

NECTARIOS EXTRAFLORALES EN *PIRIQUETA* Y *TURNERA* (TURNERACEAE)

ANA MARIA GONZALEZ¹ y MARÍA NATALIA OCANTOS¹

Summary: Extrafloral nectaries in *Piriqueta* and *Turnera* (Turneraceae). The anatomical and morphological characters of the extrafloral nectaries were studied in 4 species of *Piriqueta*, and in 16 which belong to six of the seven series of *Turnera* (Turneraceae) that present these glands. They were classified according to its form and degree of development and a new type of "pore" was described: foveolate. Based on morpho-anatomical characters, a probable morphological sequence was proposed. This would locate the species with flattened EFN and without "pores" in a lower position; after that, the species with flattened nectaries and foveolate "pores" are found; in an intermediate position the elevated extrafloral nectaries (EFN) - sphericals or hemisphericals as well as cupuliforms -were found; finally, the cupuliform EFN with crateriform or mesetiform "pore" are found. Several species of diverse series presented variable characters, being located in an unlike position in the proposed morphological sequence; species with heterogeneous characters were also observed, being difficult to establish their location in the sequence.

Key words: Turneraceae, extrafloral nectaries, pores, anatomy, colleters.

Resumen: Se estudiaron los caracteres anatómicos y morfológicos de los nectarios extraflorales en 4 especies de *Piriqueta*, así como en 16 incluídas en 6 de las 7 series de *Turnera* (Turneraceae) que presentan estas glándulas. Se los clasificó de acuerdo a su forma y grado de desarrollo y se describió un nuevo tipo de "poro": foveolado. Basada en caracteres morfo-anatómicos se propuso una probable secuencia morfológica que ubicaría en una posición inferior menos especializados a las especies con nectarios extraflorales (NEF) planos y sin "poros"; luego se encuentran las especies con nectarios planos y "poros" foveolados; en posición intermedia se encontrarían los NEF elevados, tanto globosos o hemisféricos como cupuliformes; por último, están los NEF cupuliformes con "poro" crateriforme o mesetiforme. Varias especies de diversas series presentaron caracteres variables, ubicándose en posición dispar en la secuencia morfológica propuesta; también se observaron especies con caracteres heterogéneos, siendo difícil establecer su ubicación en la secuencia.

Palabras clave: Turneraceae, nectarios extraflorales, poros, anatomía, coléteres.

INTRODUCCIÓN

Los nectarios extraflorales (NEF) son estructuras especializadas en la secreción de néctar que no están directamente asociadas con la polinización, existiendo numerosos trabajos con respecto a su anatomía (Frey-Wyssling, 1955; Toth-Soma & Gulyas, 1991) y morfología (Keeler & Kaul, 1979; Fahn, 1956, 1979a, 1979b, 1988).

Existen muchas clasificaciones de nectarios extraflorales, la más completa es la de Zimmermann (1932) quien combinó estructura y posición reconociendo seis tipos de NEF; denominó NEF

elevados (Hochnektarien) a aquellos que están elevados por encima del órgano en el que se insertan y NEF Planos (Flachnektarien) a aquellos que no sobresalen del órgano en el que se encuentran, pudiendo estar la superficie glandular al mismo nivel, ligeramente hundida o elevada pero sin formar una estructura propia. Elias (en Bentley & Elias, 1983) adicionó una séptima categoría denominada NEF embebidos, para los de *Leonardoxa africana* (Baill.) Aubrév., que se caracterizan porque la glándula está totalmente incluída en el mesófilo de la hoja.

En la familia Turneraceae, el género *Piriqueta* Aubl. es el segundo en importancia por el número de especies. Arbo (1995) describió 42 especies, de las cuales sólo poseen NEF *P. capensis* (Harvey) Urban (la única especie africana), *P. suborbicularis* (St. Hil.

¹Instituto de Botánica del Nordeste, email: ana@unne.edu.ar.

& Naud.) Arbo, *P. taubatensis* (Urban) Arbo y *P. sidifolia* (Camb.) Urban var. *sidifolia*. El género *Turnera* L. comprende alrededor de 120 especies agrupadas en nueve series; son hierbas o arbustos cuyas hojas frecuentemente poseen nectarios, sólo las series Microphyllae Urb. y Papilliferae Urb. carecen de estas estructuras (Arbo, 1986; 1997; 2000; 2004; 2005).

Berger (1919) describió los NEF de unas pocas especies de *Turnera*. Elias et al. (1975) estudiaron los NEF de *T. ulmifolia* L. En 1996, Gonzalez analizó los nectarios extraflorales en especies de las series *Turnera* (=Canaligerae Urb.) y *Leiocarpae* Urb.; en NEF elevados de la serie *Turnera* describió la presencia de "poros" que si bien lucen exteriormente como aberturas, anatómicamente son estructuras formadas por una protuberancia de parénquima glandular que eleva la epidermis. Según la forma y altura de las células de esta última capa describió el "poro" como crateriforme o mesetiforme.

Con el presente trabajo se completa el estudio de los nectarios extraflorales de los géneros *Piriqueta* y *Turnera*. Se analizó la anatomía de los NEF en las cuatro especies de *Piriqueta* que los presentan y en dieciséis especies de *Turnera*, pertenecientes a 6 series, con lo cual se cubren todas las series de *Turnera* que poseen estas glándulas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó material fijado en FAA procedente de viajes de colección (#), en algunas especies no se pudo contar con material fijado y se usó material de herbario (ø) que se rehidrató en agua jabonosa caliente.

Para el estudio anatómico se realizaron cortes a mano libre y con micrótopo rotativo. El material se deshidrató en una serie creciente de alcohol butílico terciario, se incluyó en parafina siguiendo técnicas usuales (Johansen, 1940) y se cortó con micrótopo rotativo con espesor de 10 µm. Se usó la coloración safranina- azul de astra (Luque et al., 1996).

Las observaciones, fotografías y dibujos se realizaron con un microscopio estereoscópico Leica MZ6 y con microscopio óptico Leica DM LB2, ambos equipados con tubo de dibujo y equipo fotográfico. Se realizaron observaciones con microscopio electrónico de barrido (MEB) a partir de material fijado en FAA, deshidratado en una serie creciente de acetona y metalizado con oro-paladio.

Para la clasificación de los nectarios se siguió la terminología de Zimmermann (1932).

Se detalla a continuación el material estudiado. Los ejemplares testigo de las especies utilizadas se encuentran en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES), Corrientes, Argentina.

Piriqueta capensis (Harvey) Urban. ø Transvaal pr. Sandrivier, 880 m, 05-III-1894, Schlechter 4597.

P. sidifolia (Camb.) Urban var. *sidifolia*. ø BRASIL, Brasilia, Parque Nacional, 22-I-1978, Krapovickas et al. 33173. ø BRASIL, Brasilia, Distrito Federal, Reserva Ecológica do IBGE, 15° 56' 41" S, 47° 53' 07" W, 07-XI-1994, Da Silva 2443.

P. suborbicularis (St Hil. & Naud.) Arbo. # PARAGUAY, Dep. Itapúa, elev. 0-100 m, 9 Km SE de General Delgado, 26-XI-1993, Arbo et al. 6155. # PARAGUAY, Dep. Itapúa, 9 Km SE de Delgado, 16-XII-1995, Gonzalez et al. 28. # PARAGUAY, Dep. Itapúa, 9 Km. NW de Cnel. Bogado, 16-XII-1995, Gonzalez et al. 29.

P. taubatensis (Urban) Arbo. # ARGENTINA, Misiones, Puerto Candelaria, Loreto, 20-I-1993, Schinini et al. 27589. # ARGENTINA, Misiones, Arroyo Caimán, 23-I-1996, Gonzalez 33. # ARGENTINA, Corrientes, Dep. Ituzaingó, ruta 34, camino a San Carlos, 23-I-1996, Gonzalez 39.

Turnera annularis Urban. # BRASIL, Municipio de Itacaré, Bahía, Faz. Monte Alegre, entrada a ca. 1 Km da BR-101 na estrada para Itacaré, ca. 10 Km da entrada, 06-IV-1997, Jardim 1032.

T. aromatica Arbo. ø BELIZE, Toledo, Southern Maya Mountains, Bladen Nature Reserve, Ek Xux canyon, 1.8 airline Km NW of the Ek Xux Archeological site, 16° 30' 57" N, 88° 55' 10" W, 18-V-1996, Davidse 36062.

T. aurantiaca Benth. ø BRASIL, Amazonia, Serra do Aracá, Mun. Barcelos, margem do rio Aracá, 29-VII-1985, Cordeiro 321.

T. bahiensis Urban. # BRASIL, Bahía, Barra da Estiva, elev. ca. 890 m, 22 Km NE Barra da Estiva, 2 Km antes de Sincorá Velho. aprox. 13° 31' S, 41° 14' W, 23-XI-1992, Arbo et al. 5753.

