

ESTUDIO MORFOLÓGICO Y ANATÓMICO DE LOS ELEÓFOROS PEDICELADOS DE *DINEMANDRA ERICOIDES*, MALPIGIÁCEA ENDÉMICA DEL DESIERTO DE ATACAMA, CHILE

ANDREA A. COCUCCI¹, ANDREA M. HOLGADO² Y ANA M. ANTON¹

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

ABSTRACT: Cocucci, A. A., Holgado, A. M. and Anton, A. M. 1996. Morphology and anatomy of the stalked elaiophores of *Dinemandra ericoides*, an endemic Malpighiaceae of the Atacama desert, Chile. *Darwiniana* 34(1-4): 183-192.

Calix glands were studied in the Atacama endemic *Dinemandra ericoides* Adr.Juss.(Malpighiaceae). Their anatomy and development are described for the first time. These oil-secreting glands (elaiophores) are anatomically different to other calix elaiophores known in the family and to other flower glands in the same species. The calix glands lack a preformed pores for oil release. The oil has to be exposed actively by the pollinator by the breakage of the cuticle. Form and position of the elaiophores are correlated to the mode of oil collection by species of *Centris*. The elaiophore of *Dinemandra* is compared in its anatomy to floral and extrafloral glands known in other members of the family.

INTRODUCCIÓN

Dinemandra es un género monotípico de la subfamilia Gaudichaudioideae (subtribu Mascaggiinae) y endémico del desierto de Atacama (Chile). Las poblaciones de *D. ericoides* Adr. Juss. son difíciles de encontrar por lo que pocos han sido afortunados en coleccionar esta especie (Simpson, 1989). Como miembro andino xerofítico de Malpighiaceae y por poseer una estructura floral peculiar en la familia, su biología floral reviste particular interés.

Ya que por mucho tiempo las únicas recompensas florales tradicionalmente estudiadas han sido el néctar y el polen, se ha visto postergado el entendimiento de un sector amplio de la biología de los mutualismos entre flores y abejas. En efecto, hoy se sabe que las flores ofrecen una diversidad de productos incluyendo, además de los ya mencionados, aceites fijos, esencias volátiles y sustancias resinosas (Simpson & Neff, 1981).

En 1969 Vogel anunció, y en 1974 demostró,

que miembros de las familias Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae y Scrophulariaceae poseen órganos altamente especializados secretores de aceites, a los que llamó "eleóforos", cuya secreción está destinada a recompensar a los polinizadores. A estas familias se sumaron géneros de Cucurbitaceae, Melastomataceae, Solanaceae y Primulaceae (Buchmann, 1987; Simpson & Neff, 1981; Vogel, 1976, 1988, 1990b).

Las flores secretoras de aceites son visitadas y polinizadas por abejas silvestres provistas de estructuras especializadas para recoger tal sustancia. Estas pertenecen a géneros de Anthophoridae de las tribus Centridini (*Centris*, *Epicharis*); Exomalopsini (*Lanthanomelissa*, *Tapinotaspis*, *Chalepogenus*, *Monoeca* y *Paratetrapedia*) y Tetrapedini (*Tetrapedia*). Tales abejas usan los aceites junto con el polen para la alimentación larval, y puro para revestimiento e impermeabilización de las celdas (Vogel, 1988).

La familia Malpighiaceae está ampliamente distribuida sobre todo en regiones tropicales y subtropicales del Hemisferio Sur, y comprende unas 1100 especies en todo el mundo. En cuanto a sus flores, una de las características típicas y de importancia biológica es la presencia de glándulas

¹Miembro de la Carrera del Investigador Científico (CONICET).

²Actualmente en Instituto Mercedes y Martín Ferreyra, Córdoba.

epiteliales en los sépalos. Por otra parte se conoce, en los materiales hasta ahora estudiados, que en las especies del Viejo Mundo estas glándulas secretan néctar de carácter extranupcial, mientras que las del Nuevo Mundo liberan aceites que sirven de recompensa a las abejas polinizadoras. Este fenómeno ha suscitado gran interés, pues permitió hacer profundas inferencias sobre la filogenia de la familia y arrojar luz sobre la coevolución con sus polinizadores (Taylor & Crepet, 1987; Vogel, 1990a).

Si bien las especies de *Dinemandra* y del vecino género *Dinemagonum* se conocen en aspectos de su polinización por un ilustrativo trabajo reciente (Simpson, 1989), la estructura de sus glándulas secretoras de aceites es un aspecto relacionado con la biología floral, que ha disfrutado de poco interés en familia en general y que apenas fue considerado en *Dinemandra*. Por tal motivo se presenta aquí un estudio de la estructura de las glándulas calicinales de *Dinemandra ericoides* teniendo en cuenta sus caracteres morfológicos, anatómicos y su desarrollo. Además se analizan las glándulas corolinas y del androceo. Estos datos se complementan con observaciones sobre la polinización en poblaciones naturales.

MATERIAL Y MÉTODO

El presente estudio se realizó con material conservado en FAA de *Dinemandra ericoides* cuyos datos son: Chile, Atacama, Qda. de San Andrés, Pta. El Salto, A. A. Cocucci & A. N. Sérsic 371, 26-I-1989 (CORD).

Se realizaron secciones microtómicas seriadas transversales de flores incluidas en parafina según las técnicas habituales (Johansen, 1940), variando su espesor entre 12 y 18 μm . Se practicó la triple coloración con azul astral-safranina-auramina (Maáčz y Vágás, 1961). También se diafanizaron cálices completos con sus apéndices glandulares según la técnica de Fuchs (Gerlach, 1984).

Las fotomicrografías electrónicas fueron obtenidas con un microscopio de barrido (MEB) Cambridge Mark II A. La deshidratación previa al secado con el método del punto crítico se realizó con dimetoximetano según Gerstberger y Leins (1978). Las muestras se montaron en tacos de alumninio y recibieron un baño de oro.

En el sitio de recolección se dedicaron 5 horas

continuadas a la observación de visitantes.

