

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

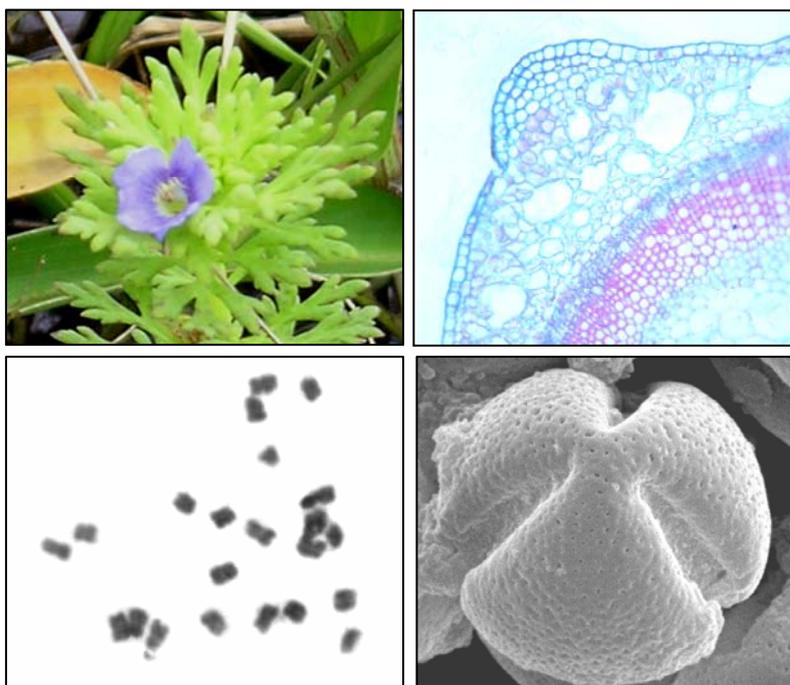
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

DOCTORADO de la UNNE "ÁREA RECURSOS NATURALES"

ESTUDIOS MORFO-ANATÓMICOS, CROMOSÓMICOS

y PALINOLÓGICOS EN ESPECIES DE *STEMODIA*

(SCROPHULARIACEAE)



Lic. María de las Mercedes Sosa

Instituto de Botánica del Nordeste

Director: Ing. Agr. Aveliano Fernández

Co-director: Dr. Gabriel Bernardello

2009

Para Pilar y Mía

RECONOCIMIENTOS

A mi director de tesis, Aveliano Fernández, por el asesoramiento científico que me ha brindado durante todos estos años.

A mi co-director, Gabriel Bernardello, por la lectura crítica de la tesis.

A mi maestra en la botánica, Sara G. Tressens, por el asesoramiento brindado y la lectura crítica de la tesis.

Al Ingeniero Antonio Krapovickas por la lectura crítica de la tesis.

A Guillermo Seijo y Viviana Solís Neffa por el asesoramiento brindado.

A Stella Maris Solís y Ana María González, por toda la ayuda brindada en los estudios anatómicos.

A Cristina Salgado por el asesoramiento en el análisis palinológico.

A Andrea Panseri por la ayuda con los datos estadísticos y el estímulo constante.

A todos los compañeros del Laboratorio de Citogenética, por tantas horas y charlas compartidas.

A todos aquellos con los que compartí mis viajes de colección, en especial a Aurelio Schinini, Manuela Rodríguez, Héctor Keller, Oscar Vanni, Gabriela López, entre otros.

A los herbarios de los Institutos Darwinion y Lillo por los préstamos de material.

A los bibliotecarios, Sergio Cáceres e Ilene Wichmann por su buena predisposición.

A Carmen, Cecilia y Susana, por la ayuda brindada.

A José A. Guidici por su excelente desempeño como director de posgrado.

Al CONICET por la beca otorgada para la realización de esta tesis.

Al subsidio otorgado por la UNNE.

AGRADECIMIENTOS ESPECIALES

A mis padres y abuelos, por transmitirme el valor de la perseverancia.

A mis hijas por todo el amor que me brindan.

A mi esposo por comprenderme.

A mis hermanos y suegros simplemente por estar cuando más los necesito.

A Lily por los mates y charlas compartidas.

A mis amigos por el estímulo constante que me brindaron todo este tiempo.

A todos los que de una u otra manera me ayudaron con sus palabras de aliento en este trayecto de mi vida.

Los resultados obtenidos en esta tesis se volcaron en los siguientes trabajos:

1. PUBLICACIONES

1.1 SOSA, M. de las M. 2005. Anatomía foliar y caulinar en especies de *Stemodia* (Scrophulariaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40 (1-2): 61-71.

1.2 SOSA, M. de las M. 2008. Anatomía foliar y caulinar de *Stemodia hassleriana* (Scrophulariaceae), una especie endémica del Paraguay. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43 (3-4): 255 - 259.

1.3 SOSA, M. de las M., G. J. Seijo & A. Fernández. 2008. Cytogeographic analysis of southern South American species of *Stemodia* (Scrophulariaceae). *Annales Botanici Fennici* (en prensa).

1.4 SOSA, M. de las M. & C. R. SALGADO. 2009. Morfología polínica de especies de *Stemodia* (Scrophulariaceae) de Sudamérica austral. Enviado a *Darwiniana*.

2. PRESENTACIONES EN CONGRESOS

2.1 XXIX Jornadas Argentinas de Botánica y XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile. San Luis, 19 al 23 de octubre del 2003. Sosa, M.M. & G. Seijo. 2003. "Números cromosómicos de Especies Sudamericanas de *Stemodia* (Scrophulariaceae)". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 38 (Supl.): 248.

2.2 XXX Jornadas Argentinas de Botánica. Rosario, noviembre del 2005. Sosa, M. M. 2005. "Estudios morfo-anatómicos en series poliploides de *Stemodia hyptoides* Cham. & Schldtl. (Scrophulariaceae)". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40 (Supl.): 149.

2.3 57° Congresso Nacional de Botânica, 13° Encontro Estadual de Botânicos e no 5° Encontro Estadual de Herbários, Gramado, RS; Brasil, 4 al 12 de noviembre de 2006. Sosa, M. M. & M. Dematteis. "Números cromosómicos y distribución geográfica en especies sudamericanas de *Stemodia* L. (Scrophulariaceae)".

2.4 XXXI Jornadas Argentinas de Botánica. Corrientes, septiembre del 2007. Sosa, M. M. 2007. "Variación de caracteres florales entre poblaciones de *Stemodia hyptoides* (Scrophulariaceae)". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42 (Sup.): 113.

2.5 XXXI Jornadas Argentinas de Botánica. Corrientes, septiembre del 2007. Sosa, M. M. 2007. "Identidad de *Stemodia hyptoides* y *Stemodia stricta* (Scrophulariaceae) en una zona de simpatria". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42 (Sup.): 140.

2.6 Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2008. UNNE, Corrientes. Sosa, M. M. & C. Salgado. 2008. "El polen de *Stemodia* L. (Scrophulariaceae) del extremo sur de Sudamérica". (www.unne.edu.ar)

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
Resumen	1
Summary	3
Introducción	5
Objetivos	9
Taxonomía	
Introducción	11
Materiales y Métodos	14
Resultados	
Historia del género	16
Tratamiento taxonómico	18
Distribución geográfica	19
Descripción de las especies	22
Anatomía	
Introducción	55
Materiales y Métodos	56
Resultados	
Hoja	60
Tallo	70
Clave con caracteres anatómicos	71
Discusión	76
Citología	
Introducción	80
Materiales y Métodos	82
Resultados	
Recuentos cromosómicos	86
Fertilidad de los granos de polen y análisis de las esporadas	94
Cariotipos	100
Citogeografía	112
Discusión	116

Morfo-anatomía y poliploidía	
Introducción	122
Materiales y Métodos	123
Resultados y Discusión	129
Morfología y Taxonomía en <i>Stemodia hyptoides</i> y <i>S. stricta</i>	
Introducción	158
Materiales y Métodos	159
Resultados y Discusión	161
Palinología	
Introducción	171
Materiales y Métodos	172
Resultados	175
Discusión	183
Conclusiones	185
Bibliografía	188
Apéndice	204

Índice de Tablas

	Pág.
Tabla 1 Caracteres diferenciales de la hoja	68
Tabla 2 Tricomas presentes en tallos y hojas: caracteres diferenciales	69
Tabla 3 Caracteres diferenciales de tallo	73
Tabla 4 Material estudiado y números cromosómicos observados	87
Tabla 5 Fertilidad de los granos de polen de las especies de <i>Stemodia</i>	94
Tabla 6 Análisis de las esporadas en <i>S. hyptoides</i>	97
Tabla 7 Análisis de los cariotipos	103
Tabla 8 Coeficientes de variación de los cromosomas	107
Tabla 9 Matriz del análisis estadístico de los parámetros de los cromosomas	108
Tabla 10 Contribución de las variables a los Ejes 1 y 2	110
Tabla 11 Números cromosómicos, coleccionistas y localidades de <i>S. hyptoides</i>	126
Tabla 12 Caracteres morfológicos y anatómicos utilizados y su codificación	127
Tabla 13 Media aritmética, desvío estándar, valores máximos y mínimos de los caracteres exomorfológicos analizados en las poblaciones de <i>S. hyptoides</i>	131
Tabla 14. Media aritmética, desvío estándar, valores máximos y mínimos de los caracteres florales analizados en las poblaciones de <i>S. hyptoides</i>	135
Tabla 15. Media aritmética, desvío estándar, valores máximos y mínimos de los caracteres anatómicos analizados en las poblaciones de <i>S. hyptoides</i>	139
Tabla 16. Media aritmética, desvío estándar, valores máximos y mínimos de los caracteres cuantitativos analizados en los tres citotipos de <i>S. hyptoides</i>	142
Tabla 17. Matriz de datos utilizada para la elaboración del fenograma y el ACP	143
Tabla 19. Coleccionistas y localidades de <i>S. hyptoides</i> y <i>S. stricta</i>	160

Tabla 20. Media aritmética, desvío estándar, valores máximo y mínimo de los caracteres analizados en <i>S. stricta</i> y en <i>S. hyptoides</i>	164
Tabla 21. Matriz utilizada para realizar el fenograma y el ACP	165
Tabla 22. Contribución de las variables a los Ejes 1, 2 y 3	167
Tabla 23. Valores obtenidos de las mediciones de los granos de polen	177
Tabla 24. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. ericifolia</i>	204
Tabla 25. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. hassleriana</i>	205
Tabla 26. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. hyptoides</i> (2n=22)	206
Tabla 27. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. hyptoides</i> (2n=44)	207
Tabla 28. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. lanceolata</i>	208
Tabla 29. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. lobelioides</i>	209
Tabla 30. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. stricta</i>	210
Tabla 31. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de <i>S. verticillata</i>	211