T. blanchetiana Urban var. *blanchetiana*. ø BRASIL, Bahía, BA-426, 7 Km S de Varzea Nova, camino a Morro de Chapéu, aprox. 11° 48' S, 40° 58' W, 17-I-1997, Arbo et al. 7434.

T. brasiliensis Willd. ex Schultes. ø BRASIL, Amazonia, Estado do Pará, Região do Rio Capim, Rio Candirú-Açú, 29-VIII-1957, Fröes 33620.

T. capitata Camb. # BRASIL, São Paulo, Parque Estadual das Fontes de Ipiranga, trilhas do nucleo de lazer, 5-II-1996, Catharino *et al.* 2154.

T. cearensis Urban. # BRASIL, Bahía, Mun. Andaraí, elev. ca. 400 m, 39 Km NE de Mucujé, camino a Nova Redenção, aprox. 12° 47' S, 41° 11' W, 25-XI-1992, Arbo *et al.* 5777

T. kuhlmanniana Arbo. ø BRASIL, entre Pimenta Bueno e Pres. Hermes, VI-1918, Kuhlmann 2187

T. laciniata Arbo. ø BRASIL, Município de Itaituba, estrada Santarém-Cuiabá, BR 163, Km 886 a Km 881, Serra do Cachimbo, 8° 45' S, 54° 57' W, 04-V-1983, Amaral *et al.* 1152.

T. luetzelburgii Sleumer. ø BRASIL, Brasilia, Bahía, Rio das Contas, 1914, Lützelburg 189 (Paratypus CTES!). ø BRASIL, Bahía, elev. 1100 m, Rio de Contas, rod. para Mato Grosso, 07-IV-1992, Hatschbach & Barbosa 56825B.

T. maracasana Arbo. # BRASIL, Bahía, Faz. dos Passaros, 24 km al E de Maracás, camino a Itiruçu, aprox. 13° 28' S, 40° 13' W, 800 m, 23-I-1997, Arbo *et al.* 7708

T. panamensis Urban. # CANADÁ, Ontario, Toronto. Cultivada en Cork University de semillas recolectadas en Panamá, Gamboa, Kent's Marsh Rd., IV-1998, Shore s/n.

T. rubrobracteata Arbo. ø BRASIL, Estado de Espírito Santo, Margens do Rio Doce, Pedra do Feijão, 28-IV-1946, Kuhlmann 309.

T. sancta Arbo. ø BRASIL, Espírito Santo. Rodovia ES-080, 10 Km al norte de Colatina, junto al rio Pancas, aprox. 19° 25' S, 40° 40' W, 0-200 m, 28-I-1997, Arbo *et al.* 7784 (Isotypus CTES!).

T. stipularis Urban. ø BRASIL, Estado de Maranhão, Riachão, varzea grande, 08-XII-1979, Martins & Nunes s/n.

RESULTADOS

Los NEF se encuentran generalmente de a pares en el peciolo de las hojas (Figs. 5E; 6F), en la unión de la lámina con el peciolo (Figs. 1E; 5F), en el margen foliar (Figs. 1E, F; 6G), en las crenas (Figs. 1A; 5B-C) o en los dientes basales de la hoja (Figs. 1D; 6I). Pueden orientarse lateralmente (Fig. 6H-I) o encontrarse ligeramente desplazados sobre el envés de la lámina (Fig. 1B; 5H).

Su número varía desde 1 a 5 pares por hoja (Fig. 1) y son de tamaño variable, entre 0,1 y 2,5 mm. Pueden ser de contorno circular (Fig. 5G, J) o elíptico (Fig. 5B, E); la superficie secretora varía desde convexa (Figs.

2A; 4A), plana (Fig. 2B-C) hasta ligeramente cóncava con una depresión central y reborde marcado, de glabro a piloso (Figs. 4E; 6A).

La distribución de los caracteres estudiados en las especies se describe en la Tabla 1.

Anatomía general.- Los nectarios de las especies analizadas presentan caracteres anatómicos comunes. En corte longitudinal, se hallan constituidos por una epidermis secretora y un parénquima glandular.

La epidermis secretora, generalmente unibiestratificada, se encuentra formada por células columnares dispuestas en empalizada (Figs. 2C; 3D, G; 4C, E); en algunas especies se producen divisiones periclinales formando hileras de hasta 5 células de altura (Fig. 2F). Estas células poseen características glandulares: paredes delgadas, núcleo notable de posición central, citoplasma denso e intensamente vacuolado (Fig. 3C).

En aquellas especies cuyos nectarios presentan reborde, éste se encuentra formado por células epidérmicas no glandulares, de sección cuadrangular, con pared tangencial externa convexa, están muy vacuolizadas, y algunas especies tienen sustancias tánicas (Fig. 4E, ct).

En la superficie del NEF la epidermis glandular está cubierta por una cutícula lisa de 8-10 µm de espesor (Fig. 4A, C, c), que llega a medir 20 µm en los límites externos de la epidermis secretora (Fig. 2B) y en el reborde. La cutícula puede presentar proyecciones o cuñas cuticulares que penetran entre las células epidérmicas (Figs. 2D; 3H) y puede presentarse separada de la epidermis glandular, quedando adherida al borde del nectario a través de las cuñas cuticulares (Figs. 2F; 4E).

En algunas especies se puede apreciar, tanto con el MEB como con el microscopio estereoscópico, un "poro" como el descrito en los trabajos de Gonzalez (1996). Ubicado en posición central o ligeramente excéntrico (Figs. 2F, G; 5C, D; 6C, E). En corte longitudinal del NEF, el "poro" es una zona de la epidermis glandular sobre la cual la cutícula es más delgada (2-3 µm); puede permanecer adherida a las células epidérmicas, ocasionalmente mediante cuñas cuticulares que penetran entre las mismas, o separarse de la epidermis pero sin romperse (Figs. 3A, p, C, D, G; 4E, c). En algunos casos el "poro" se observa como una foveola (Fig. 5B, C), porque el espesor de las capas y/o la altura de las células epidérmicas disminuye en esa zona (Tabla 1).

El parénquima subepidérmico es glandular, está formado por células de citoplasma denso y paredes