La presencia de aceites florales se comprobó *in situ* poniendo las glándulas en contacto con papel de armar cigarrillos y determinando si las manchas dejadas persistían.

OBSERVACIONES

Morfología Floral

La flor es perfecta, cíclica y muestra simetría zigomorfa (fig. 1 A) con respecto a un eje oblicuo, es decir no coincidente con el eje medial de la flor, sino que desplazado en 1/10 de circunferencia respecto del mismo (fig. 4 A).

Existe un patrón morfológico dorsiventral que afecta de manera distinta a cada verticilo que se considere; ya que está favorecido el desarrollo de las piezas dorsales (cáliz, corola y gineceo) o las ventrales (androceo).

Cada verticilo presenta las características siguientes:

Cáliz

El cáliz, que es de piezas libres y pentámero, se compone de dos sépalos dorsales (4 y 2), vecinos al pétalo mediano o estandarte, los laterales (1 y 5) y uno ventral (3) (fig. 4 A). Los eleóforos nacen en la base de la cara abaxial de cuatro de los cinco sépalos (figs. 1 B; 2 A; 4 A): los dorsales son los únicos en desarrollar dos glándulas cada uno. En los laterales, de las potenciales dos glándulas abortan las vecinas al sépalo ventral, mientras que las funcionales se disponen hacia el dorso de la flor (figs. 2 A, D; 4 A). El sépalo ventral carece de glándulas desarrolladas (figs. 2 A, D; 4 A). Cada glándula consta de un pedicelo de ± 2 mm de longitud y una expansión apical cóncava (figs. 1 D, 2 A-C; 4 A). Los eleóforos de sépalos vecinos están fusionados de a pares del siguiente modo (figs. 1 D, 2 A): Un par dorsal integrado por las glándulas de las piezas 4 y 2; dos pares laterales de las piezas 1 y 4 ó 2 y 5. Existen además, rudimentos de dos glándulas abortadas cada uno provenientes de las piezas 3 y 1 ó 3 y 5 (figs. 2 A, D). Es decir, se trata de seis glándulas pediceladas individuales repartidas entre los dos sépalos dorsales enteros y dos medios sépalos laterales. El sépalo ventral carece de eleóforos.

En cálices completos diafanizados, se observa que las glándulas fusionadas de a pares son

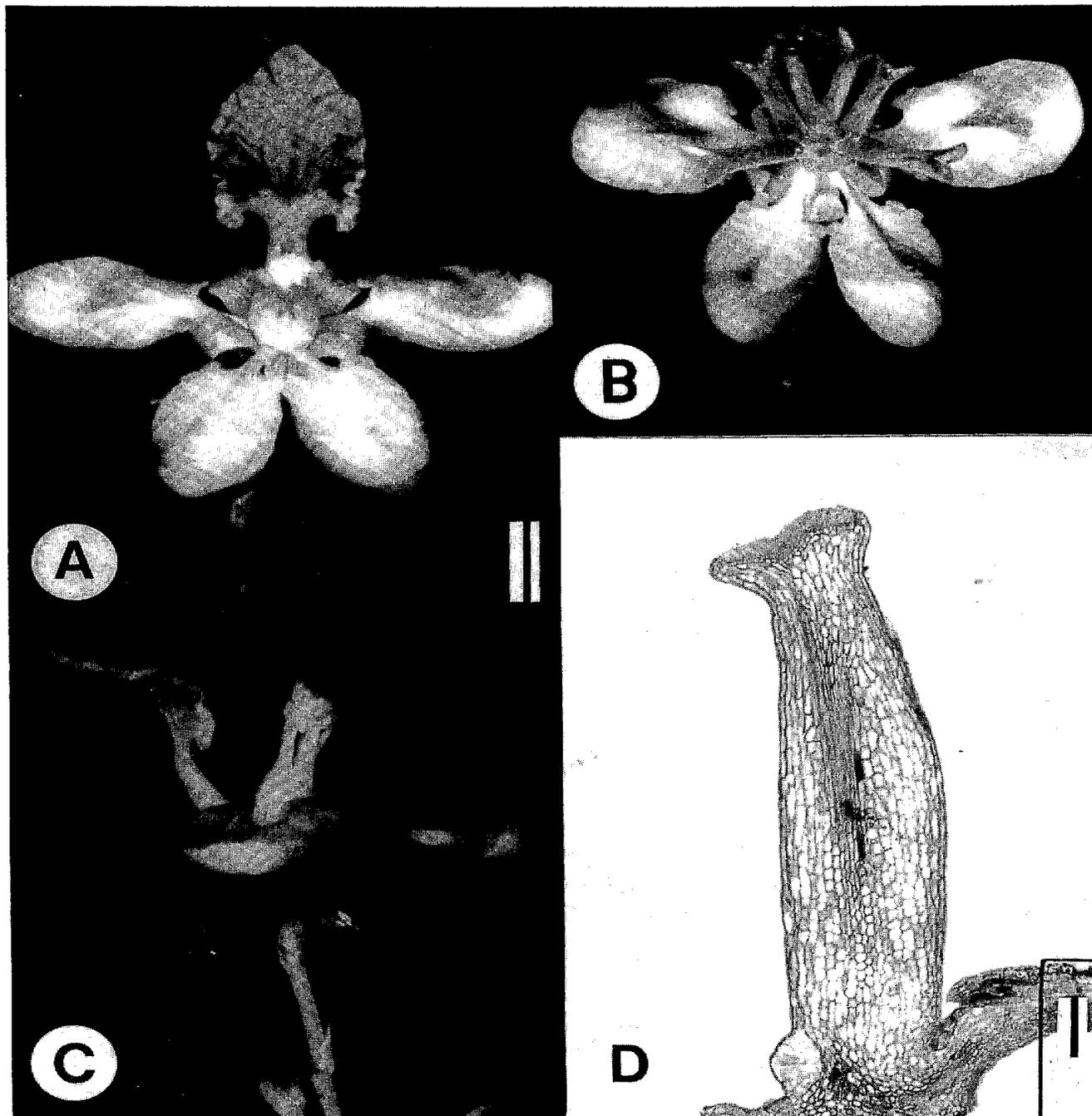


Fig. 1.- Flor de *Dinemandra ericoides*. A: Vista superior. B: Vista desde abajo; nótese las 6 glándulas calcinales pediceladas. C: Vista lateral. D: Corte longitudinal por una de las glándulas calcinales. Escalas: A-C = 2 mm; D = 200 μ m.