Índice de Figuras

	Pág.
Fig. 1 Mapa de distribución de las especies sudamericanas del género <i>Stemodia</i>	20
Fig. 2 Mapa de distribución de <i>Stemodia ericifolia</i>	23
Fig. 3 <i>Stemodia ericifolia</i> , hábitat y detalle de una rama	26
Fig. 4 Mapa de distribución de <i>Stemodia hassleriana</i>	28
Fig. 5 <i>Stemodia hassleriana</i> , hábitat, detalle de una hoja y flor	29
Fig. 6 Mapa de distribución de <i>Stemodia hyptoides</i>	31
Fig. 7 <i>Stemodia hyptoides</i> , hábitat, detalle de inflorescencia	33
Fig. 8 Mapa de distribución de <i>Stemodia lanceolata</i>	35
Fig. 9 <i>Stemodia lanceolata</i> , hábitat, detalle de inflorescencia	38
Fig. 10 Mapa de distribución de <i>Stemodia lobelioides</i>	40
Fig. 11 <i>Stemodia lobelioides</i> , detalle de una rama florífera	41
Fig. 12 Mapa de distribución de <i>Stemodia palustris</i>	43
Fig. 13 <i>Stemodia palustris</i> , detalle de una rama florífera	45
Fig. 14 Mapa de distribución de <i>Stemodia stricta</i>	47
Fig. 15 <i>Stemodia stricta</i> , hábitat y detalle de una inflorescencia	49
Fig. 16 Mapa de distribución de <i>Stemodia verticillata</i>	51
Fig. 17 <i>Stemodia verticillata</i> , planta y detalle de una flor	53
Fig. 18 Papilas	63
Fig. 19 Tricomas	64
Fig. 20 Tricomas glandulares	65
Fig. 21 Estomas	66
Fig. 22 Mesófilo y tricomas	67
Fig. 23 Estructura de los tallos	74

Fig. 24 Sectores de los transcortes de tallos	75
Fig. 25 Metafases mitóticas de <i>Stemodia</i>	92
Fig. 26 Metafases mitóticas de <i>Stemodia</i> con citotipo poliploide	93
Fig. 27 Gráfico de barras de la fertilidad de polen en las especies de <i>Stemodia</i>	95
Fig. 28 Gráfico de barras del análisis de las tétradas en <i>Stemodia hyptoides</i>	97
Fig. 29 Tétradas normales y anormales en <i>Stemodia hyptoides</i>	98
Fig. 30 Mónadas y tríadas en <i>Stemodia hyptoides</i>	99
Fig. 31 Idiogramas de <i>S. ericifolia</i> , <i>S. hassleriana</i> y <i>S. lanceolata</i>	104
Fig. 32 Idiogramas de <i>S. stricta</i> , <i>S. verticillata</i> y <i>S. lobelioides</i>	105
Fig. 33 Idiogramas de <i>S. hyptoides</i> con citotipo diploide y tetraploide	106
Fig. 34 Diagrama de dispersión que representa la asimetría intracromosómica (A ₁) y la intercromosómica (A ₂)	107
Fig. 35 Fenograma resultante del agrupamiento UPGMA de las especies de <i>Stemodia</i>	109
Fig. 36 Análisis de Componentes Principales (Ejes 1 y 2) de las especies de <i>Stemodia</i>	111
Fig. 37 Ubicación geográfica de las localidades analizadas citológicamente de <i>S. ericifolia</i> , <i>S. hassleriana</i> , <i>S. lanceolata</i> y <i>S. lobelioides</i>	113
Fig. 38 Ubicación geográfica de las localidades analizadas citológicamente de <i>Stemodia palustris</i> , <i>S. stricta</i> , y <i>S. verticillata</i>	114
Fig. 39 Mapa de distribución de los citotipos de <i>Stemodia hyptoides</i>	115
Fig. 40 Fenograma de las poblaciones de <i>Stemodia hyptoides</i> con diferentes citotipos	146
Fig. 41 Diagrama de ordenamiento de las poblaciones según ACP, de los Ejes 1 y 2	147
Fig. 42 Diagrama de ordenamiento de las poblaciones según ACP, de los Ejes 1 y 3	148
Fig. 43 Forma y longitud de hoja y de la corola en <i>Stemodia hyptoides</i>	153

Fig. 44 Granos de polen y óvulos de <i>Stemodia hyptoides</i>	154
Fig. 45 Gráfico de columnas de forma piramidal donde se observa la variación en los tamaños del polen de los tres citotipos de <i>Stemodia hyptoides</i>	155
Fig. 46 Tipos de estomas en los tres citotipos de <i>Stemodia hyptoides</i>	156
Fig. 47 Fenograma resultante del agrupamiento UPGMA de <i>Stemodia hyptoides</i> y <i>S. stricta</i>	168
Fig. 48 Diagrama de ordenamiento según ACP, de <i>Stemodia hyptoides</i> y <i>S. stricta</i>	169
Fig. 49 Granos de polen vistos al microscopio óptico y electrónico de <i>Stemodia ericifolia</i> , <i>S. hassleriana</i> y <i>S. hyptoides</i>	179
Fig. 50 Granos de polen vistos al microscopio óptico y electrónico de <i>Stemodia lanceolata</i> y <i>S. lobelioides</i>	180
Fig. 51 Granos de polen vistos al microscopio óptico y electrónico de <i>Stemodia palustris</i> y <i>S. verticillata</i>	181
Fig. 52. Diagrama de caja representando los valores de los volúmenes de los granos de polen	182

Estudios morfo-anatómicos, cromosómicos y palinológicos en especies de *Stemodia* (Scrophulariaceae)

RESUMEN

Stemodia L. es un género con 49 especies, perteneciente a la familia Scrophulariaceae. Está muy bien representado en América del Sur donde crecen un total de 20 especies. En algunas especies sudamericanas la gran variabilidad morfológica dificulta su identificación y sus límites con especies afines no siempre están claramente definidos.

En el presente estudio se evaluó la utilidad taxonómica y sistemática de caracteres morfológicos, anatómicos, cromosómicos y palinológicos. El análisis exomorfológico realizado permitió la selección de caracteres válidos con los que se elaboró una clave para la identificación de las especies.

El estudio anatómico reveló la existencia de algunos caracteres que pueden ser útiles para su diferenciación tanto en hoja como en tallo. Los caracteres anatómicos foliares válidos para diferenciar a las especies son las paredes anticlinales de las células epidérmicas fundamentales, los tipos de tricomas, los tipos de estomas y la estructura del mesofilo. La diferencia fundamental se observa en el tallo, en caracteres como el contorno, la presencia o ausencia de aerénquima cortical, de colénquima y de laguna medular. En base a las diferencias encontradas se elaboró una clave con caracteres anatómicos que permiten diferenciar a las especies estudiadas.

Todas las especies analizadas presentaron el número básico $x = 11$ y se detectaron tres niveles de ploidía en *Stemodia hyptoides*. Se observó un alto porcentaje de granos de polen fértil. Los cariotipos de las especies de *Stemodia* que se presentan en esta tesis constituyen los primeros realizados para el género. La constancia de las fórmulas cariotípicas en los diploides y en los poliploides sugiere que no habrían ocurrido grandes cambios estructurales durante la diversificación de las especies.

Se realizaron estudios morfo-anatómicos en *Stemodia hyptoides* debido a que se registraron tres niveles de ploidía. Los resultados obtenidos indican que gran parte de esa variación morfológica

se debe al efecto gigas a causa de la poliploidía. Las poblaciones diploides de *S. hyptoides* se asemejan morfológicamente a *S. stricta*, por ello, se analizaron comparativamente caracteres morfo-anatómicos de ambas especies. El análisis estadístico demostró que un conjunto de caracteres permite separar ambas especies.

Los estudios palinológicos realizados en las especies de *Stemodia* estudiadas, indican una alta homogeneidad en sus caracteres, lo cual sugiere que el género es estenopalínico, a pesar de que se observan pequeñas diferencias en algunas especies tanto en la forma como en el tamaño de los granos.

Los resultados obtenidos revelan que la poliploidía habría sido uno de los mecanismos que han contribuido a la evolución del género *Stemodia*. Ello ha generado una gran variabilidad en algunas especies dificultando la identificación de las mismas, ya que las especies con distintos niveles de ploidía son más variables morfológicamente que las especies con $2n=22$.

**Morpho-anatomical, chromosomal and palynological studies in species of
Stemodia (Scrophulariaceae)**

SUMMARY

Stemodia L. is a genus with 49 species, belonging to the Scrophulariaceae family. In South America this genus is very well represented with a total of 20 species. In some South American species its great morphologic variability makes difficult its identification and the limits with related species are not always clearly defined.

In the present study the taxonomic and systematic significance of morphological, anatomical, chromosomal, and palynological characters is evaluated. The exomorphologic analysis permitted the selection of valid characters to elaborate a key for the identification of the species.

The anatomical study revealed the existence of characters that can be useful for their differentiation both in leaf and in stem. The useful anatomical characters of the leaves to differentiate the species are: the anticlinal walls of the epidermical cells, types of trichomes, types of stomata and the mesophyll structure. The fundamental difference was observed in the stem, in characters such as the contour of the stem, the presence or absence of aerenchyma, collenchyma and medullar lagoon. On the basis of these differences a key for the identification was elaborated to differentiate the species studied.

All the studied species showed basic chromosome number $x = 11$, with three ploidy levels in *Stemodia hyptoides*. A high percentage of pollen fertility was observed. The karyotypes of the species of *Stemodia* presented in this thesis constitute the first report for the genus. The similarity of the karyotypic formula between the diploids and the polyploids taxa suggests that they probably would not have experienced greater structural changes during the diversification of the species.

Morpho-anatomical studies were carried out in *Stemodia hyptoides* because of three different levels of ploidy were registered. The results obtained here indicate that most morphologic

variation should be produced by the “gigas” effect; which commonly occurs in polyploids. Because of the diploid populations of *S. hyptoides* resemble morphologically to *S. stricta*, morpho-anatomical characters of both species were analyzed comparatively. The statistical analysis demonstrated that an important number of features allow to differentiate both species.

The palynological studies performed in *Stemodia* species shows a high homogeneity in the characters evaluated. They suggest that the genus is stenopalynous, although small differences in some species as in shape and size are observed.

The obtained results reveal that polyploidy would have been one of the mechanisms that have contributed to the evolution of *Stemodia*. This has produced a great variability in some species making difficult its taxonomic identification, since the species with the different ploidy levels are morphologically more variable than the species with $2n=22$.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Stemodia L. (Scrophulariaceae) es un género pantropical, con 49 especies que se distribuyen preferentemente en la región neotropical (Dawson, 1968; Turner & Cowan, 1993a; Barringer & Burger, 2000). Minod (1918) cita 31 especies para América, mientras que Turner & Cowan (1993b) reconocen 29, de las cuales 16 son exclusivas para América del Sur, 9 de América del Norte y 4 especies distribuidas en ambos hemisferios.

La distribución de las especies de *Stemodia* en Sudamérica sugiere la existencia de dos centros de diversificación. Uno en el este de Brasil y otro en Paraguay, Uruguay, Argentina, Chile y el extremo sur de Brasil (Rio Grande do Sul). Este último centro incluye las siguientes especies: *S. durantifolia* (L.) Swartz var. *chilensis* (Benth.) C. Cowan, *S. ericifolia* (Kuntze) K. Schum., *S. hassleriana* Chodat, *S. hyptoides* Cham. & Schltdl., *S. lanceolata* Benth., *S. lobelioides* Lehm., *S. palustris* A.St.-Hil., *S. stricta* Cham. & Schltdl., *S. verticillata* (Mill.) Hassl. De las especies citadas, ocho son exclusivamente sudamericanas; la única especie con una distribución más amplia, que crece tanto en América del Norte como en América del Sur, es *S. verticillata* (Turner & Cowan, 1993b).

Turner & Cowan (1993b) señalan que algunas de las especies citadas para América del Sur exhiben una gran variación morfológica tanto a nivel inter como intra-específico. Esta variabilidad, que se ha podido constatar en observaciones en el campo, dificulta en algunos casos la identificación de las entidades. Es lo que ocurre entre *Stemodia stricta*, *S. hyptoides* y *S. lanceolata*, especies parcialmente simpátricas.

Minod (1918) ha citado la presencia de un “Typus Intermedius” dentro del complejo *S. stricta* que más tarde fue considerado por Turner & Cowan (1993b) como un probable híbrido entre *S. stricta* y *S. hyptoides*.