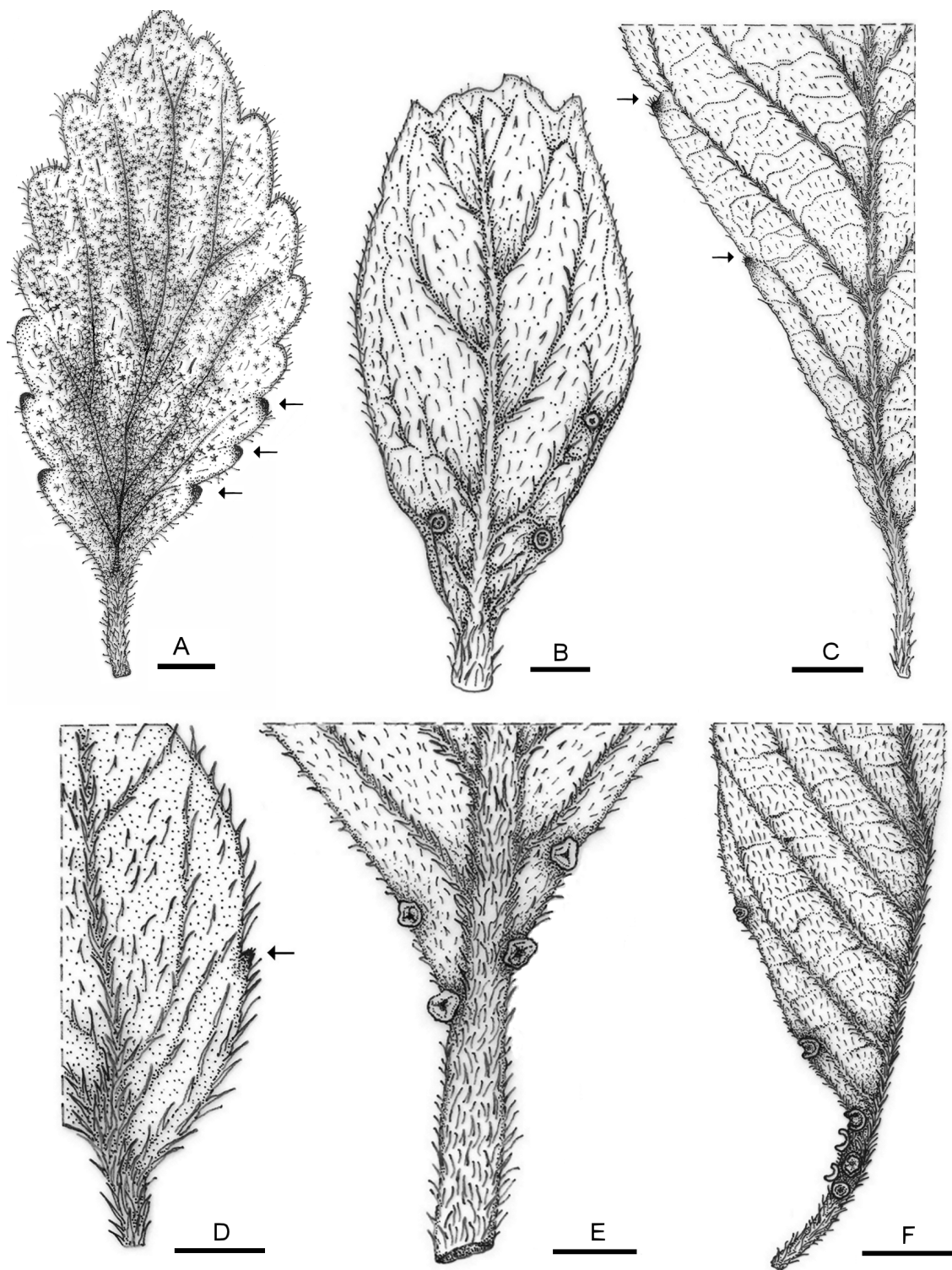


Fig. 1. Ubicación de los NEF en las hojas, vista desde cara abaxial. **A:** NEF marginales de *Piriqueta sidifolia* var. *sidifolia*. **B:** NEF pulvinados de *P. capensis*. **C:** NEF marginales de *Turnera sancta*. **D:** NEF marginales de *T. stipularis*. **E:** NEF elevados, marginales de *T. aromatica*. **F:** NEF en peciolo y margen de lámina de *T. kuhlmanniana*. **A:** haz foliar. **B-F:** envés. Escala = 2,5 mm.

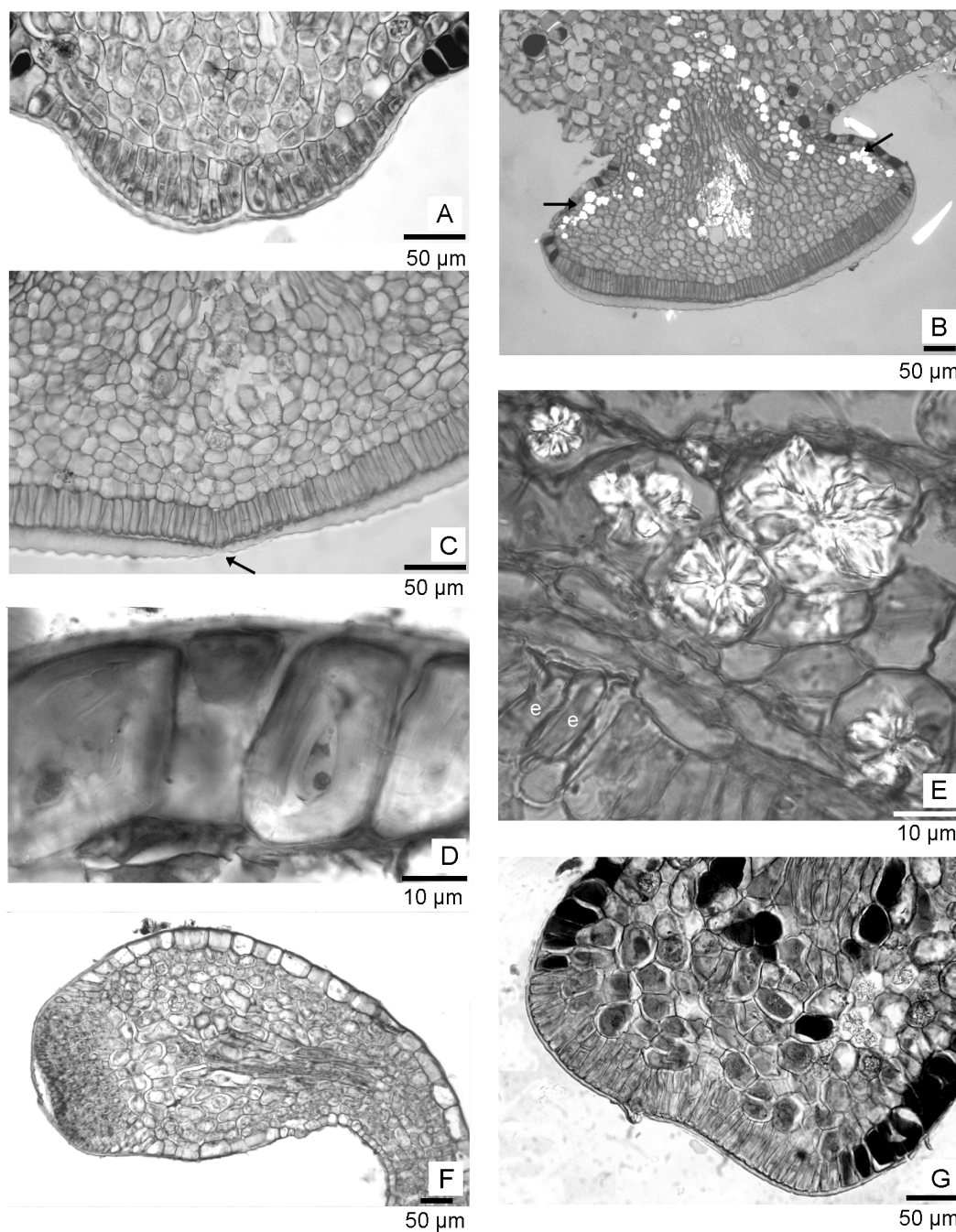


Fig. 2. Fotomicrografías de NEF. **A:** *Piriqueta taubatensis*, transcorte mostrando el “poro” y la cuña central en la epidermis secretora. **B-C:** *Turnera brasiliensis*; **B:** transcorte; **C:** detalle de “poro” plano y epidermis secretora. **D:** *T. aurantiaca*, macrosclereidas en epidermis y cuñas cuticulares. **E:** *P. capensis*, idioblastos con drusas. **F:** *T. annularis*, transcorte mostrando el “poro”. **G:** *T. maracasana*, transcorte mostrando el “poro”. **B, E:** fotos tomadas con luz polarizada.

delgadas, sin espacios intercelulares (Fig. 4E, pg). El número de capas depende del tamaño del nectario, variando entre 4-9 estratos. En el parénquima glandular, en el límite con el clorénquima, hay

abundantes células con drusas (Figs. 2B, flecha; 3G; 4E, d).

Vascularización: cada NEF tiene un haz vascular que lo inerva y sus elementos terminales llegan hasta

