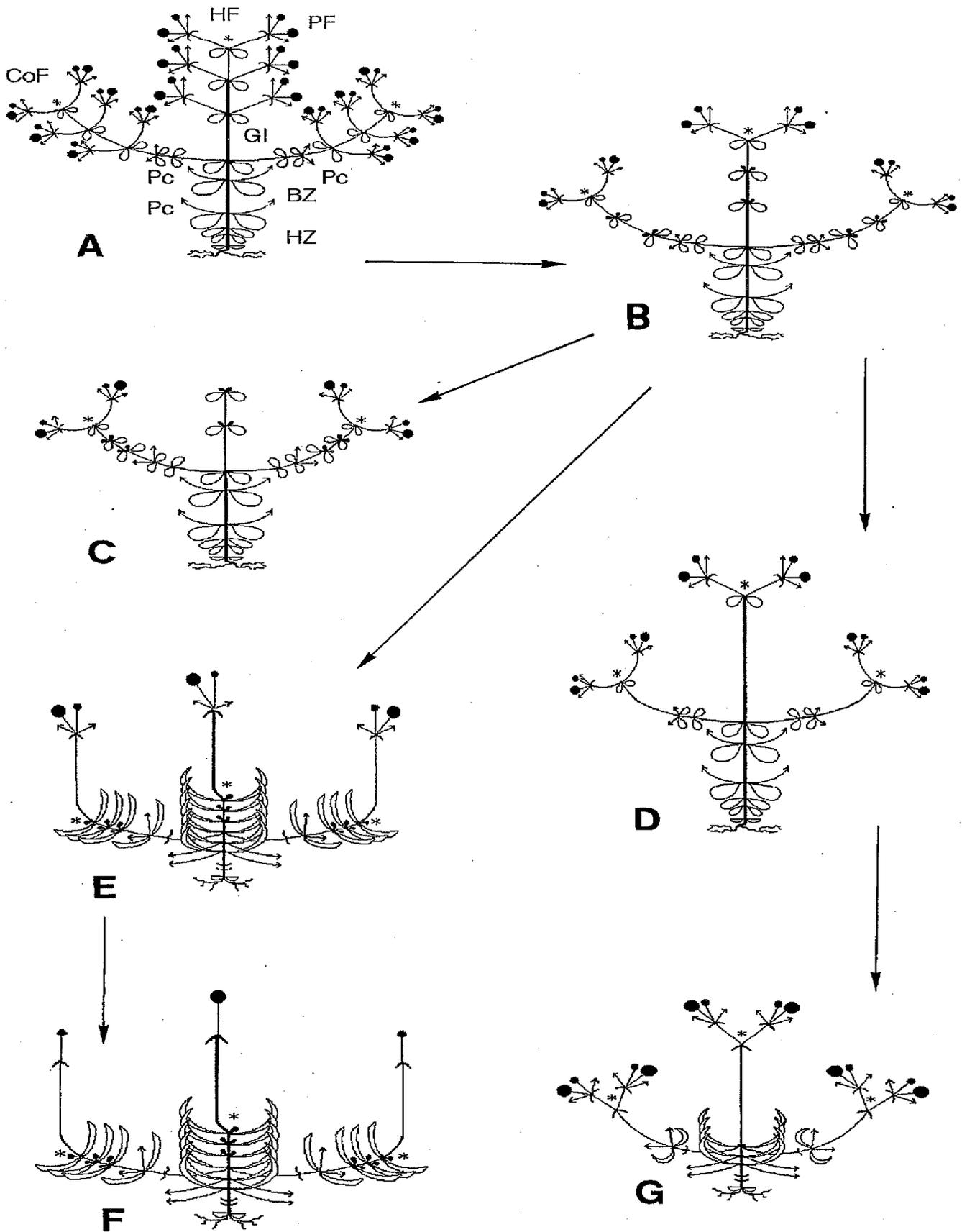


TABLA 1: MODIFICACIONES DEL PATRON BASICO

ESPECIES	empobre- cimiento HF y CoF	asime- tría nodal	Nº nudos florí- feros	Nº de flores por cima de HF y CoF	Figura
Subgénero Calceolaria					
sec. Calceolaria					
<i>C. chelidonoides</i>	+	+	1	00	2
<i>C. rivularis</i>	+	-	1	00	2
sec. Integerrimae					
<i>C. hypericina</i>	+	-(+)	1	2-00	1D
<i>C. pinifolia</i>	-	-	>ó=2	00	1A
<i>C. thyrsoflora</i>	-	-	3	00	1A
sec. Teucrifoliae					
<i>C. lossenii</i>	-	-	3	00	1A
<i>C. ruiz-pavonii</i>	-	-	3-4	00	1A
<i>C. teucroides</i>	-	-	3	00	1A
sec. Polyclada					
<i>C. polyclada</i>	+	-	1	00	1D
Subgénero Cheiloncos					
sec. Rugosae					
<i>C. integrifolia</i>	-	-	2	00	1A
<i>C. latifolia</i>	-	-	3	00	1A
<i>C. petiolaris</i>	-(+)	-	(1)-3	00	1A
<i>C. plecranthifolia</i>	-	-	3-00	00	1A
<i>C. polifolia</i>	+	-	2	00	1B
<i>C. robusta</i>	+	-	0	00	1C
<i>C. volckmanii</i> Phil.	+	-	1	00	1D
Subgénero Rosula					
sec. Bellidifoliae					
<i>C. brunellifolia</i>	+	+(-)	1	2	1E
<i>C. parviflora</i>	+	-	1	2-6	1G
<i>C. umbellata</i>	+	+	1	2-6	1E
sec. Kremastocheilos					
<i>C. biflora</i>	+	-	1	2-4	1G
<i>C. fothergillii</i>	+	+	1	1	1F
<i>C. lagunae-blancae</i>	-	+	>ó=2	2-ca.6	—
<i>C. lanceolata</i>	+	+	1	1	1F
<i>C. luxurians</i>	+	-	1	2-ca.12	1G