Solereder (1986) y Metcalfe & Chalk (1957, 1983) aportan evidencia de que los estudios anatómicos en muchos casos sirven de refuerzo para la ubicación taxonómica de muchas especies

de dicotiledóneas. Estos autores coinciden en señalar que hay determinados caracteres que son típicos de la familia Scrophulariaceae, pero no se conocen antecedentes de estudios anatómicos en el género *Stemodia*.

Los estudios cromosómicos resultan de gran utilidad en taxonomía ya que sirven de base, junto con otros datos como los morfológicos y moleculares, para establecer relaciones filogenéticas y comprender los procesos evolutivos que ocurren en grupos de organismos (Poggio & Naranjo, 2004). En el género *Stemodia* son escasos estos estudios; los primeros registros que se dieron a conocer son los de *S. viscosa* Roxb. con $2n=42$ (Raghavan & Srinivasan, 1940) y de *S. verticillata* con $2n=22$ (reportado como *S. parviflora* Ait. en Fedorov, 1974). Más tarde, en 1987, Subramanian & Pondmudi citaron a *S. viscosa* Roxb. con $2n=28$, y Turner & Cowan (1993a) a *S. multifida* (Michx.) Spreng. con $2n=44$. Para las especies que crecen en América del Sur se citó a *S. ericifolia*, *S. lanceolata* y *S. verticillata* con $2n=22$ y a *S. hyptoides* con $2n = 66$ (Sosa & Seijo, 2002).

Algunos autores han demostrado que la variación morfológica que presentan algunas especies puede atribuirse, al menos en parte, a uno o varios factores relacionados con la poliploidía (Stebbins, 1971; Soltis & Soltis, 1999; Otto & Whitton, 2000), la cual representa un mecanismo de especiación muy común en plantas. La poliploidía puede ejercer efectos en la morfología de las plantas, sobre todo incrementando el tamaño de las células, el cual es conocido como "efecto *gigas*" o "gigantismo" (Stebbins, 1971; Lewis, 1980; Grant, 1989; Lacadena, 1996). Este efecto se manifiesta de forma particular en hojas, flores, frutos y semillas, donde se observa que el tamaño de las células aumenta a medida que aumenta el nivel de ploidía (Lewis, 1980; Almada *et al.* 2006). Los caracteres más clásicos empleados para distinguir los citotipos diploides y poliploides de especies afines son el tamaño de los granos de polen y de las células epidérmicas, sobre todo de las células oclusivas de los estomas (Beck *et al.* 2003). Las diferencias que se observan entre los distintos niveles de ploidía son muy claras, de manera que en algunos casos, la

determinación del nivel de ploidía se puede realizar a partir de material del cual se desconoce el número cromosómico (Stebbins, 1971; Lewis, 1980; Grant, 1989; Otto & Whitton, 2000).

En este sentido varios mecanismos pueden estar actuando en la naturaleza para determinar la continuidad de los caracteres morfológicos entre las especies, pero las tres situaciones más comunes pueden ser: 1) Flujo de genes entre diferentes especies con el establecimiento de zonas híbridas (Rieseberg *et al.*, 1999; Arnold, 2000); 2) variación morfológica asociada a distintos niveles de ploidía dentro de una serie poliploide (Stebbins, 1971; Lewis, 1980); o 3) una mezcla de ambos mecanismos que dan lugar a complejos híbridos y poliploides (Grant, 1989).

La biología reproductiva en *Stemodia* aún no ha sido estudiada y, por consiguiente no se conocen datos sobre el flujo de genes entre distintas especies. Sin embargo, los estudios cromosómicos realizados proporcionan valiosos datos que permitirían conocer el mecanismo que determina la continuidad morfológica entre las especies.

Los estudios palinológicos también constituyen una herramienta valiosa que permite separar entidades taxonómicas; en ese sentido en algunos géneros de la familia Scrophulariaceae han servido de base para la formación de grupos taxonómicos (Hong, 1984). La morfología polínica del género *Stemodia* L. no ha sido estudiada, excepto una breve descripción de *S. viscosa* Roxb. (Varghese, 1968), especie del Viejo Mundo.

El hallazgo de diferentes niveles de ploidía en algunas especies de *Stemodia* permite suponer que la variabilidad morfológica y anatómica encontrada entre y dentro de algunas especies sea, al menos en parte, el resultado del proceso de poliploidización. Un estudio biosistemático de dichas especies, que incluya entre otros aspectos la caracterización citológica, morfológica, anatómica, palinológica y la distribución geográfica, podría ayudar a la resolución de los problemas taxonómicos y a la interpretación de los procesos que han contribuido a la gran variación morfológica y anatómica de las especies de *Stemodia*.

Sobre la base de estos antecedentes, en esta tesis se propone realizar estudios biosistemáticos a fin de interpretar el papel de la poliploidía en el origen y evolución de las especies de *Stemodia*

que crecen en Argentina, Paraguay Uruguay y el extremo sur de Brasil (Rio Grande do Sul).

Objetivo general

- Caracterizar morfológica, anatómica, citológica y palinológicamente a especies de *Stemodia* que crecen en Argentina, Paraguay, Uruguay y el extremo sur de Brasil (Rio Grande do Sul).

Objetivos específicos

- Seleccionar caracteres exomorfológicos que permitan delimitar las especies estudiadas, analizar su hábitat y distribución geográfica.
- Seleccionar, mediante el estudio de la estructura anatómica de tallos y hojas, caracteres válidos para la identificación de las especies.
- Determinar el número cromosómico de distintos individuos en cada población hallada.
- Estimar la variación del tamaño de la corola, estomas y polen en poblaciones diploides y poliploides a fin de determinar los niveles de variación genética existentes entre ellos.
- Analizar el cariotipo de cada una de las entidades.
- Analizar la viabilidad del polen de cada especie y sus citotipos.
- Estudiar la morfología polínica en cada una de las especies.

TAXONOMÍA

INTRODUCCIÓN

La familia Scrophulariaceae Juss. *sensu lato*, comprende cerca de 280 géneros y 5000 especies que crecen en zonas templadas y tropicales de ambos hemisferios (Descole & Borsini, 1954; Barringer & Burger, 2000; Sutton & Hampshire, 2001).

La familia fue dividida originariamente en tres subfamilias: Pseudosolanoideae, Antirrhinoideae y Rhinanthoideae (Bentham, 1846; Bentham & Hooker, 1876; Wettstein, 1895). La primera subfamilia incluía dos tribus (Leucophylleae y Verbasceae) con caracteres solanoideos, constituyendo el género *Verbascum* L. (con corola rotada, cinco estambres fértiles y hojas alternas), el eslabón entre las Solanaceae y las Scrophulariaceae.

Pennell (1935) reconoció sólo dos subfamilias, Rhinanthoideae y Antirrhinoideae, que se distinguen por la prefloración, en la primera los lóbulos anteriores son externos mientras que en la segunda son internos. En su trabajo suprimió a la subfamilia Pseudosolanoideae e incluyó a las tribus Leucophylleae y Verbasceae dentro de las Antirrhinoideae. Dentro de la subfamilia Rhinanthoideae reconoció las tribus: Digitaleae Benth., Veroniceae Benth., Buchnereae Benth. y Euphrasieae Benth.; y dentro de Antirrhinoideae citó a las tribus Gratiolae Benth., Verbasceae Benth., Leucophylleae Pennell, Cheloneae Pennell, Antirrhineae Chav. y Collinsieae Pennell (Pennell, 1935).

Para Austro-América, Dawson (1968) reconoció los siguientes géneros que pertenecen a la tribu Gratiolae: *Bacopa* Aubl., *Capraria* L., *Geochorda* Cham. & Schldl., *Gratiola* L., *Limosella* L., *Lindernia* All., *Mecardonia* Ruiz & Pav., *Melosperma* Benth., *Micranthemum* Michx., *Mimulus* L., *Monttea* Gay, *Scoparia* L. y *Stemodia* L.

Entre los trabajos florísticos de la familia para América se conocen los de Pennell (1920, 1921, 1923), Descole y Borsini (1954), Barroso (1952), Falcao Ichaso & Barroso (1970), Edwin (1971), Standey & Williams (1973), Dawson (1965, 1968, 1979), D'Arcy (1979), Holmgren & Molau (1984), Brako & Zarucchi (1993), Holmgren & Vincent (1995), Marchesi (1997), Novara &

Juárez de Varela (1997), Barringer & Burger (2000), Sutton & Hampshire (2001), entre otros. Todos tratan al género *Stemodia* en floras para distintos países americanos. Los trabajos de Descole y Borsini (1954) y los de Dawson (1965, 1979) trataron a las especies que crecen en Argentina pero la determinación de algunas especies con sus claves continúa siendo dificultosa.

En la última década, los estudios de filogenia molecular realizados en las Scrophulariaceae *sensu lato*, demostraron que la familia es polifilética (Olmstead & Reeves, 1995; Olmstead *et al.* 2001; Albach *et al.* 2005; Oxelman *et al.* 2005; Rahmzadeh *et al.* 2005). Los trabajos de Oxelman *et al.* (2005) aportaron evidencia molecular que sostendría la inclusión de la tribu Gratiolae en la familia Plantaginaceae.

Albach *et al.* (2005) realizaron una sinopsis de la circunscripción de los géneros que ellos proponen dentro de la familia Plantaginaceae y los compararon con los géneros que han sido tratados por Wettstein (1895) dentro de la familia Scrophulariaceae *sensu lato*. Del análisis comparativo entre ambos autores, se observó que de los treinta y siete géneros tratados por Wettstein (1895) en la tribu Gratiolae, solamente veinticinco actualmente permanecen en Plantaginaceae, es decir que doce géneros fueron excluidos de la familia. Además, solamente un tercio de los veinticinco géneros han sido tratados en los estudios moleculares. Estos autores señalaron que la tribu Gratiolae necesita estudios adicionales para su correcta circunscripción, debido a que solamente siete géneros han sido estudiados. Además consideraron que la familia Plantaginaceae es muy heterogénea y sólo puede describirse morfológicamente de manera imprecisa. En sus conclusiones enfatizaron que ellos no proponen una clasificación formal de Plantaginaceae; sino que la nueva circunscripción que ellos realizan en ese trabajo debería ser vista como una guía con la cual los sistemáticos y botánicos puedan estudiar comparativamente los géneros y aumentar el conocimiento de la evolución de esta familia.

Rahmanzadeh *et al.* (2005) consideraron que la tribu Gratiolae debe ser segregada de Plantaginaceae y reconocida como familia Gratiolaceae Martynov.

Debido a que se ha detectado una disparidad de criterios con respecto a la ubicación de la tribu Gratiolae y faltan realizar estudios en otros géneros; se prefirió en esta tesis tratar el género *Stemodia* dentro de la familia Scrophulariaceae *sensu lato*. El aporte de estudios morfológicos, anatómicos, citológicos y de filogenia molecular en más especies del género *Stemodia* y en otros géneros de la tribu Gratiolae podría contribuir a la correcta ubicación de la tribu.

Los objetivos son describir las especies estudiadas, analizar su hábitat y distribución geográfica, elaborar una clave para su identificación e ilustrarlas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron 20 viajes de estudio y recolección de material en Argentina, Paraguay y Uruguay, entre los años 2000 y 2006. Se analizaron aproximadamente 100 procedencias de las ocho especies estudiadas.