inervadas separadamente por hacecillos provenientes de sus sépalos respectivos. Los que inervan el par de glándulas fusionadas, se aproximan en la zona de fusión pero no se unen. Los hacecillos de los eleóforos pertenecientes a un mismo sépalo, en tanto, son inervados a partir del mismo haz princi-

pal. En los sépalos laterales, donde encontramos un eleóforo bien desarrollado y uno abortivo, los hacecillos se continúan por el único eleóforo existente.

En el estado de pimpollo joven los glándulas se encuentran orientadas hacia el ápice de la flor por

curvatura de su pedicelo (fig. 2 C). En pimpollos mayores y en flores abiertas, las glándulas tienen los pedicelos rectos y se dirigen hacia la base de la flor, formando un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al pedicelo (figs. 1 C, 2 B).

Corola

La corola es pentámera con pétalos libres y unguiculados, y muestra dorsiventralidad marcada, puesto que la pieza mediana, dorsal o estandarte es muy diferente de los restantes por su mayor robustez, forma y tamaño (figs. 1 A, 4 B). En todos los pétalos, el limbo posee glándulas localizadas en el margen. En el estandarte se hallan generalmente en grupos de 5 a 7 a ambos lados del unguículo y entre 1 y 3 en los pétalos restantes. Los pétalos laterales son asimétricos en su forma y presentan mayor desarrollo glandular en su mitad dorsal (figs. 1 B, 4 B). El pétalo ventral presenta glándulas menores. Es evidente así un favoreci-

miento en el desarrollo de las piezas dorsales de la corola.

Androceo

El androceo es obdiplostémono y está formado por dos ciclos de estambres unidos en la base en un único anillo. El ciclo opositisépalo posee 3 estambres fértiles ventrales y 2 estaminodios dispuestos hacia dorsal (fig. 4 A). El ciclo alternisépalo presenta 5 pequeños estaminodios. Las anteras son dorsifijas e introrsas. En los estambres fértiles, los filamentos son cortos y anchos y las anteras presentan prominentes glándulas conectivales; los estaminodios, muy reducidos, se asemejan a "aurículas" de los estambres mayores.

Al revés de lo observado en el cáliz y la corola, aquí son las piezas ventrales las más favorecidas en el desarrollo, mientras que el patrón reductivo actúa sobre piezas dorsales.