<i>C. mendocina</i>	+	+	1	1	1F
<i>C. pennellii</i>	+	+	1	1	1F
<i>C. polyrrhiza</i>	+	+	1	2-ca.6	1E
<i>C. prichardii</i> Cav.	+	-	1	1-2	1G
<i>C. uniflora</i>	+	+(-)	1	1	1F
sec. Corymbosae					
<i>C. crenatiflora</i>	+	-	1	2-ca.12	1G
<i>C. filicaulis</i>	+	-	1	2-ca.6	1G
<i>C. germainii</i>	+	-	0	00	1C
<i>C. mollissima</i>	+	-	1	ca.12	1G
<i>C. tenella</i>	+	-	1	2	1G
Incertae sedis					
<i>C. foliosa</i>	+	-	0	00	1C

nudo), otro intermedio fotosintetizante y por fin uno basal estéril y no fotosintetizante, por lo común con raíces adventicias. Si además los entrenudos del eje principal y de los paracladios se acortan, se forma una roseta, en cuyo caso el segmento basal es comúnmente subterráneo y siempre radicante. En algunas especies ciertos paracladios pueden tener un crecimiento vegetativo muy prolongado e incluso pueden no formar una CoF.

3. Simplificación por reducción en el número de nudos de la HF y CoF: el eje de las florescencias puede quedar reducido a un solo nudo y al entrenudo basal (GI) (Fig. 1 D y G), como en *C. filicaulis* entre otras (ver Tabla 1).

B. Empobrecimiento de las florescencias parciales

Las cimas pueden a su vez simplificar su estructura hasta quedar restringidas a una sola flor (ej. *C. uniflora*, *C. fothergillii* Aiton, entre otras, Fig. 1 F).