El material coleccionado fue procesado de acuerdo a la metodología clásica (secado, identificado y etiquetado) y todos los ejemplares testigos se hallan depositados en el Herbario CTES, algunos de los duplicados se han distribuidos a otros herbarios como: HUEFS, ALCB, K, NY, AAU, SPF, UPCB, SI, CESJ, BA, U, BAB, MA, ASU, CORD, MICH, CANB, ZT, ESA, SP, G, JUA, entre otros.

En los viajes de colección se tomaron muestras de semillas, botones florales, inflorescencias y todo el material que se utilizó tanto para estudios citológicos como anatómicos de diferentes individuos en una misma población. De ser posible se trajeron plantas vivas para su cultivo en invernáculo y posterior observación de su comportamiento para comparar con los datos de campo. Se analizó el mayor número posible de poblaciones por especie, las mismas se señalan en los mapas de distribución. Se observaron y registraron datos morfológicos, ecológicos y fenológicos. Estos datos, sumados a los recogidos del análisis del material de herbario, sirvieron para la elaboración de los mapas de distribución. Se confeccionaron archivos base con las coordenadas geográficas de los ejemplares provenientes de herbarios y de las colecciones. Toda la información fue procesada con el software Versamap (www.versamap.com). Cada punto representa un ejemplar de herbario o una localidad coleccionada. La determinación de la provincia fitogeográfica en la que habita cada especie se realizó siguiendo el criterio de Cabrera (1971) y Cabrera & Willink (1973).

Todo el material de *Stemodia* disponible en los herbarios del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES), Instituto de Botánica Darwinion (SI), Facultad de Agronomía, Herbario “Gaspar Xuárez” (BAA), Museo Nacional de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (BA) y

el Instituto Miguel Lillo (LIL) ha sido analizado e identificado. Las identificaciones de las plantas han sido realizadas por la tesista en colaboración con la Lic. Sara Tressens. En general se usó la clave de Turner & Cowan (1993b) para la identificación de las especies y se consultaron además materiales tipos, fototipos disponibles y ejemplares de herbarios del Herbario CTES y otros del país.

La observación y análisis de material se realizó con un microscopio estereoscópico Leica Wild M3C, equipado con cámara clara. Los caracteres en general fueron fotografiados, sobre todo los que tienen valor taxonómico. Se analizaron caracteres vegetativos y reproductivos y en los casos necesarios se tomaron mediciones. Para delimitar las especies conflictivas se seleccionaron algunos caracteres morfológicos que sumados a los datos anatómicos permitieron llevar a cabo el análisis multivariado para diferenciar a las especies problemáticas.

Para las abreviaturas de los nombres de los autores se adoptaron las propuestas por Brummitt & Powell (1992) y la bibliografía se abrevió de acuerdo a Stafleu & Cowan (1983).

RESULTADOS

Historia del género

El género *Stemodia* fue descrito por Linné en 1759. Varios autores lo trataron en sentido amplio, considerándolo como un género grande y altamente variable.

En 1828, Chamisso & Schlechtendal en su revisión de las Scrophularineae, establecieron para el género dos secciones: Modestia y Diamoste, basándose en el tipo de dehiscencia del fruto y la distribución geográfica. En la sección Modestia colocaron a las especies con cápsula bivalva loculicida, en general asiáticas; en la sección Diamoste ubicaron a las que tienen cápsula bivalva septicida, e incluyeron a las especies americanas (*Stemodia parviflora* Ait., *S. verticillaris* Link., *S. palustris*, *S. hyptoides*, *S. stricta*).

Bentham (1846) separó a *Stemodia* en las secciones Adenosma Benth. y Diamoste Cham. & Schldl., teniendo en cuenta caracteres como la longitud de los segmentos del cáliz y la dehiscencia del fruto. A la primera sección la subdividió en Sessiliflorae (*S. cerulea* Benth. y *S. serrata* Benth.) y Pedicellatae (*S. viscosa* Roxb., *S. subhastata* Benth., *S. pusilla* Benth., *S. foliosa* Benth. y *S. suffruticosa* H. B. K.) de acuerdo a la presencia o ausencia de pedicelos florales y a la disposición de las flores. Subdividió la sección Diamoste en Petiolatae (*S. peduncularis* Benth., *S. jorullensis* Kunth, *S. trifoliata* Reichb., *S. parviflora* Ait.), Axillares (*S. lanata* Ruiz et Pav., *S. maritima* L., *S. durantifolia* (L.) Sw., *S. gratiolefolia* St-Hil., *S. palustris* St-Hil.) y Spiciflorae (*S. lanceolata*, *S. bartsioides* Benth., *S. chilensis* Benth., *S. lobelioides*, *S. hyptoides*, *S. stricta*, *S. berteriana* Benth.) basándose en la presencia o ausencia de pecíolos y la ubicación de las flores.

En 1895, Wettstein revisó la familia y dividió el género en las secciones Unanuea (Ruiz et Pav.) Wettst., donde incluyó a *S. serrata* (Hochst.) Benth., *S. viscosa*, *S. durantifolia* y *S. subhastata* Benth., y la sección Diamoste Cham. & Schldl., donde están incluidas las especies *S. trifoliata*, *S. parviflora* Ait. y *S. chilensis* Benth.

Las especies americanas de *Stemodia* fueron estudiadas en profundidad por Minod (1918), quien trató el género en sentido estricto y segregó cuatro especies que poseen algunos caracteres no típicos del género (*Stemodia ericifolia*, *S. verticillata*, *S. trifoliata* y *S. hassleriana*), en cuatro géneros monotípicos (*Chodaphyton*, *Lendneria*, *Valeria* y *Verena*, respectivamente). Este autor rescató los aportes de los autores que le precedieron, y estableció relaciones entre las especies basándose en las combinaciones constantes de caracteres morfológicos y su distribución geográfica. Agrupó a las especies según la disposición de las flores, axilares (Axilares) o en espigas terminales (Spiciflorae). La mayoría de las especies con flores en espigas crecen en el extremo sur de América del Sur, a excepción de *S. bartsioides* Benth. cuya distribución se restringe a México. Las especies que poseen flores axilares con bractéolas se encuentran en México, Texas y este de Brasil; en cambio en el grupo de las axilares sin bractéola el autor estableció con gran claridad un grupo mexicano y otro andino. Minod reconoció en este trabajo 31 especies para América, pero no estableció secciones en el género.

En estudios más recientes Turner & Cowan (1993a y b) realizaron estudios taxonómicos en especies americanas y del Oeste de India, reconociendo 29 especies para América, de las cuales 16 son exclusivamente sudamericanas, 9 norteamericanas y 4 están distribuidas en ambos hemisferios. Estos autores en su revisión taxonómica no establecieron secciones dentro del género, e incluyeron a *Stemodia ericifolia*, *S. verticillata*, *S. trifoliata* y *S. hassleriana*.

Turner & Cowan (1993b) señalaron que algunas especies de Sudamérica exhiben una gran variación morfológica tanto a nivel inter como intra-específico, y en algunos casos esta variabilidad dificulta su identificación. En este sentido estos autores establecieron que *Stemodia stricta*, *S. hyptoides* y *S. lanceolata*, son especies parcialmente simpátricas y en algunas áreas, como en la Argentina, se han encontrado ocasionales híbridos. Se destaca la presencia de un “*typus intermedius*” hallado por Minod (1918), que de acuerdo con Turner & Cowan, (1993b) se trata probablemente de un híbrido entre *S. stricta* y *S. hyptoides*.

Tratamiento taxonómico

Stemodia L., Syst. Nat. ed. 10: 1118. 1759. Especie tipo: *Stemodia maritima* L. Syst. Nat., Ed. X. 1118.1759. nom. cons.

Erinus L., Sp. Pl. 630. 1753. Lectotipo: *E. alpinus* L.

Stemodiocris P. Browne, Civ. Nat. Hist. Jamaica 261. 1756.= *Stemodia* L. 1759

Phaelypaea P. Browne, Civ. Nat. Hist. Jamaica 269.1856. Tipo: no designado

Matourea Aublet, Hist. Pl. Guiane 2: 641. 1775. Tipo: *M. pratensis* Aublet

Adenosma R. Brown, Prodr. Fl. Nov. Holland 442. 1810. Tipo: *A. caerulea* R. Brown

Morgania R. Brown, Prodr. Fl. Nov. Holland 441. 1810. Tipo: no designado

Leucospora Nuttall, J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 7: 87. 1834. Tipo: *L. multifida* (Michaux) Nuttall (*Capraria multifida* Michaux)

Chodaphyton Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 2.10: 235. 1918. Tipo: *C. ericifolium* (O. Kuntze) Minod (*Stemodiocris ericifolia* O. Kuntze)

Lendneria Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 2.10: 240. 1918. Tipo: *L. humilis* (W. Aiton) Minod (*Capraria humilis* W. Aiton)

Valeria Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 2.10: 251. 1918. Tipo: *V. trifoliata* (Link) Minod (*Columnnea trifoliata* Link)

Verena Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 2. 10: 249. 1918. Tipo: *V. hassleriana* (Chodat) Minod

Hierbas anuales o perennes, o sub-arbustos erectos o decumbentes, a menudo glanduloso-pubescentes. Hojas simples, opuestas o verticiladas, 3-4 por nudo, sésiles o pecioladas, glanduloso-pubescentes, algunas veces glabras; margen entero, dentado o serrado. Flores solitarias, axilares, o dispuestas en inflorescencias espiciformes o racimosas; ebracteoladas o con 2 bractéolas insertas en la base del cáliz. Cáliz 5-partido, sépalos casi iguales, linear-lanceolados, glanduloso-pubescentes. Corola generalmente azul o violácea, a veces lilácea, pubescente por

dentro, tubulosa, bilabiada, labio superior emarginado, labio inferior con tres lóbulos. Cuatro estambres didínamos, inclusos, 1 estaminodio, filamentos arqueados, conectivo subgloboso, brevemente bibraqueado, anteras remotamente loculicidas, dorsifijas con tecas desiguales y separadas. Ovario ovoide, comprimido lateralmente, estilo simple filiforme, con estigma perpendicular más o menos bilamelado. Cápsula globosa-oblonga, bilocular, septicida o loculicida, semillas pequeñas, abundantes, ovoides o elipsoides a subcilíndricas.

Etimología: del griego “*stemon*”: estambre; y “*dis*”: doble, en referencia a que cada estambre lleva dos tecas, cada una con lóculos separados por un conectivo notable.

Distribución geográfica

Se trata de un género pantropical con especies distribuidas en América, Australia, India y África. Aproximadamente el 60 % de las especies están confinadas en América tropical (Dawson, 1968; Turner & Cowan, 1993a).

En América, se distribuye desde California (Estados Unidos) a los 35° latitud N hasta Buenos Aires (Argentina) a los 39° de latitud S, pero es en Sudamérica donde se concentra la mayor cantidad de representantes. El análisis de la distribución de las especies sudamericanas sugiere la existencia de dos centros de diversificación del género.

1. Este de Brasil con 11 especies, *Stemodia durantifolia* (L.) Swartz, *S. harleyi* B. L. Turner, *S. lobata* J.A. Schmidt, *S. maritima* L., *S. microphylla* J.A. Schmidt, *S. pratensis* (Aublet) C. Cowan, *S. stellata* B. L. Turner, *S. trifoliata* (Link) Rehb., *S. vandellioides* (Benth.) V. C. Souza, *S. veronicoides* J. A. Schmidt y *S. verticillata*;

2. Paraguay, Uruguay, Chile, Argentina y el extremo sur de Brasil (Rio Grande do Sul) con las siguientes especies: *Stemodia durantifolia* var. *chilensis*, *S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. hyptoides*, *S. lanceolata*, *S. lobelioides*, *S. palustris*, *S. stricta* y *S. verticillata*. Seis de estas especies son parcialmente simpátricas.