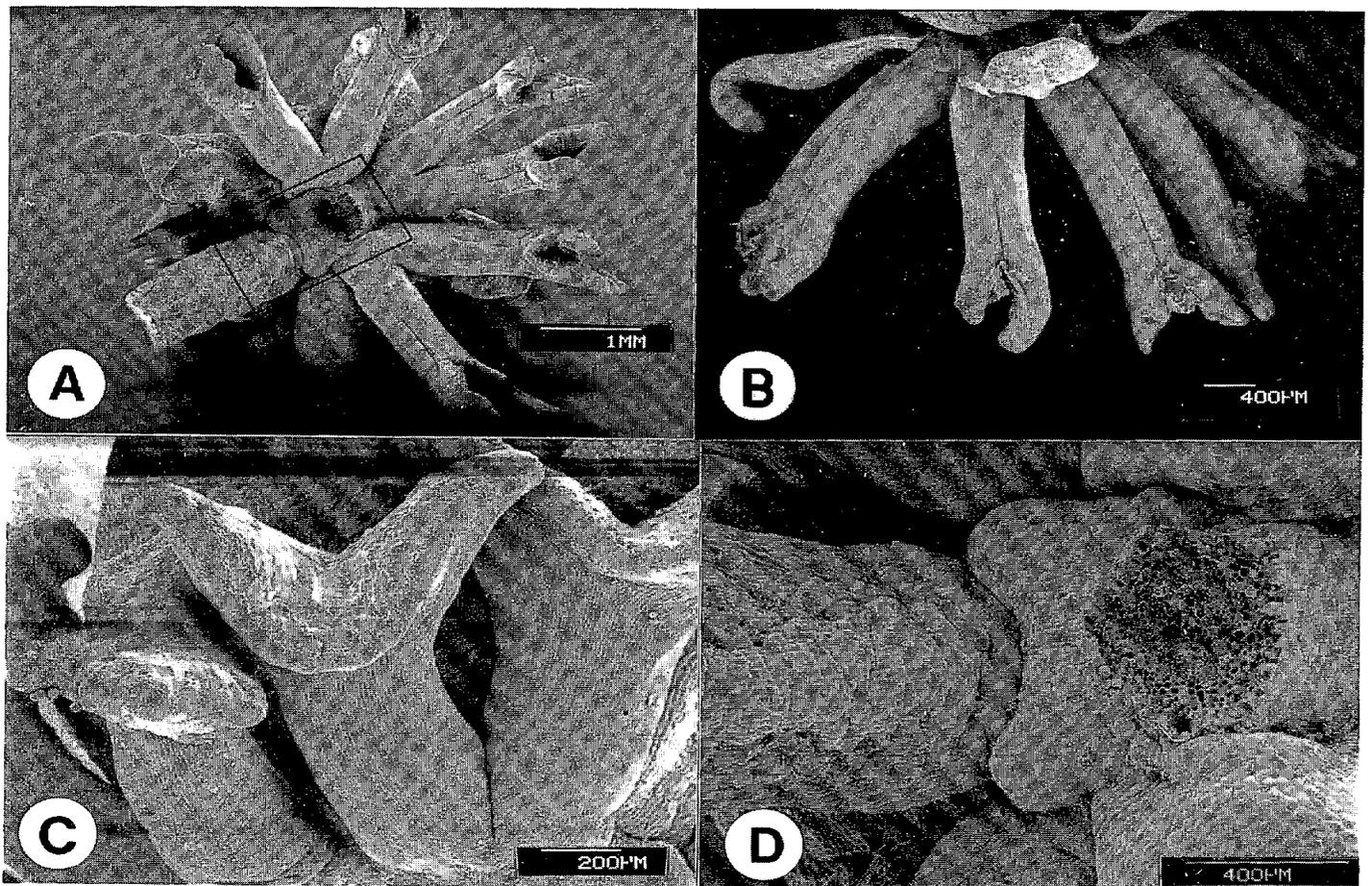


Fig. 2.- Glándulas calicinales de *Dinemandra ericoides*. A: Vista desde abajo del cáliz completo, mostrando 3 pares de eleóforos y 2 glándulas abortivas (dentro del recuadro). B: Vista lateral del cáliz completo en una flor, cuyos eleóforos fueron explotados por abejas. C: Vista lateral de 3 glándulas pediceladas de una flor en estado de pimpollo. D: Parte basal del sépalo mediano mostrando rudimentos de dos glándulas.

Gineceo

Está formado por 3 carpelos; el ovario es súpero y termina en tres estilos delgados con estigmas subterminales. Si bien es el ciclo menos afectado por el gradiente dorsiventral, aquí existe nuevamente, aunque leve, un mayor desarrollo de las piezas dorsales. Esto se observa en el desarrollo de los estilos, puesto que los 2 estilos dorsales presentan un diámetro mayor en sección transversal que el ventral.

Anatomía de las glándulas

El tejido secretor de las glándulas florales de *Dinemandra* es de naturaleza epitelial, y según pertenezcan al cáliz, a la corola o al androceo, presentan características distintas, que se detallan a continuación.

Cáliz

Caracteres generales: El epitelio secretor se ubica en la concavidad apical de los apéndices pedicelados (figs. 2 A-C). Sobre un parénquima de células isodiamétricas vacuoladas y taniníferas (coloración con safranina) yacen las células epidérmicas (fig. 3 A), que son casi cilíndricas con abundante citoplasma y vacúolos. Las paredes periclinales internas y las anticlinales son delgadas. La pared periclinal externa, en tanto, tienen al menos antes de la madurez completa, una cutícula delgada y una capa celulósica de gran espesor (figs. 3 A, C).

Cambios anatómicos durante el desarrollo: En el estado de pimpollo, en flores donde las glándulas se hallan bien diferenciadas pero aún no han completado su crecimiento (figs. 3 A, C, F), las células epidérmicas miden de 46,7 a 53,3 μm de altura por 5,3 a 6,6 μm de ancho y poseen un núcleo, que se ubica a una altura media en el lumen y mide 3,3 a 5,3 μm de diám. Cada lumen celular está rodeado lateralmente (paredes anticlinales) y en las cúspides (pared periclinal externa) por una capa de la pared que se tiñe con azul astral (sustancias pécticas o mucosustancias) y que es muy tenue (menos de 1 μm) y apenas más gruesa en las cúspides (ca. 1,3 μm). Mientras las paredes anticlinales se reducen al mencionado espesor, las periclinales externas son muy gruesas (fig. 3 C). Las últimas constan, además de dicha capa péctica, de una porción no cutinizada y, en este estado, no afín al azul astral, que llega a los 12 μm de espesor. Por encima de la parte no cutinizada existe una cutícula de

aprox. 0,3 μm de espesor.

Durante el desarrollo subsiguiente ocurre un desprendimiento de las paredes anticlinales y periclinal externa, siguiendo la capa teñida de azul astral. De esta manera, las células vecinas se desvinculan entre sí y se desprende la parte gruesa no coloreada de la pared periclinal externa. Seguidamente en el ulterior desarrollo, la última se desintegra dando lugar a una masa amorfa que, entonces, sí se tiñe con azul astral (fig. 3 D) y pone en evidencia una estratificación horizontal. Probablemente se trata de los productos de descomposición de la gruesa capa original. Antes de comenzar la anthesis también esta masa desaparece casi en su totalidad.

En el estado preantésico y cuando la flor está ya abierta (figs. 3 E, G), el epitelio se halla completamente diferenciado y en condiciones de ofrecer aceites. Consta de una epidermis cuyas células han crecido en altura ($72,0 \pm 4,9 \mu\text{m}$) y en ancho sólo en la base (ca. 14 μm). Estas han permanecido angostas a una altura media ($6,5 \pm 0,8 \mu\text{m}$) y se hallan nuevamente más ensanchadas en las cúspides. El núcleo ocupa ahora una posición basal y no aumentó su diámetro ya que mide $4,8 \pm 0,7 \mu\text{m}$. Cada célula se encuentra anclada al estrato subepidérmico y lateralmente en su base a las células vecinas. Ya que se hallan desvinculadas en más del 90% de su longitud, las células tienen el aspecto de vellosidades y la epidermis se muestra como un denso "césped". La cutícula apenas se reconoce bien separada de las células por tenues restos del componente afín al azul astral aún adheridos a su superficie interna.

En cuanto al almacenamiento y liberación de la secreción, se observa que por desaparición de los componentes no cutinizados de la pared, gradualmente se insinúa un espacio subcuticular (fig. 3 C) en el que se acumula temporariamente el aceite secretado. La secreción se produce probablemente a través de los flancos de la célula epidérmica. No se puede descartar que mucosustancias provenientes de la descomposición de la pared sean liberadas junto con los aceites.

En flores visitadas la cutícula se encuentra rasgada irregularmente, y tanto en preparaciones totales (fig. 2 B) como en cortes sólo es posible observar restos desprendidos sobre la porción apical del eleóforo.