Un caso especial de reducción de las cimas se presenta en las dos especies aquí estudiadas de la sec. *Calceolaria* (*C. chelidonoides* y *C. rivularis*; fig. 2). En estos casos, tanto el desarrollo reproductivo como vegetativo se concentra en la HF. Las florescencias parciales son frondosas y con escaso desarrollo de la zona paracladial; la particularidad de sus cimas reside en un desigual desarrollo de las dos yemas a ambos lados del complejo bifloro terminal. Así, una de las yemas tiene un crecimiento más vigoroso de modo que llega a desplazar al complejo bifloro del que nace a una posición pseudolateral. La yema opuesta se limita a producir unas pocas flores o queda en estado primordial. Este favorecimiento unilateral de la cima va acompañado también de la producción de yemas accesorias filóscopas (dispuestas entre la rama y su hoja tectriz) en la rama más favorecida. A su vez, la mencionada inhibición complementaria en el lado opuesto de la cima puede afectar, además del desarrollo de las yemas, a una de las dos flores del complejo apical. Un patrón semejante fue descrito por Anderson & Molau (1980) para *C. tripartita* perteneciente a la misma sección.

C. Truncamiento y proliferación

En algunas especies se ha registrado una reducción de la florescencia principal (HF) (ej. *C. germainii* Witt.) hasta su completo truncamiento como en *C. robusta* (Fig. 1 C). Si el eje principal continúa con crecimiento vegetativo sin llegar nun-

ca a producir una florescencia principal se presenta la proliferación como en *C. foliosa* Phil. En esta especie puede haber incluso truncamiento de los paracladios de 1er. orden de modo que recién son floríferos los paracladios de orden superior. Troll (1965) había considerado a las sinflorescencias de *C. chelidonoides* como un caso de truncamiento, pero se corrige luego en 1967, considerándolas como una forma fuertemente empobrecida ("Hungerform").

III. Exposición de las flores

La exposición de las flores puede adjudicarse al mayor desarrollo de diferentes estructuras (tabla 2):

1. Entrenudos de la zona paracladial elongados. En plantas erguidas, no arrosietadas ellos están muchas veces bastante desarrollados de modo que la HF y las CoF son exertas. Ello ocurre p. ej. en *C. teucroides* y *C. lossenii* (fig. 1 A), mientras que en *C. rivularis* Kränz. y *C. chelidonoides* (fig. 2), los entrenudos basales de las cimas están elongados elevando las flores aún más.

2. Entrenudos de la florescencia principal elongados (fig. 1 D y G). Troll (1964) denomina al vástago así formado como "G-Schaft" (predominancia del GI). Puede ocurrir que el entrenudo favorecido sea sólo el último del eje, previo a la pseudodicotomía (especialmente notable en *C. filicaulis*) mientras que los entrenudos inferiores son más breves.

3. Entrenudo basal de la cima elongado, es decir el 1er. entrenudo de la PF o hipopodio está más desarrollado, quedando así expuesta una PF completa (Fig. 1 E). Esto ocurre en varias especies (tabla 2) entre las que se destaca *C. luxurians*. El último entrenudo del pedicelo floral (epipodio) puede estar más desarrollado, de modo que las flores individuales quedan expuestas como puede verse en diversos representantes de la sección *Kremastocheilos*. Este fenómeno puede sumarse, especialmente cuando las cimas están reducidas a una sola flor, al mayor desarrollo hipopodio (Fig. 1 F).

El tipo básico de sinflorescencia en el género es entonces el de una sinflorescencia politélica cuya florescencia principal y coflorescencias desarrollan una estructura correspondiente a un tirso. Como ya lo expusieran Anderson & Molau (1980) para las especies principalmente septentrionales, este pa-