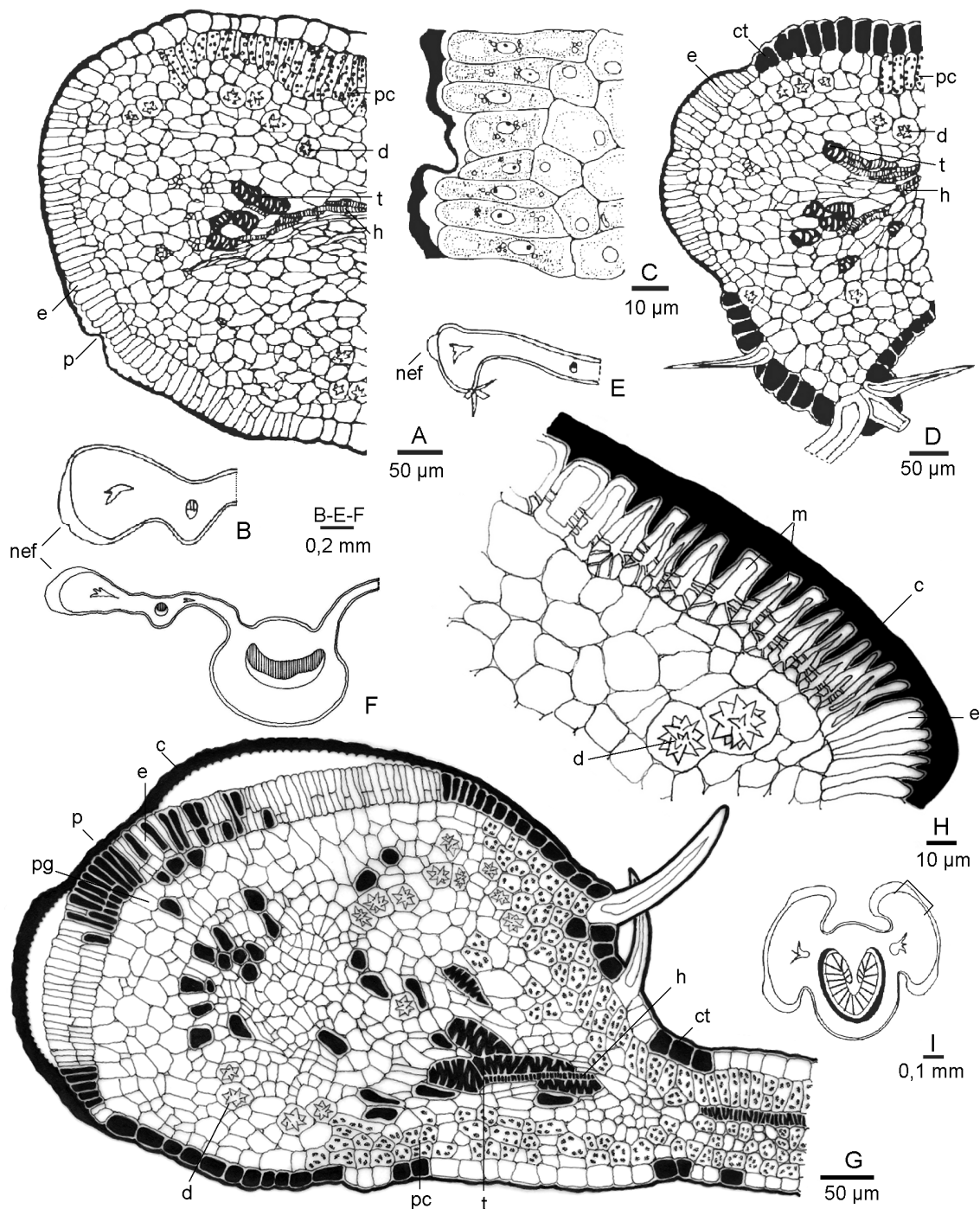


Fig. 3. Esquemas de la estructura anatómica de NEF. A-C: *Piriqueta suborbicularis*; A: transcorde; B: esquema de transcorde de hoja y NEF; C: detalle del "poro". D-E: *P. taubatensis*; D: transcorde de nectario; E: esquema de transcorde de hoja y NEF. F-G: *Turnera capitata*; F: esquema de transcorde de hoja y NEF; G: transcorde de nectario. H-I: *T. aurantiaca*; H: detalle de macroesclereidas y cuñas cuticulares; I: esquema de transcorde de peciolo y par de NEF. Abreviaturas: c: cutícula; ct: células taníferas; d: drusa; e: epidermis glandular; h: haz vascular; m: macroesclereida; nef: nectario; p: "poro"; pc: parénquima clorofiliano; pg: parénquima glandular; t: traqueoide.

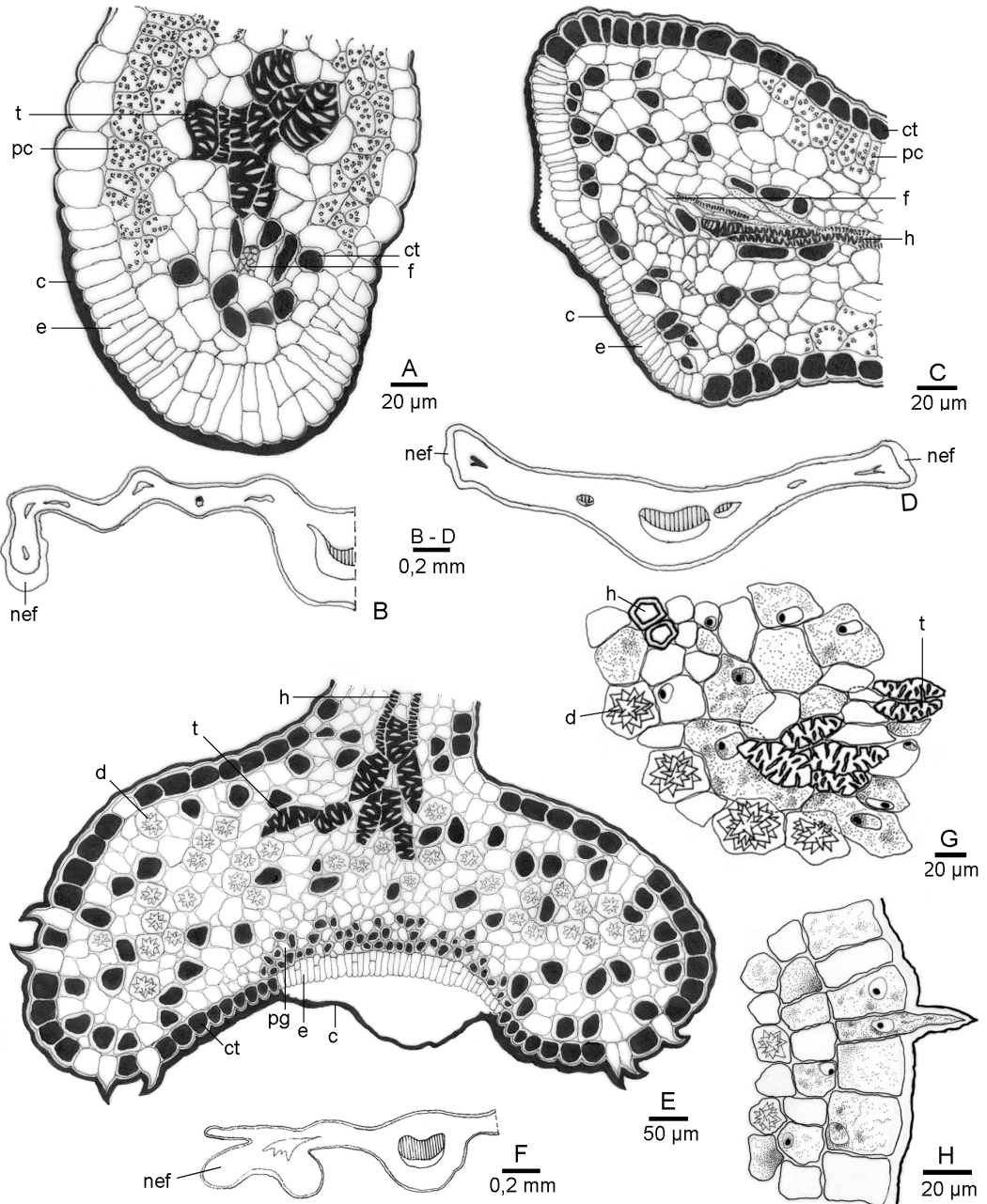


Fig. 4. Esquemas de la estructura anatómica de NEF. **A-B:** *Turnera cearensis*; **A:** transcorte de nectario; **B:** esquema de transcorte de hoja y NEF. **C-D:** *T. bahiensis*; **C:** transcorte de nectario; **D:** esquema de transcorte de hoja y par de NEF. **E-H** *T. luetzelburgii*; **E:** transcorte de nectario; **F:** esquema de transcorte de hoja y NEF; **G:** detalle de traqueoides, drusas y células taníferas; **H:** epidermis con pelo. Abreviaturas: c: cutícula; ct: células taníferas; d: drusa; e: epidermis glandular; f: floema; h: haz vascular; nef: nectario; pc: parénquima clorofiliano; pg: parénquima glandular; t: traqueoide.

el parénquima glandular; por lo general los últimos elementos del xilema son traqueoides (Foster, 1956): células esclerificadas grandes, isodiamétricas a ligeramente irregulares, imperforadas, de paredes con

engrosamientos reticulados a escalariiformes (Fig. 4 A, G, t). Los elementos traqueales son anillados o helicoidales; las células terminales del haz son floemáticas y llegan hasta 3-4 capas debajo de la