En la Fig. 1 se indican los centros de diversificación de las especies de *Stemodia*.

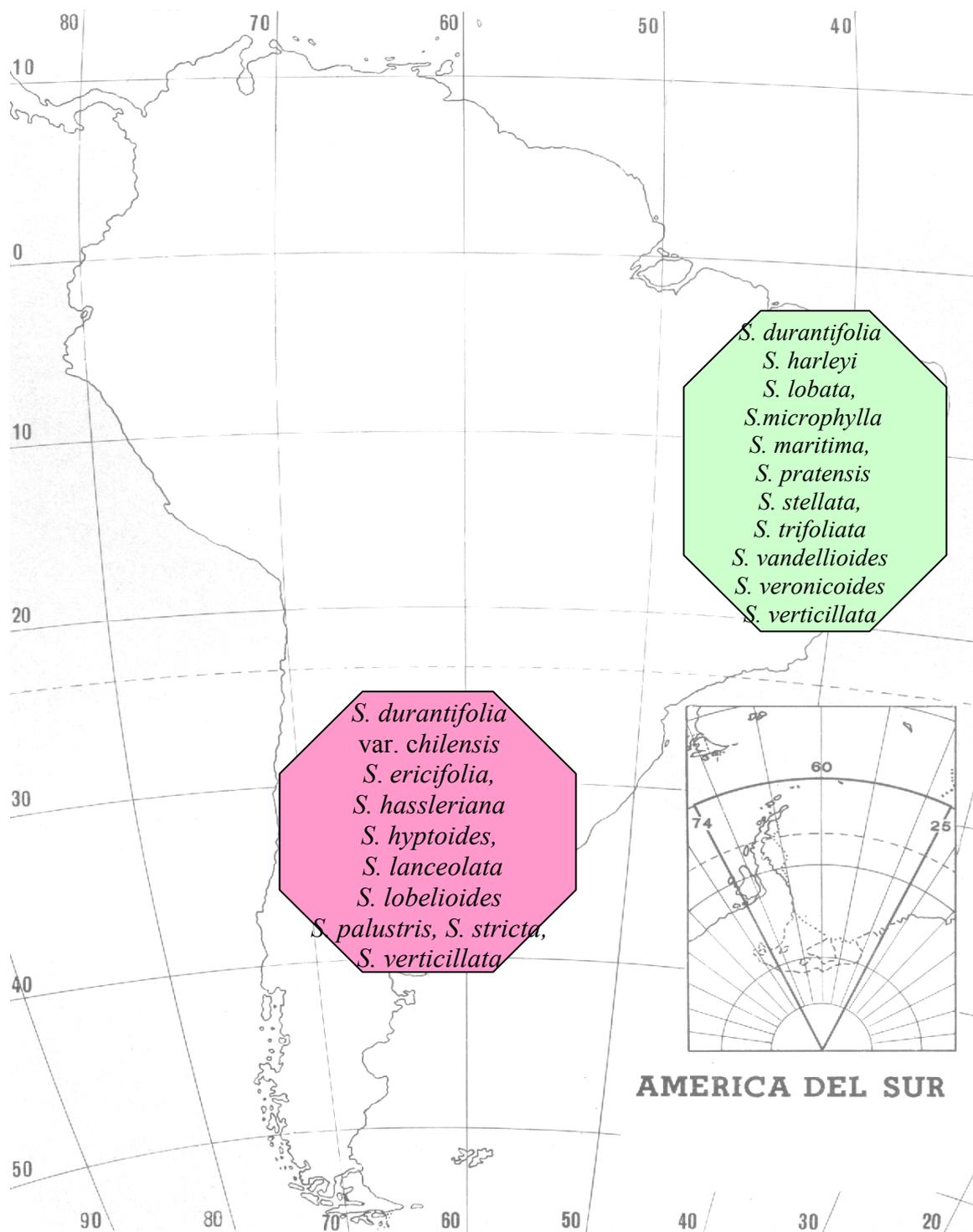


Figura 1. Mapa con los centros de diversificación de las especies sudamericanas del género *Stemodia*.

En el último centro que abarca desde los 18° hasta los 39° de latitud sur se encuentran las especies de *Stemodia* aquí estudiadas

Clave con caracteres exomorfológicos

A. Hojas pinatipartidas, corola irregularmente campanulada

2. Stemodia hassleriana

A'. Hojas enteras, corola bilabiada, labio superior emarginado, labio inferior con tres lóbulos

B. Hierbas pequeñas, decumbentes. Flores axilares

C. Hojas pecioladas, 6-15 mm lat., pecíolo 4-8 mm long. Cáliz ebracteolado

8. Stemodia verticillata

C' Hojas sésiles, lineares. Cáliz con dos bractéolas

1. Stemodia ericifolia

B'. Plantas erectas. Flores dispuestas en inflorescencias espiciformes o en racimos

D. Tallos y hojas con tricomas glandulares pedicelados

E. Hojas lanceoladas u ovado-lanceoladas; ápice largamente atenuado

4. Stemodia lanceolata

E'. Hojas elípticas a latielípticas, atenuadas en la base, ápice agudo

F. Hojas de 2-3 cm long. x 0,5-3 cm lat.; margen foliar espaciadamente aserrado
(hasta 20 dientes por semilámina)

7. Stemodia stricta

F'. Hojas de 6-10 cm long. x 1,5-4,5 cm lat.; margen foliar apretadamente aserrado
(más de 20 dientes por semilámina)

3. Stemodia hyptoides

D'. Tallos y hojas con tricomas glandulares puntiformes

G. Margen foliar entero, apenas denticulado; hoja no amplexicaule

6. Stemodia palustris

G'. Margen foliar marcadamente serrado, hoja amplexicaule

5. *Stemodia lobelioides*

Descripción de las especies

1. *Stemodia ericifolia* (Kuntze) K.Schum., Just's Bot. Jahresber. 1: 395. 1898. *Stemodiacra ericifolia* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 239. 1898. *Chodaphyton ericifolium* (Kuntze) Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 2: 236. 1918. Tipo: Paraguay. Puerto Esperanza, IX 1892, O. Kuntze 6732 (lectotipo (foto!) NY, isolectotipo M).

Stemodia ericifolia (Kuntze) K. Schum. subsp. *vera* Hassler, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 8: 210. 1910. Tipo: Paraguay: Gran Chaco, Puerto Talavera, VIII 1907. K. Fiebrig1228 (lectotipo G, isotipo G)

Figuras 2 y 3

Hierba anual o perenne estolonífera, de hábito cespitoso o lycopodial, de 8 a 20 cm alt. ramificada desde la base. Tallos erguidos o decumbentes, glabros a pubescentes, con cuatro costillas, entrenudos muy cortos (2 a 5 mm). Hojas aciculares o lineares, 4 (raro 5-8) por nudo, 6 a 14 mm long. x 0,5 a 1 mm lat., uninervadas, solapadas, levemente pubescentes, con tricomas glandulares y eglandulares, abundantes en los márgenes; margen denticulado. Flores axilares, solitarias, pedunculadas (pedúnculos de 0,1-2 mm), bibracteoladas; sépalos de 3 a 5 mm long.; corola violácea, infundibuliforme, 9 a 11 mm long., muy pubescente con pelos glandulares de pie pluricelular, ausentes en los labios inferiores. Estambres inclusos insertos en la parte superior del tubo, anteras oblongas. Ovario elipsoide, glabro, estigma bibraqueado, con dos ramas gruesas. Cápsula ovoide 4-valvada, semillas ovoides a elipsoides.

Fenología: florece desde septiembre a mayo.

Distribución y hábitat: habita el norte de Argentina, sureste de Bolivia y Paraguay Occidental. En Bolivia, se encuentra en una localidad de Santa Cruz, constituyendo este el extremo norte de la especie, a los 18° S. En el Paraguay ha sido coleccionada en localidades de Alto Paraguay, Boquerón y Presidente Hayes. En el norte de Argentina, se la encuentra en las provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Salta y Santa Fe, donde sería el extremo sur de distribución de esta especie, a los 29° S. De este a oeste se extiende desde los 57° en Paraguay, en la localidad de Concepción, hasta los 64° en Salta (Argentina). Es común encontrarla en zonas inundables como cauces de ríos secos, y borde de lagunas. Los suelos que habita son arcillosos húmedos.

Esta especie pertenece a la Provincia Fitogeográfica Chaqueña y es muy frecuente encontrarla en el estrato herbáceo de los bosques xerófilos caducifolios, donde los suelos son sedimentarios, de origen fluvio-lacustre, formado por materiales finos como la arcilla, y a veces hay capas impermeables que determinan la formación de pantanos.

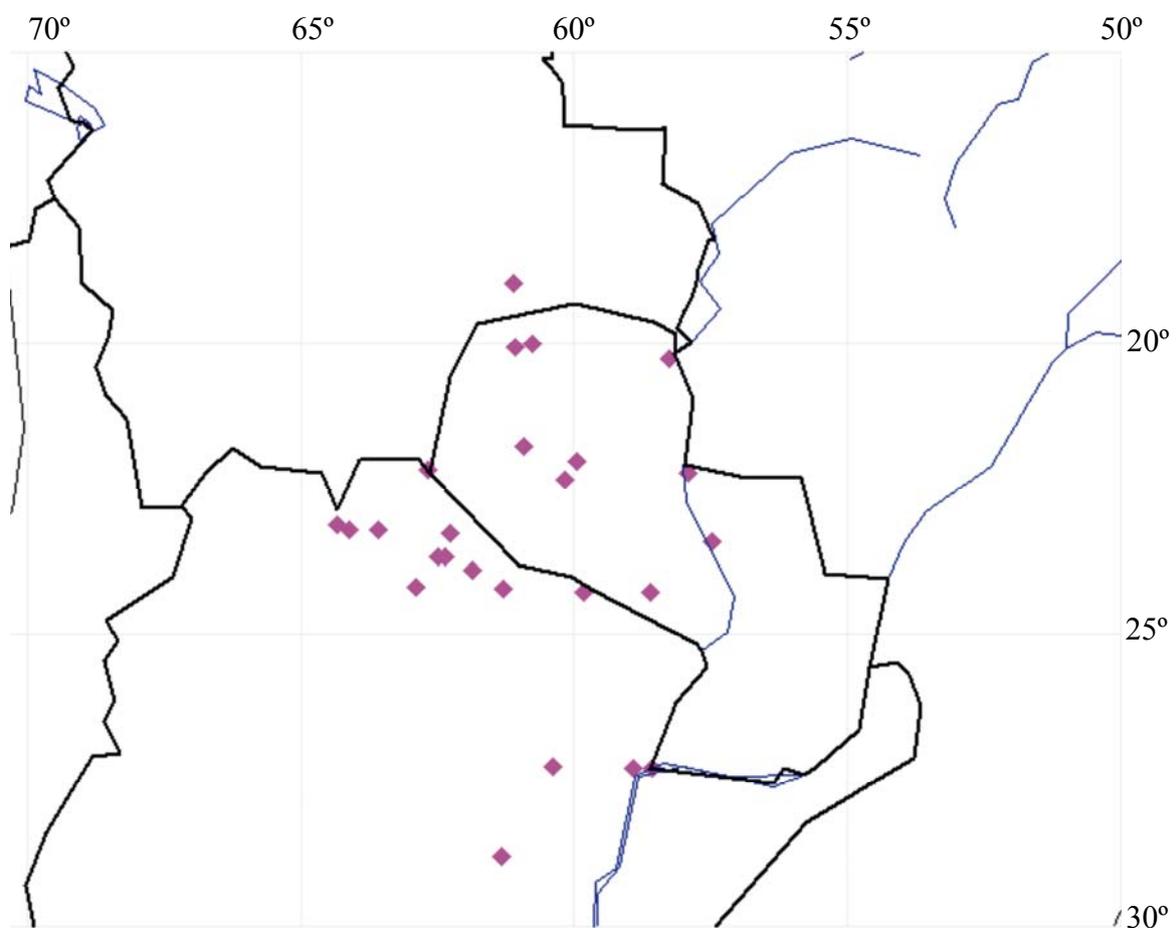


Figura 2. Mapa de distribución de *Stemodia ericifolia*.