TABLA 2: EXPOSICION DE LAS FLORES

ESPECIES	Paracladios	GI	hipopodio	epipodio
Subgénero Calceolaria				
sec. Calceolaria				
<i>C. chelidonoides</i>	+	-	+	-
<i>C. rivularis</i>	+	-	+	-
sec. Integerrimae				
<i>C. hypericina</i>	+	-	-	-
<i>C. pinifolia</i>	-	+	+	-
<i>C. thyrsoiflora</i>	+	+	-	-
sec. Teucrifoliae				
<i>C. lossenii</i>	+	-	-	-
<i>C. ruiz-pavonii</i>	+	+	-	-
<i>C. teucroides</i>	+	-	-	-
sec. Polyclada				
<i>C. polyclada</i>	+	-	-	-
Subgénero Cheiloncos				
sec. Rugosae				
<i>C. integrifolia</i>	-	+	-	-
<i>C. latifolia</i>	-	-	+	-
<i>C. petiolaris</i>	+	-	+	-
<i>C. plecranthifolia</i>	+	-	-	-
<i>C. polifolia</i>	+	-	+	-
<i>C. robusta</i>	-	-	+	-
<i>C. volckmanii</i> Phil.	-	+	+	-
Subgénero Rosula				
sec. Bellidifoliae				
<i>C. brunellifolia</i>	-	-	+	-
<i>C. parviflora</i>	-	-	+	-
<i>C. umbellata</i>	-	-	+	-
sec. Kremastocheilos				
<i>C. biflora</i>	-	-	+	-
<i>C. fothergillii</i>	-	-	-	+
<i>C. lagunae-blancae</i>	-	-	+	-
<i>C. lanceolata</i>	-	-	-	+
<i>C. luxurians</i>	-	-	+	-
<i>C. mendocina</i>	-	-	+	-
<i>C. pennellii</i>	-	-	-	+
<i>C. polyrrhiza</i>	-	-	+	-
<i>C. prichardii</i> Cav.	-	-	+	+
<i>C. uniflora</i>	-	-	+	+
sec. Corymbosae				
<i>C. crenatiflora</i>	-	+	+	-
<i>C. filicaulis</i>	-	+	+	-
<i>C. germainii</i>	+	-	-	-
<i>C. mollissima</i>	-	+	+	-
<i>C. tenella</i>	-	+	+	-
Incertae sedis				
<i>C. foliosa</i>	+	-	-	-

trón básico muestra inflorescencias muy desarrolladas con un alto número de cimas y numerosas flores por cima. Según estos autores la inflorescencia presente en *C. crenata* Lam. y *C. rosmarinifolia* Lam. de la sec. *Thamnobia* sería el tipo original del que teóricamente se habrían derivado otras variantes. En el presente estudio el patrón básico caracteriza a las especies de la sec. *Rugosae*, puesto en evidencia especialmente en *C. plectranthifolia*, que cuenta con 3 a 5 nudos floríferos en las florescencias HF y CoF y 8 a 20 flores por cima. En esta especie herbácea anual pronto se agota el crecimiento del eje principal con la producción de una floribunda HF. La BZ, en tanto, se restringe a un solo nudo con Pcs o ésta falta por completo.

Según Molau (1988) y Grau (com. pers.), se habría producido una divergencia temprana en la filogenia de *Calceolaria* con la formación de 2 grupos de Secciones. Por un lado un grupo septentrional caracterizado por el subgénero *Calceolaria* y con la sección *Polyclada* como la más ancestral (Molau, 1988) y otro grupo austral con los subgéneros *Rosula* y *Cheiloncos*. De acuerdo a lo observado en el presente estudio, la sec. *Rugosae* (subgénero *Cheiloncos*) parecería estar más próxima al tronco ancestral debido al tipo de sinflorescencia. Además, caracterizan a esta sección la presencia de estambres con filamentos extraordinariamente largos (como es la normalidad en la familia) y un nivel de ploidía básico, ya que *C. plectranthifolia*, y aparentemente toda la sección, poseería una dotación cromosómica diploide (la mayoría de las secciones del género, en cambio, son tetra- u octoploides; Molau, 1988). Por esta combinación de caracteres primitivos, quizás deba reconsiderarse la sugerencia de Molau (1988) según la cual este tipo de estambres característico de *Rugosae* sería derivado.