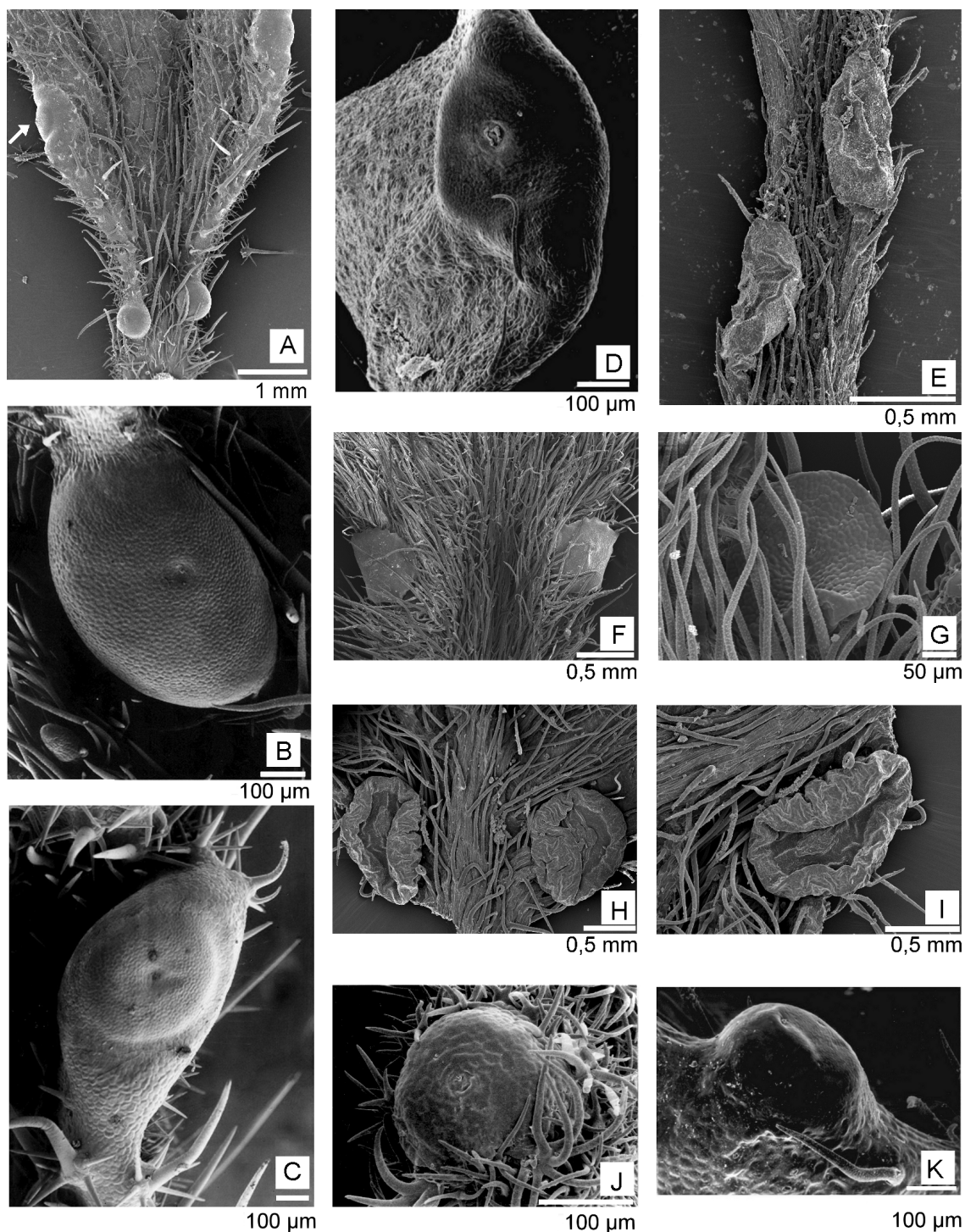


Fig. 5. Nectarios foliares observados con MEB. **A-B:** *Piriqueta suborbicularis*; **A:** NEF cupuliformes; **B:** NEF de una crena. **C:** *P. taubatensis*, NEF marginal. **D:** *Turnera panamensis*, NEF en diente foliar, con "poro". **E:** *T. rubrobracteata*, NEF elevados en el peciolo. **F-G:** *T. aromatica*; **F:** NEF marginales elevados en la base de la lámina; **G:** detalle del NEF con "poro" central. **H-I:** *T. luetzelburgii*, **H:** NEF cupuliformes en la base de la lámina, cara abaxial; **I:** detalle de un NEF. **J:** *T. blanchetiana*, NEF marginal con "poro". **K:** *T. maracasana*, NEF marginal.

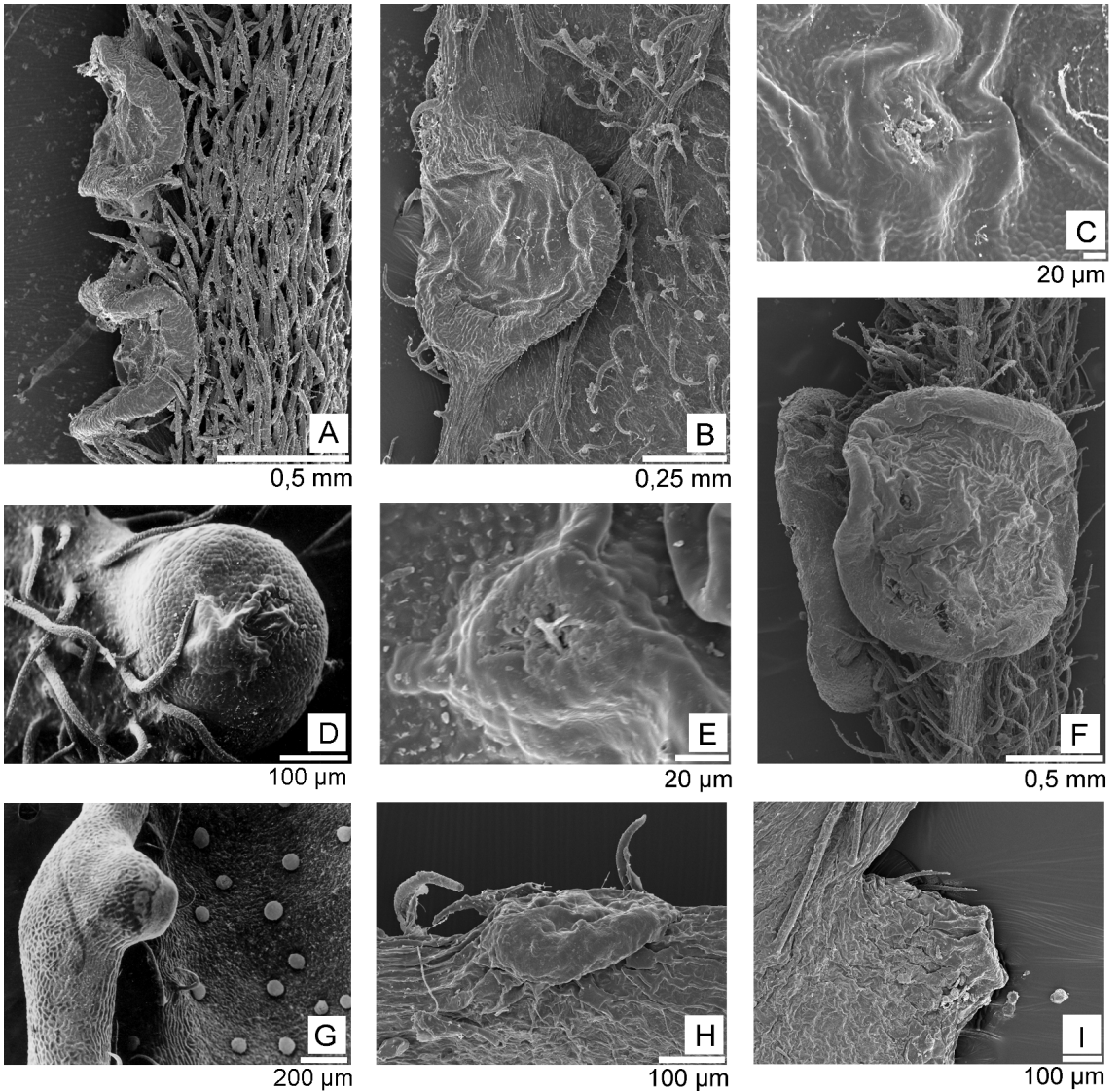


Fig. 6. Nectarios foliares observados con MEB. **A-C:** *Turnera kuhlmanniana*; **A:** NEF elevados cupuliformes en peciolo; **B:** detalle de NEF marginal en la base de la lámina; **C:** detalle del “poro”. **D:** *T. bahiensis*, detalle de NEF marginal. **E-F:** *T. laciniata*; **E:** detalle de “poro”; **F:** par de NEF elevados en peciolo. **G:** *T. annularis*, hipófilo y NEF marginal. **H:** *T. sancta*, detalle de NEF marginal de nomófilo. **I:** *T. stipularis*, detalle de NEF en un diente basal.

epidermis secretora (Fig. 4 C, f, h).

Caracteres Diferenciales

Piriqueta: En la unión del peciolo con la lámina, *P. suborbicularis* tiene un par de NEF bien desarrollados, en el material seco son discoideos, mientras que en el material fresco esferoidales (Fig. 5A); existen además NEF pequeños y elipsoidales en las crenas basales. *P. taubatensis*, en cambio, tiene NEF solamente en las crenas; estos últimos se

orientan lateralmente o hacia el envés en ambas especies, y sobresalen ligeramente de la superficie de la hoja (Fig. 5A, flecha, B-C), su tamaño decrece desde la base hacia el ápice de la hoja. En *P. sidifolia* sólo se encuentran NEF en la var. *sidifolia*; son pequeños y están ubicados en las crenas (Fig. 1A). En la especie africana, *P. capensis*, los NEF son pulvinados, están ubicados sobre el envés, en la porción basal de la lámina (Fig. 1B).

Observando en el MEB los NEF de *P.*

suborbicularis y *P. taubatensis* se aprecia un “poro” foveolado en la zona central que no supera las 18-20 μm de diámetro en aquellos de mayor tamaño, por donde se produce la salida del néctar (Fig. 5A-C). En *P. capensis* y *P. sidifolia* también se observó el “poro” en los ejemplares de herbario (Fig. 1B). Anatómicamente, estos NEF se caracterizan por tener un ligero reborde, que en *P. suborbicularis* puede presentar tricomas porrecto-estrellados; en *P. capensis* además presentan idioblastos de gran tamaño con drusas en el parénquima que rodea el nectario, en el límite con el clorénquima (Fig. 2E).