Obs. 1: esta especie se caracteriza por tener hojas lineares y hábito cespitoso, caracteres que la diferencian de las restantes especies de *Stemodia*. En ese sentido, Minod (1918) la trató en el género monotípico *Chodaphyton*, pero trabajos más recientes (Turner & Cowan, 1993b) la consideran como parte del género *Stemodia*, porque comparte muchos caracteres con el género.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Corrientes: San Cosme, Paso de la Patria, 8-II-1972, *Carnevali 2845* (CTES); Costa Toledo, 17-X-1965, *Krapovickas & Cristóbal, 11584* (CTES). **Prov. Chaco:** 1 de Mayo, Colonia Benítez, 3-V-1961, *Schulz 11584* (CTES); Villa Berthet, 21-II-1949, *Schulz 7402* (CTES); General Güemes, Paraje Costa Rica, 27-II-1996, *Krapovickas et al. 46832* (CTES). **Prov. Formosa:** Matacos, Ruta 39, 6-III-2001, *Schinini et al. 35286* (CTES); Ing. Juárez, 14-I-2002, *Seijo et al. 2717* (CTES); Patiño, Ruta 86, entre San Martín y Cabo Lugones, 12-I-1980, *Guaglianone et al. 619* (SI); 5 Km E de Capitán J. Page, 20-XI-1978, *Renvoize 3545* (SI). **Prov. Salta:** Límite de los Dptos. San Martín y Rivadavia, Tres Yuchanes, ruta 81, 1791, 62° 17' W 23°16' S, 18-XII-1998, *Novara & López 11176* (CTES); San Martín, 12 Km E de Hickmann, 2-IV-1977, *Krapovickas & Schinini 30852* (CTES); Rivadavia, Ruta 81, 7-III-2001, *Schinini et al. 35389* (CTES); Santa Victoria Este, 22-XII-2002, *Scarpa 481* (CTES, SI); Ruta 81, Km 1721, 15-I-2002, *Seijo et al. 2725* (CTES, cult.); 1 Km. de J. Page, 13-XII-2005, *Sosa et al. 223* (CTES); 3 Km. O de Pluma de Patos, 13-XII-2005, *Sosa et al. 224* (CTES, ESA; foto). **Prov. Santa Fe:** Plan Matriz, 55 Km del límite con Santiago del Estero, 1-XII-1981, *Rosario 3476* (SI).

BOLIVIA. Cordillera: Santa Cruz, El Limón, 9-V-1908, *Asp s.n.* (SI)

PARAGUAY. Alto Paraguay: Mayor Pedro Lagerenza, 60° 45' W, 20° S, 4-IV-1978, *Schinini & Bordas 14863* (CTES); Lagerenza, cauce seco del río Timane, III-1989, *Mereles & Ramella 2681* (CTES); Puerto Casado, XII-1916, *Rojas 1858* (SI); Pto. Diana, 6 km de Bahía Negra, 8-I-1974, *Arenas 330* (CTES). **Boquerón:** Colonia Fernheim, 30 km W de Filadelfia, 18-IX-1984, *August 112* (CTES); 25 km N de Filadelfia, camino a Fortín Tte. Montanía, 22-VIII-1981, *Schinini et al. 21080* (CTES). Tte. Ochoa, 21° 45'S 60° 55'W, 11-XII-1987, *Schinini & Palacios 25583* (CTES). **Presidente Hayes:** Ruta Transchaco, estero Pirahu, 10-V-1994, *Krapovickas et al. 45247* (CTES);

Puerto Militar, frente a Concepción, 8-XII-1989, *Mereles 3539* (CTES); Estancia Ñu, 24° 16' 9''S 58° 36' 38''W, 15-XII-2004, *De Egea Juvinel et al. 540* (CTES).



Figura 3. *Stemodia ericifolia*. **A:** hábitat. **B:** detalle de una rama en flor. Sosa et al. 224 (CTES, ESA).

2. *Stemodia hassleriana* Chodat, Bull. Herb. Boissier 4: 287. 1904. *Verena hassleriana* (Chodat) Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 250. 1918. Tipo: Paraguay. Amambay: “in argillosis humidis in regione cursus superioris fluminis Apa, XI-1901-1902, Hassler 7747 (holotipo G!).

Figuras 4 y 5

Hierba perenne de 30 cm alt. Tallos erectos con costillas marcadas, glanduloso pubescente. Hojas pinatipartidas de 2 a 3 cm long. x 2 a 3 cm lat., pecíolos de hasta 8 mm long. Flores axilares, con pedúnculo ebracteolado; sépalos de 5 a 6 mm long, márgenes escariosos; corola lilácea, irregularmente campanulada, 5 a 7 mm long. Anteras con tecas glabras, 6 mm long., separadas por un corto conectivo. Cápsula 4 a 5 mm lat., ovoide, con 4 valvas, y un corto estilo que persiste en el fruto. Semillas obpiramidales, ornamentadas.

Fenología: florece desde noviembre a marzo.

Distribución y hábitat: esta especie ocupa un área restringida en la zona este del Paraguay Oriental, crece en el Amambay, y se ha detectado una localidad en Concepción. Su rango de distribución va desde los 22° 12' hasta los 22° 82' S y desde los 56° 50' hasta los 57° 92'; por su escasa distribución, se podría considerar como una especie endémica del Paraguay. Crece en campos gramínicos, campos cerrados, selva de inundación. El suelo que habita es arcilloso.

Fitogeográficamente se ubica en la Provincia del Cerrado, perteneciente al Dominio Amazónico; se encuentra a orillas del río Apa, en bosques abiertos de poca altura, en selva ribereña.

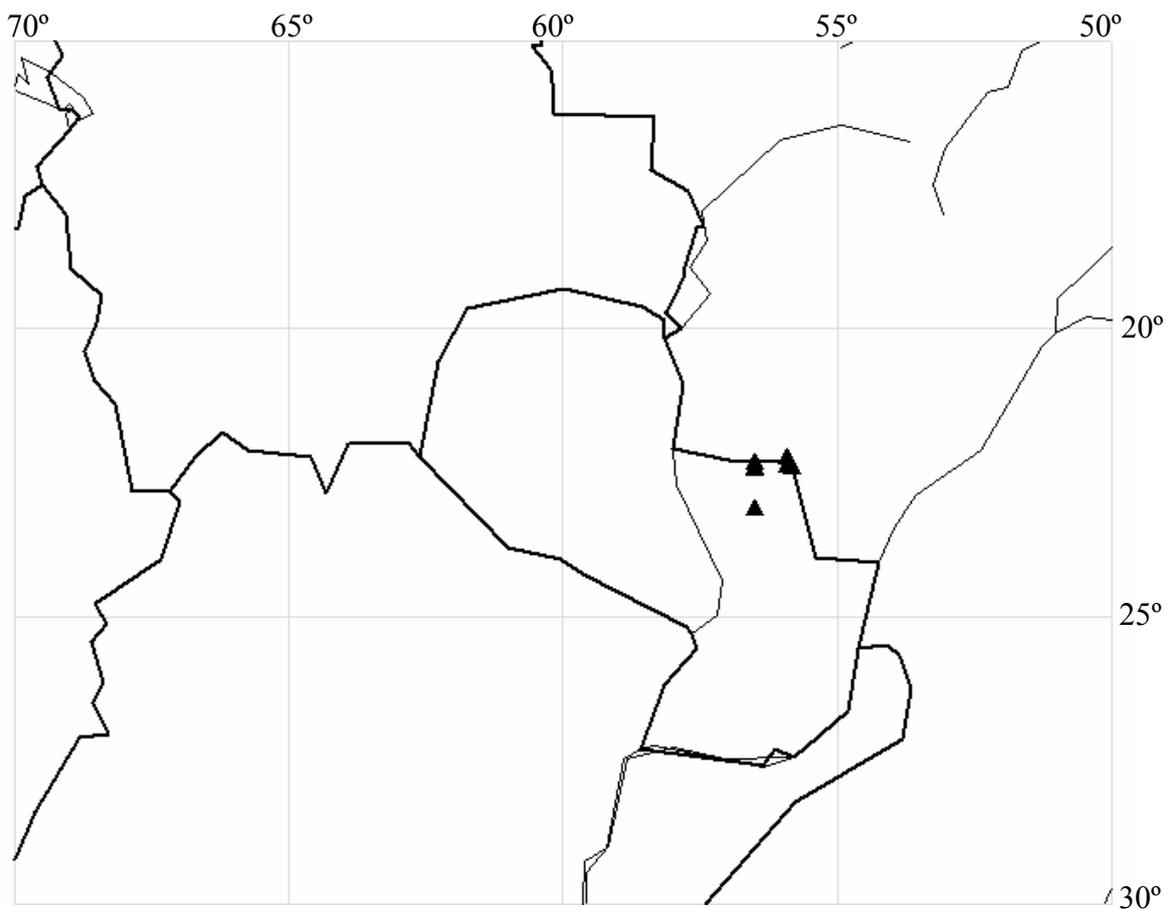


Figura 4. Mapa de distribución de *Stemodia hassleriana*.

Obs. 1: Esta especie se diferencia de las otras especies de *Stemodia* porque posee hojas pinatipartidas, corola irregularmente campanulada y la porción estigmática del estilo no recurvada. Por estos caracteres Minod (1918) la segregó como el género monotípico *Verena*. Sin embargo Turner & Cowan (1993b) la mantienen dentro del género *Stemodia*; y consideran que por la forma de sus hojas se aproxima a *Leucospora multifida*, especie que crece en América del Norte.

Obs. 2: En el Catálogo del Cono Sur (Zuloaga *et al.* 2008), *S. hassleriana* no es citada, a pesar de que el ejemplar tipo fue coleccionado en Paraguay.

Material estudiado: PARAGUAY. Amambay: Bella Vista, 23-XI-2005, *Sosa et al.* 211 (CTES, foto); Río Apa, 15-XII-1983, *Vanni et al.* 312 (CTES); Potrero, cerca del río Apa, 15-XII-1983, *Cowan et al.* 4170 (CTES; TEX); 8 Km Sur de Bella Vista, 23-XI-2005, *Sosa et al.* 213 (CTES, SP,

G). 8 Km sur de Bella Vista, 16-V-1974, *Schinini 9026* (CTES). Ea. Santa Irene, 17-XI-1996, *Schinini & Barrail 31754* (CTES, LIL, G). **Concepción:** 90 Km de Concepción, Establecimiento Villa Sana, *Degen 1863* (CTES).



Figura 5. *Stemodia hassleriana*. **A:** hábitat. **B:** rama en flor. **C:** detalle de la hoja. Sosa 211 (CTES).

3. *Stemodia hyptoides* Cham. & Schltdl., Linnaea 3: 8. 1828. *Stemodiakra hyptoides* (Cham. & Schltdl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. Tipo: Brasil. “Sellow” Brasilia meridionalis, X 1821, Sellow s.n. (lectotipo (foto!) B, isolectotipo (foto!) K)

Stemodia hyptoides Cham. & Schltdl. var. *platensis* Benth. in A. DC., Prodr. 10: 384. 1846. Tipo: Argentina. La Plata, sin datos, Tweedie s. n. (holotipo K).