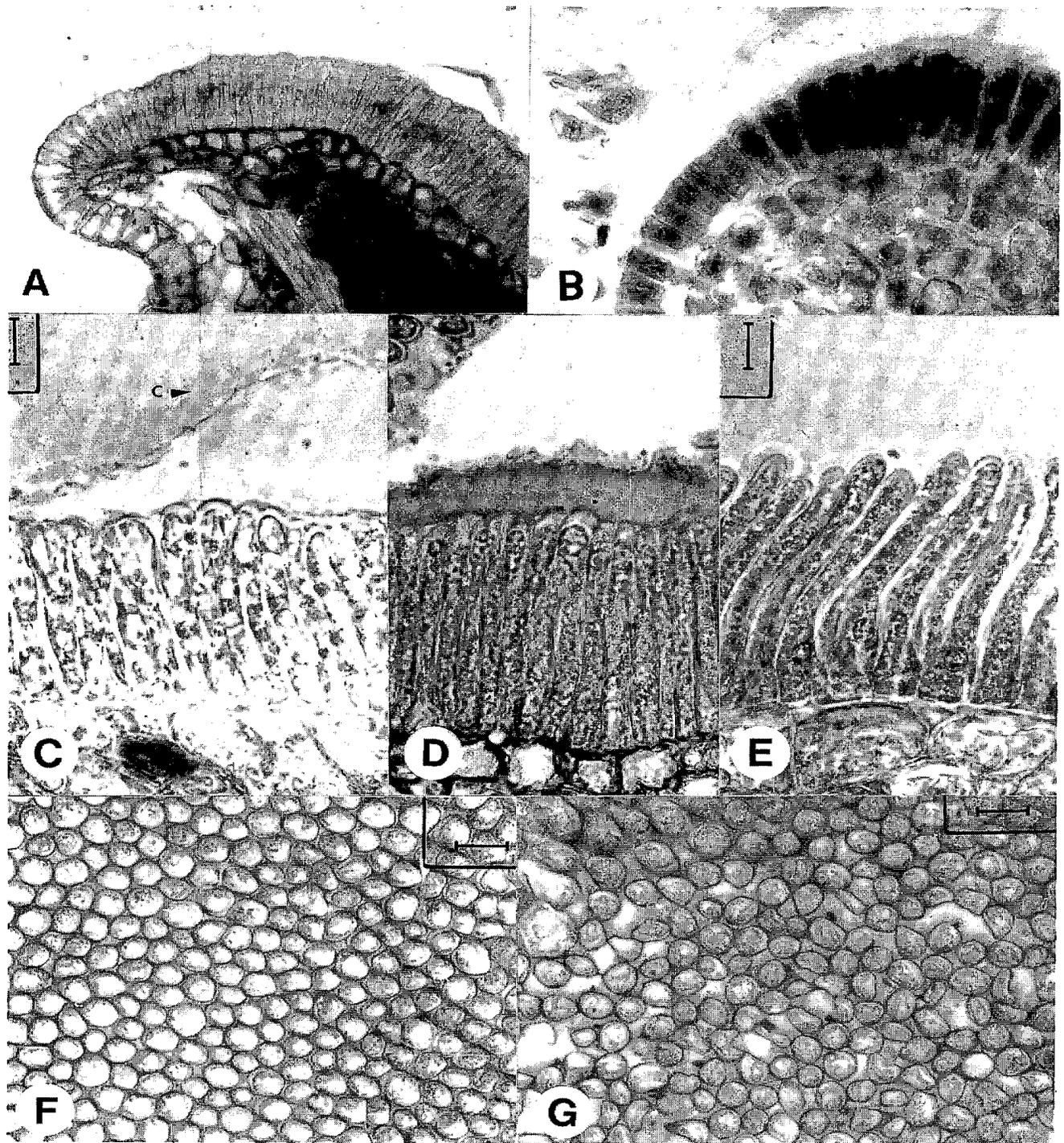


Fig. 3.- Caracteres anatómicos y desarrollo de las glándulas calicinales de *Dinemandra ericoides*. A: Parte central y borde del epitelio secretor. B-D: Sucesivos estados de desarrollo del epitelio en botones florales. B: Células epidérmicas en incipiente crecimiento en longitud y con paredes delgadas. C: La pared periclinal externa, que es muy notable por su acentuado engrosamiento primario, se encuentra desprendida y presenta una delgada cutícula (C). D: Inicio de la disolución de la pared periclinal externa, se forman sustancias pécticas (afines al azul astral) por debajo de la cutícula. E: Anthesis, la parte media más gruesa de la pared periclinal externa se ha disuelto completamente y la cutícula se ha perdido por ruptura. F-G: Cortes tangenciales por la epidermis. F: Estado correspondiente a D, nótese el acentuado empaquetamiento de las células. G: Estado correspondiente a E, nótese la disposición laxa de las células. C-D: contraste de fases. Escalas: 10 µm para B a G y 25 µm para A.

Otras glándulas florales

Corola: El estandarte posee un epitelio en los bordes laterales del limbo a manera de cordones más o menos sinuosos y especialmente desarrollados cerca de los unguículos (figs. 4, 5 C). Los restantes pétalos poseen entre 2 y 5 glándulas discretas de posición marginal repartidas a ambos lados (figs. 4, 5 D). Cada glándula presenta un epitelio compacto de células alargadas ($25,6 \pm 0,8 \mu\text{m}$ de alt. por $5,3 \pm 0,8 \mu\text{m}$ de ancho) con paredes periclinales y anticlinales de aprox. $1,1 \mu\text{m}$ de espesor; el citoplasma muy vacuolizado muestra que los vacúolos grandes generalmente están concentrados en el ápice; el núcleo es $5,3 \pm 0,8 \mu\text{m}$ (fig. 5 E). La cutícula es muy delgada y estriada. Las células del parénquima subepidérmico poseen citoplasma escaso con grandes vacúolos y espacios intercelulares voluminosos.