Turnera: La anatomía de estos NEF es básicamente la misma descripta para los NEF de *Piriqueta*. Las características de cada especie se encuentran descriptas en la Tabla 1, se destacarán a continuación las particularidades encontradas.

Turnera rubrobracteata es una especie con afinidades inciertas, posee caracteres de series diferentes (Arbo, 1993); muestra un par de NEF prominentes en el pecíolo, cercanos a la zona de unión con la lámina, de contorno elipsoidal, orientados lateralmente (Fig. 5E).

Serie Anomalae: *Turnera bahiensis* y *T. cearensis* poseen NEF pequeños, pulvinados, ubicados en los dientes basales de la lámina foliar, algo sobresalientes, orientados hacia el envés (Fig. 6D), mientras los NEF de *T. sancta* y *T. stipularis* se orientan lateralmente (Figs. 1C, D; 6H, I); en la primera especie, las brácteas presentan NEF más desarrollados que los de los nomófilos.

En *T. cearensis* los NEF tienen la epidermis bistriseriada y numerosos traqueoides de paredes escalariformes (Fig. 4A, t). En *T. bahiensis* la epidermis glandular es uniseriada y posee taninos en las células del borde del NEF. El haz vascular no posee traqueoides (Fig. 4C, h). Estas especies no presentan “poro”, sin embargo los NEF de *T. bahiensis* observados al MEB muestran la cutícula distendida pero intacta (Fig. 6D).

Turnera laciniata y *T. kuhlmanniana* se destacan por presentar pares de NEF discoideos y conspicuos en el pecíolo (Fig. 6F), y NEF de menor tamaño en la unión con la lámina así como en el margen de la porción basal de la misma (Fig. 1F) orientados hacia el envés (Fig. 6B); los NEF apicales pueden estar ligeramente desplazados hacia el margen foliar. Las brácteas también presentan pequeños NEF. Los NEF de mayor tamaño de la hoja tienen reborde prominente

(Fig. 6A, B, F) y presentan “poro” (Fig. 6C, E). Las células epidérmicas del reborde del NEF carecen de sustancias tánicas. En *T. blanchetiana* los NEF poseen “poro” y el reborde presenta tricomas estrellados (Fig. 5J).

Serie Annulares: *Turnera annularis* presenta pares de NEF discoideos a globosos ubicados en el margen de la porción basal de la lámina con orientación lateral. La epidermis glandular es triseriada (Fig. 2F), pudiendo presentar menor cantidad de capas en la zona del “poro”.

Turnera aromatica presenta NEF discoideos bien desarrollados en la unión del pecíolo con la lámina y en el margen de la porción basal de la misma; presentan un ligero reborde y están orientados hacia el envés (Figs. 1E; 5F). La epidermis secretora es uniseriada, deprimiéndose ligeramente en la zona central donde las células son de menor altura. La cutícula es gruesa, y sólo se adelgaza en la región central del NEF constituyendo el “poro”, visible sólo con el MEB (Fig. 5G). El parénquima subepidérmico tiene abundantes drusas, especialmente grandes en la zona cercana al parénquima clorofiliano.

Serie Capitatae: *Turnera capitata* posee NEF marginales subesféricos en la base de la lámina foliar, orientados hacia el envés o lateralmente (Fig. 3F). En la región central de la epidermis glandular, la cutícula se adelgaza y penetra entre las células formando una cuña cuticular (Fig. 3G, p); la epidermis mantiene el mismo espesor. Se observa la presencia de sustancias tánicas, tanto en la epidermis como en el parénquima glandular (Fig. 3G, ct).

Turnera maracasana presenta NEF marginales pulvinados muy pequeños en la base de la lámina foliar, orientados lateralmente (Fig. 5K). En la región central de la epidermis glandular, la cutícula se adelgaza y se separa del NEF, quedando adherida en la zona periférica por cuñas cuticulares. Se observa la presencia de sustancias tánicas, tanto en la epidermis como en el parénquima glandular (Fig. 2G).

Serie Salicifoliae: *Turnera brasiliensis* tiene 1-2 pares de NEF prominentes y discoideos en pecíolo, y 1 par en la unión del pecíolo con la lámina, orientados hacia el envés. La cutícula tiene un espesor de 22-25 μm , que disminuye bruscamente a 3-4 μm sobre el “poro” (Fig. 2B); las células epidérmicas del “poro” tienen la pared externa apezonada (Fig. 2C, flecha). Posee drusas en el parénquima periférico (Fig. 2B,

Tabla 1. Caracteres diferenciales de los NEF. —: dato no observado por tratarse de material de herbario.

Especie	Número por hoja	Diámetro (en mm)	Tipo de NEF				Superficie	Reborde	Poros	Epidermis (n° capas)	Cutícula	Traqueoides
			plano	globoso	hemisférico	cupuliforme						
PIRIQUETA												
<i>P. capensis</i>	2-4	0,5-0,7	X			cóncava	si	si	1-2	Espesor: 8-10 µm y 20 µm en reborde, 2-3 µm en el poro	si	
<i>P. sidifolia</i>	4-6	0,2-0,3	---			---	---	si	---	---	---	
<i>P. suborbicularis</i>	2-6	0,5-1,0 0,3-0,6	X	X		convexa o convexa	no no	si	1-2	Espesor: 8-10 µm y 20 µm en reborde, 2-3 µm en el poro. Con cuña central	si	
<i>P. taubatensis</i>	4-6	0,3-0,6	X	X		notablemente convexa	no	si	1-2	Espesor: 8-10 µm y 20 µm en reborde, 2-3 µm en el poro. Con cuña central	si	
TURNERA												
<i>T. rubrobracteata</i>	2 (alternos)	0,2-0,3 x 0,7-0,8			X	con depresión central	si	---	1-2	Espesor: uniforme (11,5 - 12,5 µm). Con cuñas en las células del reborde	si	
Serie Anulares												
<i>T. annularis</i>	4-8 (de a pares)	0,3-0,4	X			ligeramente convexa	no	si	(2) 3-5	Adelgazada en el poro (2-4 µm). Con cuñas pequeñas en el límite de la epidermis glandular	si	
<i>T. aromatica</i>	4 (6) (de a pares)	0,3-1,0			X	plana	si	si	1-2	Separada y adelgazada en la región central (2-3 µm). Con cuñas pequeñas en el límite de la epidermis glandular	no	
Serie Anomaliae												
<i>T. bahiensis</i>	2-5 (de a pares)	0,4-0,6	X			convexa	no	no	1-2	Espesor: uniforme 8 -10 µm Sin cuñas	no	
<i>T. blanchetiana</i>	4-8 (de a pares)	0,2-0,8	X			cóncava	si no	si	2	---	si	
<i>T. cearensis</i>	2-5	0,2-0,8	X			convexa	no	no	1-2	Espesor: uniforme 8-12 µm Sin cuñas	si	
<i>T. kuhlmanniana</i>	2-5 (de a pares)	0,8-1,3	X		X	cóncava	si no	si	1-2	Espesor: 8-10 µm y 20 µm en reborde, 2-3 µm en el poro	si	

Tabla 1. Continuación

Especie	Número por hoja	Diámetro (en mm)	Tipo de NEF				Superficie	Reborde		Poro	Epidermis (n° capas)	Cutícula	Traqueoides
			plano	globoso	hemisférico	cupuliforme		si	no				
<i>T. laciniata</i>	2-5 (de a pares)	0,8-2,5 0,5-0,6				X	cóncava	si	si	2	Espesor: 8-10 µm y 20 µm en reborde; 2-3 µm en el poro. Con cuñas profundas en el poro y en las células del reborde	si	
			X					no	no				
<i>T. sancta</i>	4-8 (de a pares)	0,3-0,4	X				plana a ligeramente convexa	no	no	1	Espesor: uniforme (11,5 - 12,5 µm)	no	
<i>T. stipularis</i>	2-6 (de a pares)	0,1-0,3	X				con ligera depresión central	no	no	---	---	---	
Serie Capitatae													
<i>T. capitata</i>	4-6 (10) (de a pares)	0,3-1,0		X			ligeramente convexa	no	si	1-2	Adelgazada en la región central Con cuñas	si	
<i>T. maracasana</i>	0-2	0,2-0,3		X			ligeramente convexa	no	si	1-2	Separada y adelgazada en la región central. Con cuñas en el límite de la epidermis glandular	si	
Serie Leiocarpae													
<i>T. luetzelburgii</i>	2 (de a pares)	0,8-1,3				X	con depresión central	si	si	1-2	Espesor: 15 µm, gruesa, adelgazada en la región central (3-4 µm). Con cuñas en células del reborde	si	
Serie Salicifoliae													
<i>T. brasiliensis</i>	2-4 (8) (de a pares)	0,6-1,5			X		plana a ligeramente convexa	no	si	1	Espesor: 22-25 µm (muy gruesa), adelgazada en la región central (3-4 µm). Con cuñas en el límite de la epidermis glandular	si	
<i>T. panamensis</i>	6 (+)	0,3-0,4	X				plana	no	si	1-4	Espesor: delgada 7-9 µm	no	
Serie Stenodictyae													
<i>T. aurantiaca</i>	2 (4) (de a pares)	1,0-2,0			X		convexa	si	---	2-4	Espesor: 13 µm (gruesa), adelgazada en la región central (5,5 µm). Con cuñas en células del reborde	si	

flechas), no se observan taninos en el NEF pero sí en algunas células de la epidermis foliar.