Stemodia hyptoides Cham. & Schltdl. var. *auriculata* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier 4: 287. 1904. Tipo: Paraguay: “campo pr. Patino” X 1885-1891, Hassler 1289 (G).

Stemodia pilcomayensis Minod, Bull. Soc. Bot. Genève, 10: 225. 1918. Tipo: Paraguay. Argentina: “in regione inferiores fluminis Pilcomayo”, “campos bajos campto VI”, VI 1906, Rojas 251 (G).

Stemodia orbiculata Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 223. 1918. Tipo: Uruguay. “Vera, in locis huminis”, I 1903, Berro 3150 (G-BOIS).

Figuras 6 y 7

Hierba perenne, robusta, erecta que puede llegar hasta 180 cm de altura, muy pubescente. Tallos 5 a 10 mm de diámetro, con cuatro costillas bien marcadas. Hojas 65 a 100 mm long. x 15 a 45 mm lat., sésiles, marcadamente auriculadas en la base, glanduloso-pubescente, margen serrado. Flores axilares o dispuestas en espigas terminales, bibracteoladas; sépalos iguales, de 5 a 6 mm long., linear lanceolados, glanduloso-pubescentes. Corola 8 a 9 mm long., pubescente en la parte interna de la corola. Anteras separadas por un conectivo globoso. Cápsula oval, semillas elipsoides a ovoides.

Fenología: florece de noviembre a mayo.

Distribución y hábitat: se distribuye en el sur de Brasil, en Paraguay, en Uruguay y noreste de Argentina. En Paraguay se la encontró en los departamentos Alto Paraná, Central y Presidente Hayes. En la Argentina habita localidades de Corrientes, este del Chaco, Entre Ríos, Formosa,

Misiones, noreste de Santa Fe y Buenos Aires. El límite sur de esta especie se encuentra en el Uruguay. Crece en bañados, cerca de arroyos o en pastizales inundables. También se la puede encontrar en suelos rocosos con agua permanente.

Esta especie se encuentra tanto en los Dominios Chaqueño como Amazónico. En el Dominio Chaqueño está presente en las Provincias del Espinal, Pampeana y Chaqueña y en el Dominio Amazónico en la Provincia Paranaense. Vive en simpatria con *Stemodia stricta* en las localidades de Saladas (Corrientes) y Posadas (Misiones), ambas señaladas en el mapa (Fig. 6).

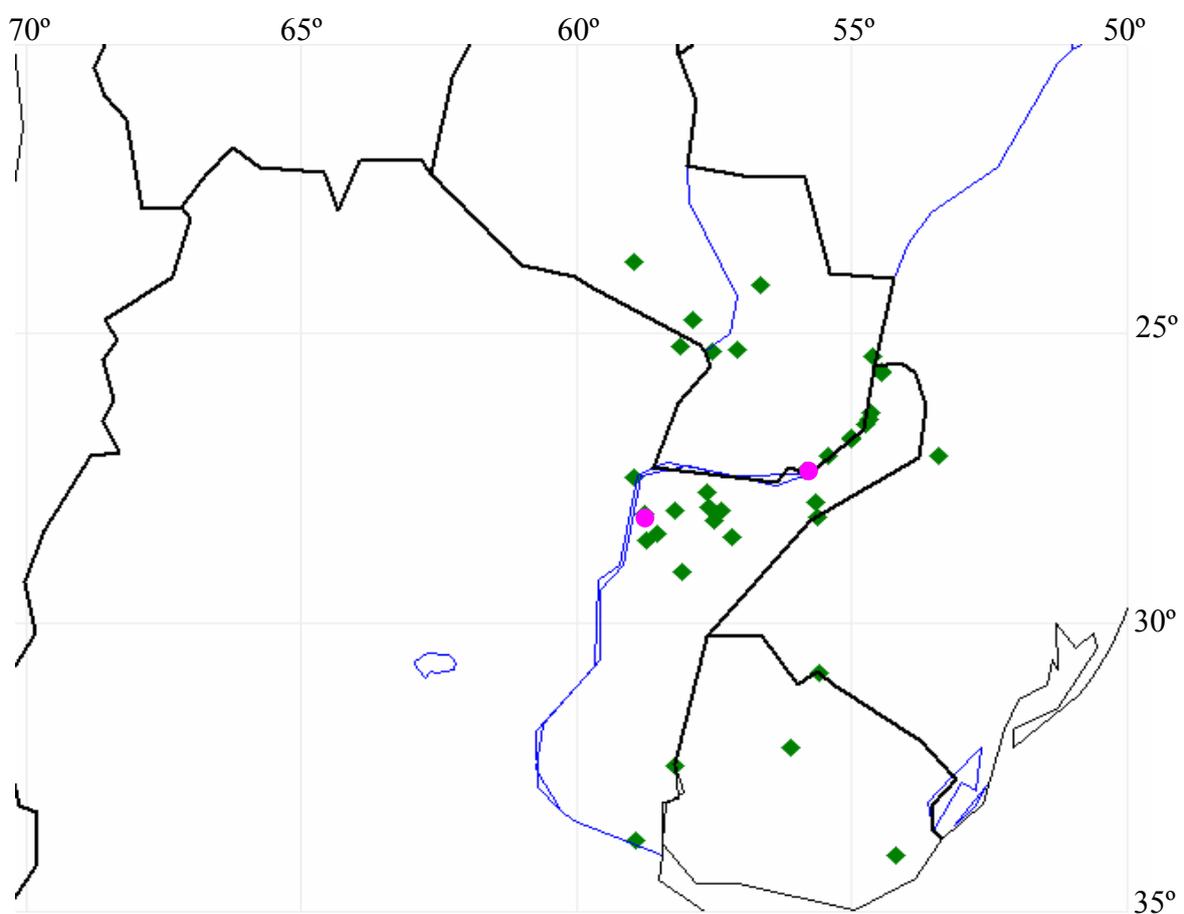


Figura 6. Mapa de distribución de *Stemodia hyptoides*. Zona de simpatria con *S. stricta* (●).

Obs. 1: *Stemodia hyptoides* es parcialmente simpátrica con poblaciones del este del área de distribución de *S. stricta*. Según Turner & Cowan (1993b) el ejemplar *Montes 15736* de Paraguay (LIL), identificado por Descole & Borsini como *S. durantifolia*, sería un híbrido entre *S. hyptoides* y *S. stricta*.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Delta del Paraná, V-1932, *Burkart 4580* (SI). **Prov. Chaco:** 1° de Mayo, Colonia Benítez, 11-XII-1948, *Schulz 7265* (CTES). **Prov. Corrientes:** Concepción, Ea. “El Tránsito, Paso Extendido”, 22-V-1976, *Schinini et al. 13205* (CTES); Carambola, 14-III-1979, *Pedersen 12397* (CTES); Gral. Paz, Caá Catí, 19-XII-2002, *Sosa 93* (CTES); Mburucuyá, Paso Aguirre, 16-I-1999, *Sosa 18* (CTES); Paso Aguirre, 6-V-2001, *Sosa 43* (CTES, cult.); Mercedes, Macrosistema Iberá, 2-I-1998, *Arbo et al. 8134* (CTES); Ea. El Socorro, 24-III-2006, *Sosa et al. 245* (CTES, foto); Saladas, San Lorenzo, 6-V-2001, *Sosa M. 45* (CTES); Paso Naranja, 17-I-2004, *Sosa 128* (CTES); San Miguel, San Miguel, 5-III-2005, *Sosa 134* (CTES); San Martín, Arrocería Drews, 20-II-1976, *Krapovickas et al. 29396* (CTES); San Roque, bajos al S del río Santa Lucía, 1.5 Km. N de la entrada a San Roque, 28-XII-1983, *Cowan et al. 4195* (CTES); Santo Tomé, 27 Km de Virasoro, camino a Garruchos, 12-II-1972, *Krapovickas et al. 21643* (CTES). **Prov. Entre Ríos:** Concepción del Uruguay, 19-IV-1965, *Burkart 25787* (SI). **Prov. Formosa:** Pilcomayo, Laguna Naick Neck, Colonia El Paraíso, 28-II-1996, *Schinini & Cuadrado 30454* (CTES). **Prov. Misiones:** Capital, Posadas, Bañado del Arroyo Zaimán, 16-III-2005, *Sosa M. & M. Rodríguez 136-139* (CTES); Cerca del Arroyo Pindapoy Chico, 24-II-2006, *Sosa 243* (CTES). Eldorado, Puerto Eldorado, 17-X-1977, *Cabrera et al. 28851* (SI); Municipio Eldorado, 20-XII-2003, *Sosa & Keller 124* (CTES, ZT, CESJ, foto). Iguazú, Parque Nacional Iguazú, Isla San Martín, 14-XII-2004, *Sosa et al. 133* (CTES). Iguazú, 27-XII-1910, *Rodríguez 450* (SI). Libertador Gral. San Martín, Puerto Rico, 14-X-1977, *Cabrera 28805* (SI); 12-IV-2006, *Sosa & Rodríguez 251* (CTES). Montecarlo, Puerto Piray, 12-IV-2006, *Sosa & Rodríguez 249* (CTES). San Pedro, Caraguatay, 10-V-1949, *Montes 1615* (LIL).

BRASIL. Santa Catarina: Itapiranga, 17-X-1964, *Smith 12573* (SI).

PARAGUAY. Alto Paraná: Usina de Itaipú, 2-XI-1863, Caballero Marmori s/n (CTES). **Central:** Yaguarón, 31-I-1966, *Krapovickas et al. 12260* (CTES); Cordillera, Cordillera de Altos, cerca de Tobatí, 8-II-1984, *Schinini 24014* (CTES). **Pte. Hayes,** Ruta Transchaco, 27-V-1989, *Krapovickas & Cristóbal 43213* (CTES); Cerrito, a 7 Km. de Benjamín Aceval, 17-IV-1975, *Arenas 1164* (CTES). *Hassler s.n.* (SI). **San Pedro:** Villa Primavera, 27-I-1957, *Woolston 791* (SI, TEX).

URUGUAY. Rivera: Cuñapirú, 21-I-1995, *Pedersen 16218* (CTES). **Rocha:** Parque Santa Teresa, 20-II-1960, *Burkart 21558* (SI). **Tacuarembó:** Ruta 5, Km 334, 3-I-2001, *Sosa et al. 76* (CTES).



Figura 7. *Stemodia hyptoides*. **A y B:** hábitat. A: Sosa & Keller 124 (CTES, ZT, CESJ) $2n=22$; B: Sosa et al. 245 (CTES) $2n=44$.

4. *Stemodia lanceolata* Benth. in A. DC., Prodr. 10: 384. 1846. *Stemodiocris lanceolata* (Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. Tipo: ARGENTINA. Mendoza: “in andibus Mendoza”, sin datos, Gillies s.n. (lectotipo K, isolectotipo OXF).

Stemodia lanceolata Benth. f. *angustifolia* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier 4: 287. 1904. *Stemodia lanceolata* Benth. var. *angustifolia* (Chodat & Hassl.) Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 210. 1918. Tipo: Paraguay, “ad ripam lacus Ypacaray”, 1898-1894. E. Hassler 3035 (lectotipo G, isolectotipo BM, G-DEL, GH, UC).

Stemodia lanceolata Benth. f. *latifolia* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier 4: 287. 1904. *Stemodia lanceolata* var. *latifolia* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 211. 1918. Tipo: Paraguay. “in stagnis pr. Concepción”, IX 1901-1902, E. Hassler 7473 (lectotipo G-DEL, isolectotipo BM!, G, GH, K, MICH, MO, PHIL, UC).