Las tendencias reductivas de las inflorescencias (empobrecimiento de HF y CoF, por esterilidad nodal asimétrica, y reducción del número de nudos por florescencia y número de flores por cima) se acentúan en las secciones *Bellidifoliae*, *Kremastocheilos* y *Corymbosae* (todas pertenecientes al subgénero *Rosula*, exclusivamente austral) ello va asociado a la formación de rosetas. Aparentemente la esterilidad nodal asimétrica se correlaciona con el desarrollo horizontal de los vástagos, como es común en las especies arrosetadas perennes. Casos

extremos de reducción de la inflorescencia a una única flor se observa en *C. uniflora*, *C. fothergillii*, *C. lanceolata*, *C. pennellii* Descl. et Bors. y *C. mendocina* Phil.

Casos concretos de proliferación y truncamiento son evidentes como eventos aislados e independientes en *C. foliosa* (Incertae sedis), *C. germainii* (sec. *Corymbosae*) y *C. robusta* (sec. *Rugosae*). Anderson & Molau (1980) se refieren a la presencia de "inflorescencias intercalares" que caracteriza a *Perfoliatae* (Molau, 1988), sección a la cual ninguna de las especies anteriores pertenece, y que coincide con lo que aquí se describe como proliferación para *C. foliosa*.

CONCLUSIONES

Del análisis de las sinflorescencias realizado en estas 35 especies se puede concluir lo siguiente:

- Las sinflorescencias en *Calceolaria* son politélicas cuyas florescencias (HF y CoF) están organizadas como tirso.

- En las especies australes del género el tipo básico está representado por entidades de la sec. *Rugosae* donde las florescencias tienen elevado número de cimas y numerosas flores por cima.

- Las tendencias reductivas consisten en: reducción de la HF y CoF por esterilidad nodal asimétrica, esterilidad de algunos nudos o reducción del número de los mismos en la HF y CoF y reducción del número de flores por cima hasta llegar al caso de presentar una sola flor por florescencia.

- Las tendencias reductivas se acentúan en las especies de distribución más austral pertenecientes a las sec. *Bellidifoliae*, *Kremastocheilos* y *Corymbosae*, asociadas a un hábito arrosetado.

- Casos de proliferación y truncamiento ocurren en forma aislada e independiente en varias secciones.

- Las estructuras de exposición de las flores presentan también variaciones. Los arbustos o subarbustos (pertenecientes principalmente al subgénero *Calceolaria*) se caracterizan por un desarrollo paracladial que eleva la zona florífera dejándola más expuesta. Las arrosetadas, en cambio, se valen sobre todo del mayor desarrollo del hipo- y/o epipodio para exponer sus flores, a veces también por el mayor desarrollo del entrenudo basal. Diferentes combinaciones de los mecanismos de exposición se presentan en todas las secciones.