Turnera panamensis tiene numerosos NEF inconspicuos, de contorno elipsoidal, situados en el ápice de cada diente del margen foliar, pero formando parte del mismo y orientados hacia el envés (Fig. 5D). La cutícula en general es delgada, en la zona central de la epidermis secretora se observa un “poro” ligeramente deprimido. En esta especie todas las células epidérmicas de la hoja son taníferas, y el cuerpo del NEF no sobresale del nivel de la lámina.

Serie Stenodyctiae: *Turnera aurantiaca* posee un par de NEF subesféricos a elipsoidales en la porción apical del peciolo (Fig. 3I). Todo el NEF se halla cubierto por una cutícula gruesa, que se adelgaza en la zona central de la epidermis secretora. El borde del NEF está constituido por macrosclereidas columnares con las paredes anticlinales y la tangencial interna más engrosadas; en corte se observa que entre los sectores apicales de las paredes radiales de las macrosclereidas se insertan cuñas de cutícula, mientras que las paredes tangencial interna y el sector basal de las anticlinales presentan puntuaciones simples y ramificadas (Figs. 2D; 3H, m, c). En el parénquima subepidérmico hay numerosas drusas (Fig. 3H, d).

Serie Leiocarpae: *Turnera luetzelburgii* presenta un par de NEF cupuliformes y prominentes en la base del envés foliar (Figs. 4F; 5H), con reborde muy marcado y una depresión central (Fig. 5 I). La cutícula es gruesa y de superficie ondulada. En el borde de los NEF pueden observarse papilas epidérmicas y pelos simples (Fig. 4E, H). Hay abundantes drusas en el parénquima y sustancias tánicas tanto en la epidermis como en todo el cuerpo del NEF (Fig. 4E, G, d, ct).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Según la clasificación de Zimmermann (1932), en la categoría de NEF planos se encuentran los NEF de *Piriqueta capensis* y los de *Turnera cearensis*, *T. sancta*, *T. stipularis* y *T. panamensis*; también los NEF pequeños y discoideos del borde de la lámina de *T. kuhlmanniana*, *T. laciniata* y *T. blanchetiana* y los NEF de las crenas de *P. suborbicularis* y *P. taubatensis*. Estos NEF presentan contorno circular o elipsoidal y sobresalen escasamente del nivel de la

lámina, ya sea que se encuentren en la zona de unión con el peciolo, en el margen, en los dientes basales o en las crenas. El parénquima glandular se encuentra sobre el parénquima clorofiliano y la epidermis glandular se eleva ligeramente del nivel de la epidermis foliar. La excepción es *T. stipularis*, única que presenta en el nectario una zona central ligeramente deprimida.

Los NEF de *P. capensis* se destacan por su posición en el envés foliar, desplazados sobre la lámina, carácter excepcional en la familia, ya que sólo se repite en dos especies de *Turnera* de la serie Stenodyctiae: *T. longipes* Triana ex Urb. y *T. castilloi* Arbo (Gonzalez & Arbo, 2005).

Los demás NEF estudiados corresponden a la categoría de elevados (Zimmermann, 1932). Presentan un cuerpo bien desarrollado y notoriamente elevado por sobre el nivel de la hoja, a veces incluso presentan un brevísimo estípite. En estas especies el nectario se presenta en tres formas diferentes: 1) como un cuerpo globoso, con la superficie secretora convexa y sin reborde; 2) como un cuerpo hemisférico o mesetiforme, con superficie secretora plana a ligeramente convexa y con reborde poco marcado; y 3) como NEF cupuliformes de superficie secretora cóncava y reborde conspicuo.

La anatomía de los nectarios presenta el mismo esquema básico en todos los casos. La epidermis secretora es 1-2 estratificada en la mayoría de las especies, a excepción de *T. annularis*, *T. panamensis* y *T. aurantiaca* donde se observaron hasta 4-5 capas de células epidérmicas glandulares. Esta epidermis está constituida por células alargadas, que pueden dividirse en sentido periclinal u oblicuo, y forman columnas, también denominadas «cuerpos secretores», observadas en *Turnera ulmifolia* por Elias *et al.* (1975), y también observadas en otras especies estudiadas anteriormente (Gonzalez, 1996; Gonzalez & Arbo, 2005).

Piriqueta suborbicularis, *Turnera luetzelburgii* y *T. blanchetiana* poseen papilas epidérmicas y pelos de diversos tipos en el reborde del NEF, característica ya observada en otros NEF de *Turnera* (Gonzalez, 1996).

En la serie Stenodyctiae se destaca *T. aurantiaca* por la presencia de macrosclereidas en el contorno del NEF. Esta característica ya fue descrita en los nectarios de *T. castilloi*, perteneciente a la misma serie (Gonzalez & Arbo, 2005).

Los NEF elevados presentan parénquima glandular subepidérmico; en los NEF planos, el parénquima glandular casi desaparece siendo

reemplazado por parénquima fundamental, donde se destaca la presencia de drusas. El mayor o menor desarrollo de este último tejido constituye la diferencia entre ambos tipos de nectarios. En los NEF elevados el parénquima glandular compone la mayor parte del cuerpo del mismo, mientras que en los NEF planos es escaso y, debido a que estos NEF se ubican sobre el mesófilo, la transición con el clorénquima es gradual. En *P. capensis* el parénquima posee verdaderos idioblastos con drusas.

Los tejidos del nectario pueden presentar sustancias tánicas, que por su ubicación, permiten caracterizar a algunas especies por su distribución. En *T. capitata* se concentran en la zona central de la epidermis secretora. En las especies de la serie *Leiocarpae* las sustancias tánicas son muy abundantes en el parénquima glandular y en la epidermis del reborde de los NEF, característica ya descrita en otras especies de esta serie (Gonzalez, 1996).

Los NEF están inervados por una traza vascular cuyas últimas ramas son floemáticas y llegan hasta 3-4 capas por debajo de la epidermis glandular. Las últimas ramas del xilema generalmente están constituidas por traqueoides, ya descriptos en algunos NEF de *Turnera* (Gonzalez, 1996); Rao (1991) describió a estos idioblastos generalmente relacionados con las vénulas de las hojas. De acuerdo a la clasificación propuesta por Elias (Bentley & Elias, 1983), los NEF de *Turnera* y *Piriqueta* corresponden al tipo **vascularizado**.

En el presente trabajo se describe un tercer tipo de "poro": **foveolado**, superficialmente se caracteriza por presentar una perforación diminuta, en corte longitudinal del NEF la epidermis no se encuentra

elevada por el parénquima subyacente, y además muestra menor espesor en la región del "poro". La cutícula es gruesa sobre la epidermis secretora, pero está adelgazada y permanece adherida a las células del "poro", igual que en los NEF de la serie *Turnera* (=Canaligerae) (Gonzalez, 1996). Este tipo de "poro" foveolado se encontró en distintos grupos de especies estudiados en este trabajo, y en diversos formatos de nectario: en *T. kuhlmanniana* y *T. laciniata* (serie *Anomalae*) y *T. luetzelburgii* (serie *Leiocarpae*), con NEF cupuliformes; en *T. aromatica* (serie *Annulares*) y *T. brasiliensis* (serie *Salicifoliae*), con nectarios elevados, y en especies de varias series con nectarios planos (Tabla 2).

En algunas especies el estado del material estudiado no permitió la clara observación de la epidermis glandular, por lo que no se puede especificar si presentan o no "poro" (Tabla 2).

Ciertas especies presentan una cuña cuticular en el centro del "poro", donde la cutícula es delgada facilitando la salida del néctar; esta característica es evidente en *P. taubatensis* y *P. suborbicularis*. La presencia de cuñas cuticulares en las células epidérmicas que limitan con la epidermis glandular evitaría que el néctar escurra por los bordes del tejido secretor. Considerando estas particularidades, y que en ningún caso se observó ruptura de la cutícula, la secreción del néctar sería transcuticular.