Androceo: En los estambres fértiles las glándulas conectivales adquieren forma globosa. En transcorte por antera (fig. 5 A, B) el epitelio consta de células epidérmicas más o menos altas ($28,8 \pm 4,8 \mu\text{m}$ por $13,2 \pm 1,8 \mu\text{m}$), abundantes en vacúolos y glóbulos taniníferos. Sus paredes anticlinales y periclinal externa se hallan algo engrosadas, mientras la periclinal interna es de menor espesor. En la antesis, las células de la capa parenquimática subepidérmica se hallan muy vacuoladas, tienen

poco plasma y presentan pocos pero grandes glóbulos taniníferos. Cuando las flores se abren, las glándulas aparentemente no están en condiciones de secretar.

Resumen de caracteres de los epitelios glandulares en otros géneros de Malpighiaceae

Según los datos que están nuestro acceso y las presentes observaciones, se conocen varios tipos de epitelios glandulares en las flores y las hojas de Malpighiaceae, que se diferencian por su forma, sus caracteres anatómicos y su función (tabla).

Todos coinciden en el desarrollo de un epitelio secretor hasta ahora descrito en forma general en monografías de la familia (Jussieu, 1843; Niedenzu, 1928) y más detalladamente por Vogel (1974). También existen datos recientes de Subramanian et al. (1982) referentes a las glándulas calicinales y extraflorales y atribuidos a *Hiptage sericea* pero que no consideraremos aquí³.

Por poseer glándulas calicinales pediceladas, la especie aquí estudiada, se asemeja a *Dinemandra*, *Heladena* y *Henleophytum*, únicos representantes de la familia que poseen tal carácter. Como lo sugiere Simpson (1989), *Dinemandra* debe hallarse próximamente emparentado con *Dinemandra*, puesto que ambos tienen pares

Tabla. Caracteres morfológicos, anatómicos y función de los epitelios secretores en *Malpighiaceae* (datos extraídos de Vogel, 1974 y del presente trabajo).

Organo y género	Forma	Epitelio	Estrías	Cutícula Ruptura	Cortinas	Espesor (mm)	Altura cels. (μm)	Tamaño núcleo (μm)	Secreción
Cáliz									
<i>Stigmatophyllon</i>	sésil	circunvoluciones convexa	+	poro	+				aceite fijo polar
<i>Malpighia</i>	sésil, convexa	lisa, convexa	-	poro	-	6	75	6 x 8	aceite fijo polar
<i>Dinemandra</i>	pedicelada	lisa, cóncava	-	rasgadura	-	0,3	$72 \pm 4,9$	$4,8 \pm 0,7$	aceite fijo polar
<i>Hiptage</i> y <i>Acridiocarpus</i>	sésil	lisa, plana a convexa	-	indehiscente	-				néctar
Corola									
<i>Heteropteris</i>	claviforme	lisa	-	rasgadura	-				aceite fijo no polar
<i>Dinemandra</i>	claviforme	lisa	-	rasgadura	-	$\pm 1,1$	$25,6 \pm 0,8$	$5,3 \pm 0,8$?
Hoja									
<i>Stigmatophyllon</i>	sésil	plana	-	indehiscente	-			ca. 8	néctar

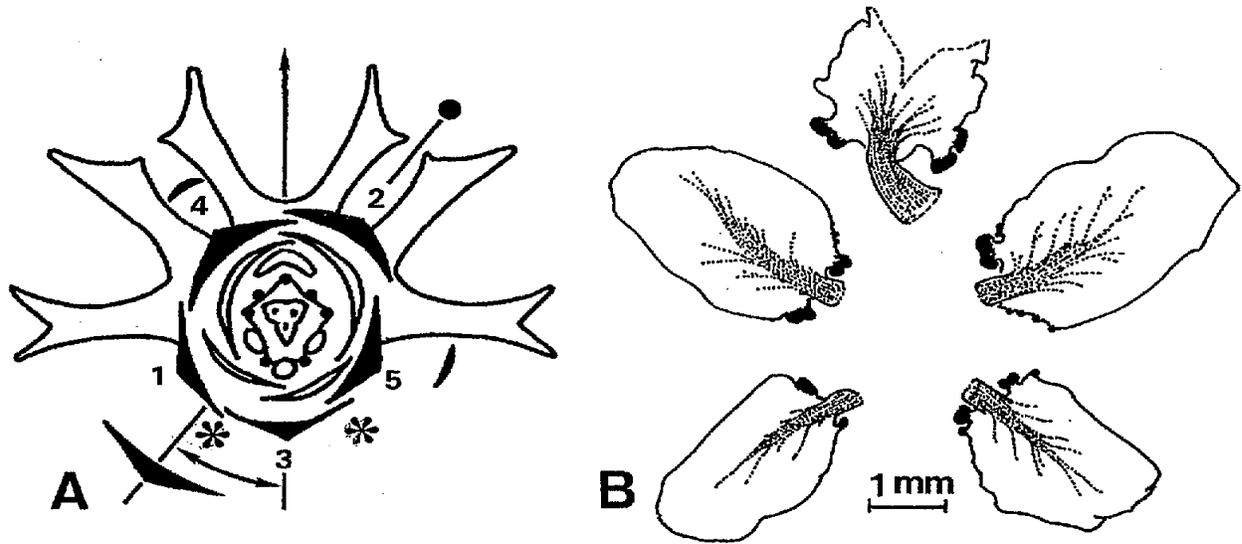


Fig. 4. *Dinemandra ericoides*: A: Diagrama floral, sépalos ordenados en orden ontogenético, cada asterisco corresponde a un par de glándulas abortivas, la flecha curva indica la divergencia entre el eje de simetría y el mediano; B: Corola desplegada con sus glándulas marginales marcadas con negro.