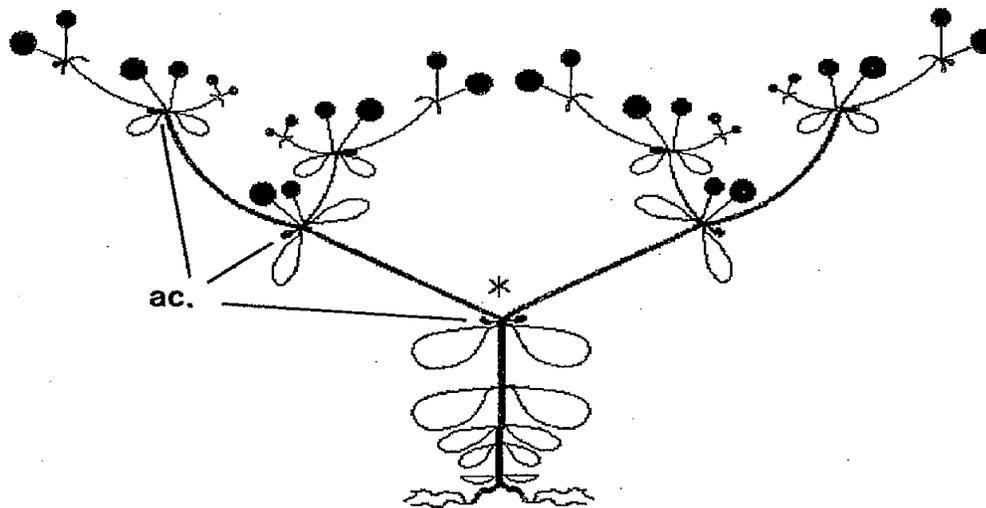


Fig. 2: Desarrollo desigual de las dos yemas a ambos lados del complejo bifloro. La cima más vigorosa desplaza a éste a una posición pseudoterminal y lleva, en forma adicional, una yema accesoria filósopa. En cada cima, el círculo mayor representa a la flor frontal y el menor a la primaria. Abreviatura: ac = yema accesoria.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Emil Di Fulvio (IMBIV, Córdoba) y al Dr. Raúl Pozner (IBODA, San Isidro) por la lectura crítica del manuscrito, al Sr. Ricardo Münch y al Dr. Alfredo Cocucci por las sugerencias en la diagramación de las figuras. Se contó para este estudio con apoyo económico de CONICOR.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, L. & Molau, U. 1980. The inflorescence of *Calceolaria*. *Bot. Not.* 133: 21-32.
- Bravais, L. & Bravais, A. 1837. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Ann. Sci. Nat. (Paris)*. 7: 291-348.
- Descole, H. & Borsini, O. 1954. Scrophulariaceae. En Descole, H. (ed.) *Genera et Species Plantarum Argentinae*. VI, pp. 1-167, Guillermo Kraft, Tucumán.
- Goebel, K. 1931. *Organographie der Pflanzen, Parte 3. Blütenbildung und Sproßgestaltung*. Jena.
- Hartl, D. 1965. *Scrophulariaceae*. In: Hegi, G. (ed.) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 2. Aufl. Bd. VI/1, pp. 1-470, Verlag Paul Parey, München.
- Irmscher, E. 1959. Über Blüten- und Blütenstandsvarianten bei *Saintpaulia ionantha* Wendl. (*Gesneriaceae*) und die morphologische Valenz der Vorblüten. *Flora*. 148: 179-202.
- Molau, U. 1978. The genus *Calceolaria* in NW South America I. Taxonomic characters and generic subdivision. *Fasciculata*, a new Section. *Bot. Not.* 131: 219-227.
- Molau, U. 1988. *Flora Neotropica*. Monografía 47. *Scrophulariaceae*. Part I. *Calceolarieae*, pp. 1-326. N.Y. Bot. Gard, Bronx.
- Muth, F. 1899. Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüte. *Beitr. z. Wiss. Bot.* 3: 248-289.
- Schumann, K. 1890. *Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß*. Leipzig.
- Troll, W. 1964. *Die Infloreszenzen*. Bd. I, pp. 1-615, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- _____. 1967. Bericht der Kommission für Biologische Forschung. *Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1966: 115-132.
- _____. 1975. Bericht der Kommission für Biologische Forschung. *Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1974: 128-142.
- _____. 1976. Bericht der Kommission für Biologische Forschung. *Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1975: 90-101.

- _____. 1977. Bericht der Kommission für Biologische Forschung. *Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1976: 78-86.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und Ölsammelnde Bienen. *Akad. Wiss. u. Lit. Abh. math. naturwiss. Kl. 7*: 285-547.
- Weber, A. 1973. Die Struktur der Paarblütigen Partialfloreszenzen der Gesneriaceen und bestimmter Scrophulariaceen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 49: 429-460.
- Weberling, F. 1965. Typology of Inflorescens. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 59: 215-221.
- Wydler, H. 1851. Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. *Flora* 34: 401-412.

Original recibido el 14 de diciembre de 1995; aceptado el 22 de mayo de 1996.