Piriqueta suborbicularis y *P. taubatensis* se distinguen de las restantes especies del género por tener coléteres sésiles con un "poro" en los dientes apicales de las hojas, tipo de coléter que también se encuentra en *T. bahiensis* (Gonzalez, 1998). Además de su anatomía y modo de secreción similares, la posición de estos coléteres en las hojas indica una

Tabla 2. Distribución de las especies estudiadas de acuerdo al tipo de NEF y "poro".

NEF \ poro		sin poro / no observado*	foveolado	crateriforme / mesetiforme
plano		<i>Turnera cearensis</i> (Anomalae) <i>T. sancta</i> (Anomalae) <i>T. stipularis</i> (Anomalae)	<i>Piriqueta capensis</i> <i>Turnera kuhlmanniana</i> (Anomalae) <i>T. laciniata</i> (Anomalae) <i>T. blanchetiana</i> (Anomalae) <i>T. panamensis</i> (Salicifoliae)	
elevado	globoso	<i>T. bahiensis</i> (Anomalae)	<i>P. taubatensis</i> <i>P. suborbicularis</i> <i>T. blanchetiana</i> (Anomalae) <i>T. annularis</i> (Annulares) <i>T. capitata</i> (Capitatae) <i>T. maracasana</i> (Capitatae)	
	hemisférico	* <i>T. aurantiaca</i> (Stenodictyae)	<i>T. aromatica</i> (Annulares) <i>T. brasiliensis</i> (Salicifoliae)	
	cupuliforme	* <i>T. rubrobracteata</i> * <i>Leiocarpae</i> (1996)	<i>T. kuhlmanniana</i> (Anomalae) <i>T. laciniata</i> (Anomalae) <i>T. luetzelburgii</i> (Leiocarpae)	<i>T. hassleriana</i> (Leiocarpae) y serie <i>Turnera</i> (1996)

posible transición con los nectarios, ya que hay NEF en los dientes basales de la hoja y coléteres sésiles en los de la región media y apical. Los caracteres diferenciales entre estas estructuras son la vascularización y el tamaño, encontrándose estados transicionales. Se observa esta sucesión en *P. suborbicularis*, *P. taubatensis*, *T. bahiensis* (serie Anomalae) y *T. annularis* (serie Annulares).

Teniendo en cuenta los caracteres analizados, se propone la siguiente secuencia morfológica (Tabla 2):

1) Los NEF menos especializados son los planos que no poseen “poro”, encontrados en tres especies de *Turnera* de la serie Anomalae.

2) Luego se encuentran las especies con nectarios planos con “poros” foveolados, hallados en *Piriqueta capensis*, *Turnera blanchetiana*, *T. panamensis* y aquellas especies que presentan formas intermedias.

3) Los NEF elevados, tanto globosos o hemisféricos como cupuliformes, serían más especializados. En *T. bahiensis* (serie Anomalae), *T. burantiaca* (serie Stenodyctia), *T. rubrobracteata* (serie Turnera) así como en la mayoría de las especies de la serie Leiocarpae el “poro” es inconspicuo o no se observó en los cortes histológicos (cfr. Gonzalez, 1996). Otros taxones presentan “poros” foveolados, como las restantes especies de *Piriqueta*, las especies de las series Capitatae y Annulares, además de *T. laciniata*, *T. kuhlmanniana* (serie Anomalae) y *T. luetzelburgii* (serie Leiocarpae).

4) Por último, están los NEF cupuliformes con “poro” crateriforme / mesetiforme como los de *T. hassleriana* Urban (serie Leiocarpae) y las especies de la serie Turnera (cfr. Gonzalez, 1996 y el presente aporte).

Considerando los caracteres florales, las series Turnera y Anomalae se presentan como las más avanzadas del género (Arbo, 1986; 2000; 2005; Gonzalez, 2001). La serie Turnera (= Canaligerae) presenta además los NEF más especializados (Gonzalez, 1996).

Es evidente que en algunos casos, la estructura de los nectarios está correlacionada con otros caracteres morfológicos, que permiten delimitar las series del género, pero en otros casos los NEF no exhiben correlación. Así, la serie Anomalae presenta dos grupos de especies, ubicadas en posición dispar en la secuencia morfológica propuesta, y algunas especies presentan dos tipos de NEF en la misma hoja: elevados con “poro” en la zona basal de la misma, y planos sin “poro” en las regiones media y

apical. Similar variación presentan los NEF de *Piriqueta suborbicularis*. En ambos casos se presentan NEF con caracteres intermedios.

Ciertas especies son difíciles de ubicar en la secuencia propuesta, ya que presentan simultáneamente rasgos avanzados, como ser el formato hemisférico o cupuliforme, y sin embargo no pudo observarse la ocurrencia de un “poro”. Esta heterogeneidad de atributos se ha observado en especies de la serie Leiocarpae, *T. aurantiaca* (Stenodyctyae) y en *T. rubrobracteata*.

El aporte de este estudio es brindar un set de caracteres que permitirán establecer criterios para la delimitación de estados de carácter, útiles en la construcción de matrices en futuros análisis filogenéticos. Se presenta además una secuencia morfológica para los nectarios extraflorales de los géneros *Turnera* y *Piriqueta*, basada en datos morfo-anatómicos.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. María Mercedes Arbo por la lectura crítica del manuscrito y a los revisores anónimos por las sugerencias brindadas para mejorar el presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ARBO, M. M. 1986. Paraguay: centro importante de especiación en las Turneráceas. *Candollea* 41: 211-218.
- ARBO, M. M. 1993. Nuevas especies americanas de Turnera (Turneraceae). *Bonplandia* 7: 57-93.
- ARBO, M. M. 1995. Turneraceae, Parte I, Piriqueta. *Flora Neotropica*, Monograph 67. New York Botanical Garden, New York.
- ARBO, M. M. 1997. Estudios sistemáticos en Turnera (Turneraceae) I. Series Salicifoliae y Stenodyctiae. *Bonplandia* 9: 151-208.
- ARBO, M. M. 2000. Estudios sistemáticos en Turnera (Turneraceae) II. Series Annulares, Capitatae, Microphyllae y Papilliferae. *Bonplandia* 10: 1-82.
- ARBO, M. M. 2004. Revisión taxonómica de las especies de Turnera de las series Turnera y Anomalae (Turneraceae). *Tesis Doctoral, UNNE*.
- ARBO, M. M. 2005. Estudios sistemáticos en Turnera (Turneraceae) III. Series Anomalae y Turnera. *Bonplandia* 14: 115-318.
- BENTLEY, B. & T. ELIAS. 1983. *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York.

- BERGER, M. G. 1919. Etude organographique, anatomique et pharmacologique de la famille des Turnéracées. *Thèse pour le Doctorat de L'Université*, Lille.
- ELIAS, T., W. R. ROZICH & L. NEWCOMBE. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia*. *Amer. J. Bot.* 62: 570-576.
- FAHN, A. 1956. Plant Idioblasts: remarkable examples of cell specialization. *Protoplasma* 46: 184-193.
- FAHN, A. 1979a. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, New York.
- FAHN, A. 1979b. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Amer. J. Bot.* 66: 977-985.
- FAHN, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *Tansley Review* 14. *New Phytol.* 108: 229-257.
- FOSTER, A. S. 1956. Plant idioblasts: remarkable examples of cell specialization. *Protoplasma* 46: 184-193.
- FREY-WYSSLING, A. 1955. The phloem supply to the nectaries. *Acta Bot. Neerl.* 4(3): 358-369.
- GONZALEZ, A. M. 1996. Nectarios extraflorales en *Turnera*, series Canaligeræ y Leiocarpæ. *Bonplandia* 9: 129-143.
- GONZALEZ, A. M. 1998. Colleters in *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 128: 215-228.
- GONZALEZ, A. M. 2001. Nectarios y Vascularización Floral de *Piriqueta* y *Turnera* (Turneraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 36: 47-68.
- GONZALEZ, A. M. & M. M. ARBO. 2004. Trichome complement of *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). *Bot. Journal of the Linnean Society*. Gran Bretaña, 144: 85-97.
- GONZALEZ, A. M. & M. M. ARBO. 2005. Anatomía de algunas especies de Turneráceas. *Acta Bot. Venez.* 28: 369-394.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw Hill, New York.
- LUQUE, R., H. C. SOUSA, & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta Bot. Brasil.* 10: 199-212.
- KEELER, K. & R. KAUL. 1979. Morphology and distribution of petiolar nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 66: 946-952.
- RAO, T. A. 1991. *Compendium of foliar sclereids in angiosperms: morphology and taxonomy*. Wiley Eastern Limited, New Delhi.
- TOTH-SOMA, L. T. & S. GULYAS. 1991. Anatomical connection between intracellular and extracellular secretions in *Euphorbia* genus. *Acta Biol. (Szeged)* 37: 19-23.
- ZIMMERMANN, J. G. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beih. Bot. Centralbl.* 49 A: 99-196.

Recibido el 06 de Abril de 2006, aceptado el 01 de Septiembre de 2006.