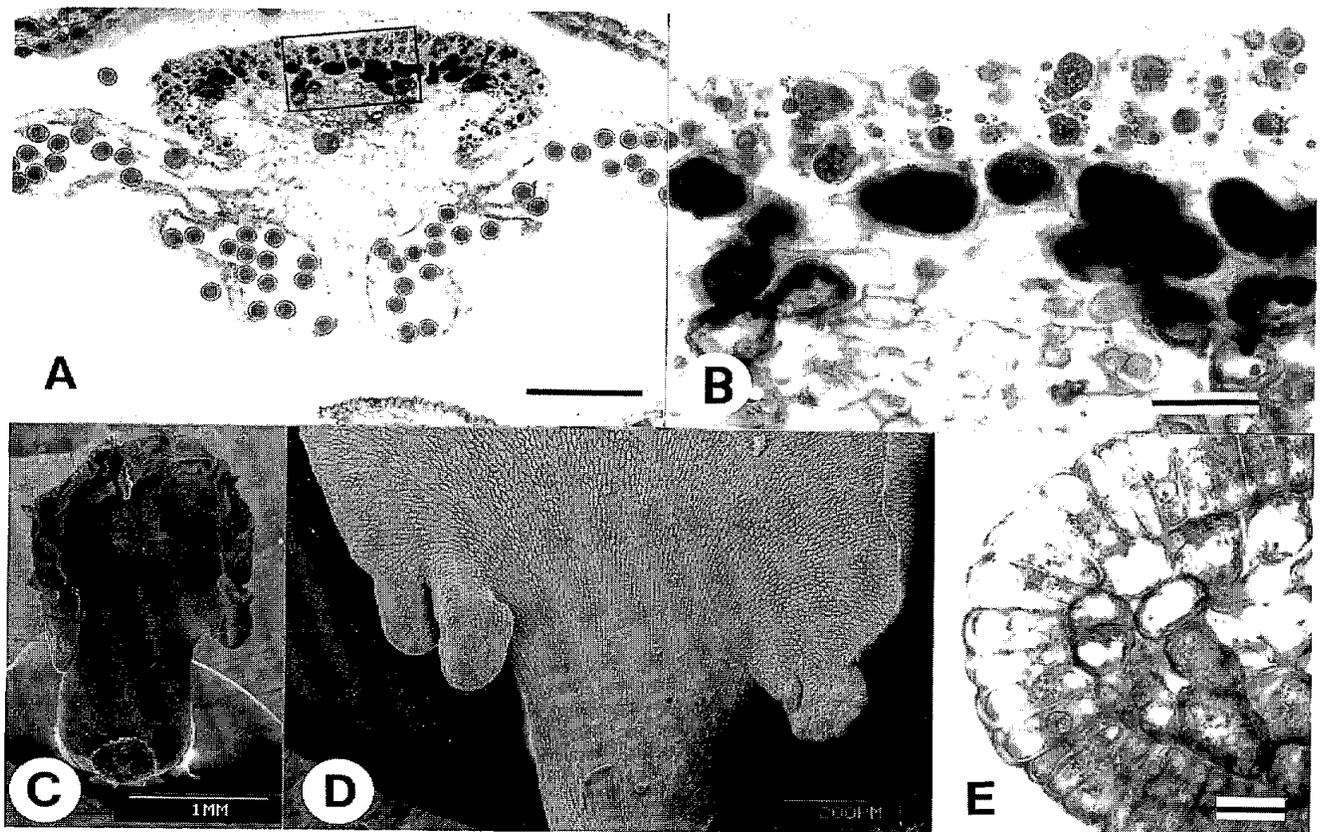


Fig. 5. Otras glándulas florales de *Dinemandra ericoides*. A-B: Corte transversal por antera, mostrando dorso glandular. A: Vista total. B: Detalle marcado en A. C-E: Glándulas corolinas. C: Estandarte de un pimpollo mostrando grupos glandulares en la base del limbo, sus márgenes aún no se han desplegado; D: pétalo lateral con 2 grupos de glándulas en la base; E: aspecto anatómico en corte transversal. Escalas: A=100µm; B=20 µm; E=10 µm.

glandulares unidos en la base. En cuanto al número y posición de los eleóforos, el material de *Dinemandra* presenta coincidencia también con lo informado por Vogel (1974) para *Malpighia*. La innervación de las glándulas es como la ya señalada por Lorenzo (1981) para *Janusia*.

En *Malpighia glabra*, especie en la que se conoce en detalle el desarrollo a nivel anatómico (Vogel, 1974), antes de la secreción de aceite, el espacio entre la cutícula y el plasmalema de las células epidérmicas está ocupado por una pared diferenciada en dos componentes: (a) unas cúpulas dispuestas justo por encima de cada célula en empalizada y de naturaleza probablemente celulósica; (b) una "sustancia de relleno" dispuesta radialmente entre las anteriores cúpulas y de naturaleza probablemente péctica. En *Dinemandra* faltan las cúpulas celulósicas y todo el espacio subcuticular parece estar ocupado, al menos antes de secretarse el aceite, por la mencionada sustancia de relleno.

En otras especies donde las glándulas del cáliz son sésiles, existe un área que posee la cutícula adelgazada, conformando una especie de poro. En este punto es donde se produce la ruptura de la cutícula, liberándose la secreción almacenada en el espacio subcuticular. El mecanismo de liberación de la secreción es muy diferente, ya que en las primeras se libera por un poro gracias a la presión que ejerce la abeja sobre la glándula; mientras que en las pediceladas se rompe completamente la cutícula, que en toda su extensión es comparativamente delgada.

Sobre la base de las características del epitelio glandular, es probable que los tres tipos de glándulas florales de *Dinemandra* secreten productos químicos distintos que cumplen funciones diferentes.

Las glándulas corolinas y anterales poseen una anatomía que recuerda por su estructura a los nectarios calicinales de *Acridiocarpus* (Vogel, 1974), no habiéndose esclarecido su función por el momento.

Polinización

Simpson (1989) registra visitas a de *Centris* (*Wagenknechtia*) *rhodophthalma* y *C. (Penthemisia)* *chilensis* en *D. ericoides*. En base a la estructura de los colectores de aceites y a la distribución geográfica infiere que también *C. (Wagenknechtia)* *escolomei* sería un visitante natural de esta especie. Nosotros observamos visitas por ejemplares no capturados de *C. (Paracentris)* *nigerrima*.

Las observaciones de Simpson (1989) y las nuestras coinciden en que las abejas adoptan la postura conocida en otras Mapigiáceas (Vogel, 1974): el insecto se sujeta a la flor tomándose con las mandíbulas del unguículo del pétalo mediano. Las cuatro patas delanteras son introducidas entre los pétalos para alcanzar las glándulas de los sépalos.

Según nuestras observaciones las patas anteriores explotan no sólo un par de glándulas ("one of the glands flanking the flag petals..." Simpson, 1989) sino las 4 glándulas vecinas al pétalo mediano (fig. 1 B). El par de glándulas correspondiente a la mitad de los sépalos laterales serían explotadas por las patas medias. Este patrón es el observado también en especies con glándulas sésiles (Vogel, 1974).

Resulta interesante correlacionar este modo de recolección con las dimensiones de las puntas de las horquillas de los eleóforos pedicelados. En las dos glándulas explotadas por una pata anterior son más cortas las puntas adyacentes. Esta circunstancia muy probablemente favorece el movimiento de la pata de una glándula a otra.

Pudimos comprobar asimismo la observación de Simpson (1989) que las hembras de *Centris* emplean golpes verticales para obtener el aceite. Estas evidencias son congruentes con los datos anatómicos del presente estudio ya que la cutícula es rota y no hay poros preformados para la salida del aceite y con la forma cóncava del área secretora que no permite movimientos horizontales de raspado como es requisito en el eleóforo con un poro de salida.

Debe destacarse también la brevedad de las visitas, ya que en ningún caso las abejas utilizaron

³ Por la presencia de dos glándulas sobre cada sépalo y no de una por cada pieza y de posición intersepalina como corresponde a *Hiptage* (Niedenzu, 1928), el ejemplar estudiado por estos autores (cultivado en el Jardín Botánico de la Univ. Vallabh, Vidyanagor) con seguridad se hallaba mal determinado. Probablemente se trate de una especie neotropical, por lo que el hallazgo de aceites fijos en las glándulas calicinales no es sorprendente. A raíz de este error se debe descartar la sospecha señalada por los autores: "*Hiptage sericea* could be considered as a link between the Old and New World species of the Malpighiaceae since it possesses both extrafloral and oil secreting glands". Por otra parte las abejas oleófilas conocidas en el área de *Hiptage* (Asia tropical e Islas Fiji; Niedenzu, 1928), por poseer colectores de aceites abdominales y depender estrictamente de *Momordica* (*Cucurbitaceae*) como fuente de aceite y polen (Vogel, 1990b), muy difícilmente sean capaces de explotar las glándulas calicinales de *Malpighiaceae*.

más de un segundo para trabajar los 6 eleóforos. En especies donde las glándulas deben ser trabajadas con movimientos horizontales, el tiempo de recolección es de varios segundos (Vogel, com. pers.).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Alicia Sársic la ayuda prestada durante las observaciones de campo y en el procesamiento de las muestras para MEB. Asimismo expresamos nuestro reconocimiento al CONICOR por el apoyo financiero.

BIBLIOGRAFÍA

- Buchmann, S. L. 1987. The Ecology of oil flowers and their bees. *Ann. Rev. Syst.* 18: 343-69.
- Gerlach, D. 1984. *Botanische Mikrotechnique*. III Ed. XII: 311. Stuttgart; Alemania.
- Gerstberger, P. & Leins, P. 1978. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen and Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 381-387.
- Johansen, D. 1940. *Plant Microtechnique*. Mc Graw Hill, N. Y.
- Jussieu, A. H. L. de. 1843. Monographie de la familie des Malpighiaceés. *Arch. Mus. Hist. Nat. Paris* 3: 5-151, 255-616.
- Lorenzo, E. 1981. Sobre la inflorescencia, morfología floral y embriología de *Janusia guaranitica* (Malpighiaceae). *Kurtziana* 14: 101-124.
- Maácz, C. J. & Vágás, E. 1961. A new method for staining of cellulose and lignified cell-walls. *Mikroskopie* 16: 40-43.
- Niedenzu, F. 1928. Malpighiaceae. En: A. Engler (Ed.) *Das Pflanzenreich* 4.141 (91, 93, 94): 1-870.
- Simpson, B. 1989. Pollination biology and taxonomy of *Dinemandra* and *Dinemagonum* (Malpighiaceae). *Syst. Bot.* 14: 408-426.
- Simpson, B. & Neff, J. L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 301-322
- Taylor, D. & Crepet, . 1987. Fossil floral evidence of *Malpighiaceae* and an early plant pollinator relationship. *Amer. J. Bot.* 74 (2): 274-286.
- Subramanian, R. B., Arumugasamy, K. & Inamdar J. A. 1982. Studies on the secretory glands os *Hiptage sericea* (Malpighiaceae). *Nordic J. Bot.* 10(1): 57-62.
- Vogel, S. 1969. Flowers offering fatty oil instead of nectar. *Abst. XI Int. Bot. Congress.* Seattle: 229.
- _____ 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Math.- Naturwiss. Kl.* 7: 283-547.
- _____ 1976. *Lysimachia*, Ölblumen der Holarktis. *Naturwissenschaften* 63: 44-45.
- _____ 1988. Die Ölblumensymbiosen. Parallelismus und andere Aspekte ihrer Entwicklung in Raum und Zeit. *Z. zool. Syst. Evol. -Forsch.* 26: 341-362.
- _____ 1990a. History of the *Malpighiaceae* in the light of pollination ecology. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 55: 130-142.
- _____ 1990b. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Dritte Folge. *Momordica, Thladiantha* und die Ctenoplectridae. *Abh. Akad. Wiss. Lit. math.- naturwiss. Kl.* 73: 1-186.

Original recibido el 22 de noviembre de 1995; aceptado el 7 de agosto de 1996.