Stemodia lanceolata Benth. f. *laxiflora* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier ser. 2, 4: 287. 1904. Tipo: Paraguay. “in palude pr. Tobaty”, IX 1900, Hassler 6385 (lectotipo G, isolectotipo BM, G-Bois, UC).

Stemodia scoparioides Hassl. & Minod, Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 10: 208. 1918. Tipo: Paraguay. “in regione calcarea cursus superioris fluminis Apa”, 1912-1913, E. Hassler 11019 (lectotipo G, isolectotipo BAF, BM, G, G-DEL, K).

Figuras 8 y 9

Hierba perenne, erecta, rizomatosa, 30 a 80 cm alt. Tallos con costillas levemente marcadas, densamente glanduloso-pubescentes. Hojas lanceoladas u ovado-lanceoladas, sésiles, serradas, 30-80 mm long. x de 5-18 mm lat., glanduloso-pubescentes, base amplexicaule, hojas inferiores opuestas, las superiores en verticilos de 3 a más, hacia el ápice se transforman en brácteas. Flores axilares o dispuestas en espigas terminales, con 2 bractéolas más largas que la flor. Corola

violácea a lilácea, 12 a 16 mm long, glanduloso-pubescente. Anteras con tecas separadas por un conectivo ovoide pequeño. Cápsula ovoide 4-5 mm long. con 4-valvas, semillas elipsoides.

Fenología: florece de septiembre a junio.

Distribución y hábitat: habita en Paraguay y en la Argentina. Es común encontrarla en pastizales, y bordes de caminos inundables.

Desde el punto de vista de las regiones fitogeográficas, esta especie tiene una distribución más amplia que las anteriores, se distribuye en las Provincias Chaqueña, del Espinal y Pampeana, todas pertenecientes al Dominio Chaqueño.

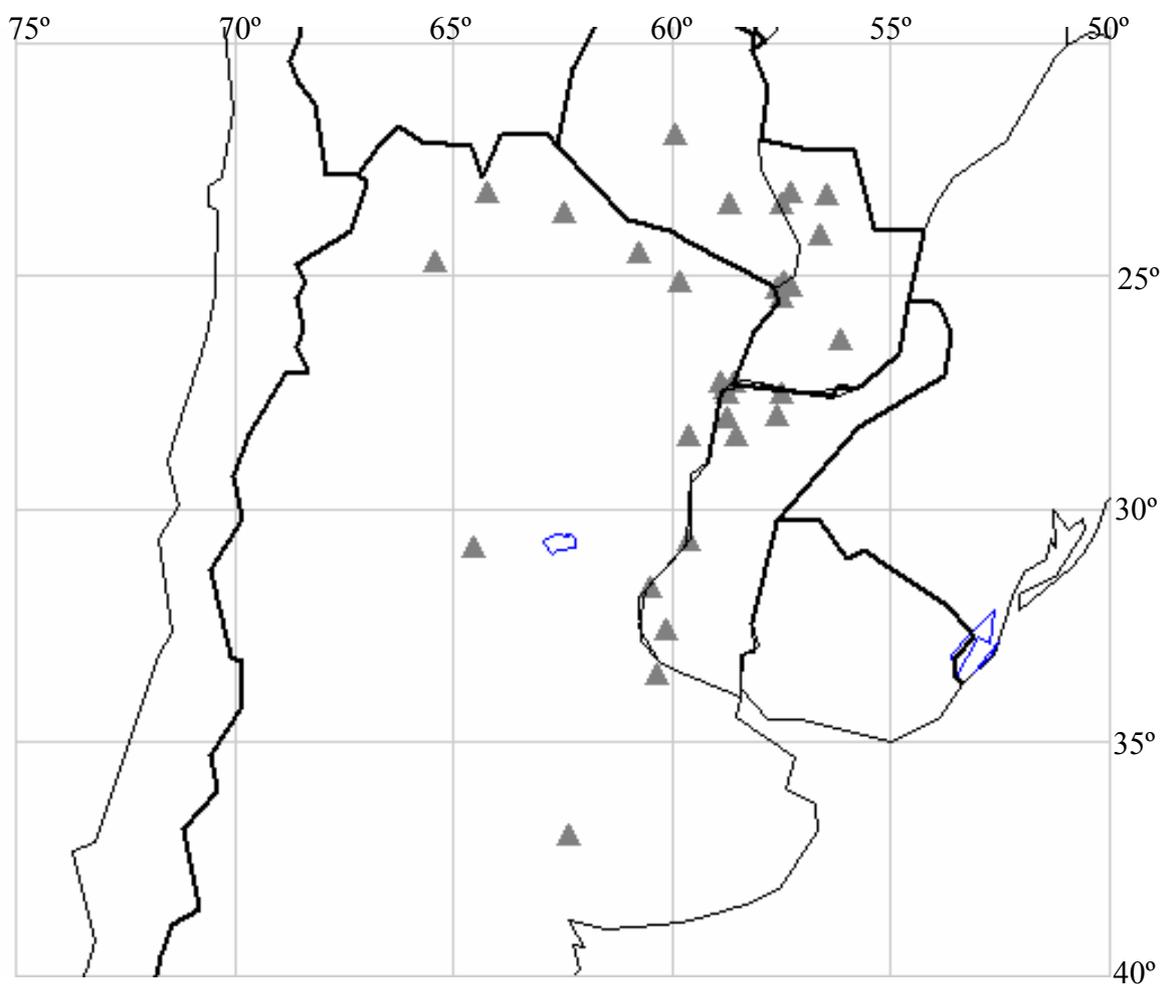


Figura 8. Mapa de distribución de *Stemodia lanceolata*.

Obs. 1: Los ejemplares *Rojas 1865* (SI), *s.c.c 252* (SI 16392) y *Schulz 6797* (LI) citados por Descole & Borsini (1954) como *S. durantifolia*, fueron identificados por Cowan en 1992 como *S. lanceolata*.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Buenos Aires, Jardín Zoológico, 27-II-1898, Hicken 132 (SI); Conesa, camino canal 9, cerca del puente Km 80, 26-II-1972, *Burkart 28979* (SI), partido Guaminí, Ea. “Los Platanos”, 23-I-1978, *León et al. 28* (CTES, BAA). **Prov. Chaco:** 1° de Mayo, Colonia Benítez, 10-XII-1947, *Schulz 6797* (LIL); 19-IV-2001, *Sosa et al. 41* (CTES). **Prov. Córdoba:** Ascochinga, camino a Los Mogotes, *Nicora 1845* (SI). **Prov. Corrientes:** Berón de Astrada, 44 Km. W de Itá Ibaté, 15-I-1977, *Ahumada 499* (CTES); Capital, Barrio San José, 4-XI-1998, *Sosa 5* (CTES); Hipódromo Gral. San Martín, 18-XII-1999, *Sosa 27* (CTES); Barrio San Jerónimo, 9-IV-2001, *Sosa 36* (CTES, cult.); Riachuelo, 3-II-2001, *Sosa & Seijo 37* (CTES); Concepción, Paso Naranjito, 26-X-1976, *Cabrera 28218* (SI). Saladas, San Lorenzo, 8-XI-1998, *Sosa 17* (CTES, SI); San Cosme, Paso de la Patria, 05-XII-1998, *Sosa 15* (CTES); San Miguel, 12 Km S de Caá Catí, 13-III-1978, *Ahumada 1716* (CTES). **Prov. Entre Ríos:** Paraná, Isla Puente, 1-I-2002, *Keller 1537* (CTES); La Paz, Isla Curuzú Chali, 8-XI-1973, *Burkart et al. 30166* (SI); Victoria, Isla del Pillo, 20-XII-1937, *Burkart 8745* (SI). **Prov. Formosa:** Patiño, Ibarreta, 12-XII-2005, *Sosa et al. 218* (CTES, BAB, G, foto); Ruta 81, 12-XII-2005, *Sosa et al. 219* (CTES); Formosa, 3-XI-1953, *s.c.c. 252* (SI). **Prov. Salta:** Capital, alrededores de Salta, XI-1981, *Cabrera 32789* (SI). Rivadavia, 1 Km de J Page, 13-XII-2005, *Sosa et al. 222* (CTES); Orán, Tabacal, 15-XII-2005, *Sosa et al. 228* (CTES). **Prov. Santa Fe:** Gral. Obligado, Villa Ana, 31-XII-1972, *Quarín 719* (CTES).

PARAGUAY. Asunción: Trinidad, Puerto Antequera, XII-1916, *Rojas 1865* (SI). Itá Enramada, 5-IX-1971, *Krapovickas & Cristóbal 19780* (CTES). **Boquerón:** Loma Pyta, 8-IV-1974, *Arenas 597* (CTES). **Central:** 1 km E del río Paraguay, 25° 30'S 57° 30'E, *Zardini & Tellería 29243* (SI). **Concepción:** Km 22.1 de Concepción, hacia Loreto, 17-XII-1983, *Cowan et al. 4173* (CTES). **Cordillera:** río Salado, camino de Limpio a Emboscada, 13-VI-1984, *Arbo et al. 2621* (CTES). **Presidente Hayes:** Estancia Loma Porá, 15 Km. W de Puente Concepción, 8-VI-1995, *Mereles &*

Degen 6014 (CTES); Ruta a Pozo Colorado, 9-XI-2001, *Schinini et al. 35612* (CTES). **San Pedro:**
Alto Paraguay, Primavera, 22-II-1959, *Woolston 1061* (SI).



A



B



C

Figura 9. *Stemodia lanceolata*. **A:** hábitat. **B y C:** inflorescencias; se observa la variación del color de la corola. *Sosa et al. 218* (CTES, BAB, G).

5. *Stemodia lobelioides* Lehm., Sem. Hort. Bot. Hamburg. 7: 1835; Linnaea 11: 91. 1837. Tipo: “creció en el Jardín Botánico de Berlín” en Agosto de 1834 (holotipo B (destruido), fotoholotipo F, GH, MO).

Gratiola tetragona Hook., Bot. Mag. 59: 3134. 1832. Nombre ilegítimo. *Stemodia tetragona* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 205. 1918. Nombre ilegítimo. Tipo: Argentina, Buenos Aires, creció a partir de semillas enviadas por Tweedie del Jardín Botánico de Glasgow (holotipo K).

Gratiola hookeri Walp., Repert. Bot. Syst. 3: 286. 1845. Tipo: Argentina. “Bonaria” sin datos y sin colector.

Figuras 10 y 11

Hierba perenne, rizomatosa erecta de 20 a 100 cm alt. Tallos robustos con cuatro costillas, cubiertos de brevísimos tricomas glandulares punctiformes. Hojas 10 a 15 cm long. x 2 a 4 cm lat., opuestas, lanceoladas, sésiles, glabras, marcadamente serradas. Flores axilares o dispuestas en espigas terminales, bibracteoladas. Corola 8 a 12 mm, pubescente, el interior con tricomas largos, garganta blanquecina. Anteras con tecas subiguales, separadas por conectivo bibraqueado, globoso en su parte media. Cápsula ovoide, 4-valvada con ápice erecto. Semillas ovoides, estipitadas.

Fenología: florece de noviembre a marzo.

Distribución y hábitat: habita en Buenos Aires, extremo sur de Corrientes, Entre Ríos en la Argentina y en Uruguay llega hasta Montevideo. Tiene un área de distribución muy restringida, confinada a los márgenes de los ríos de la Plata y Uruguay. Habita en césped ribereño y en suelos bajos, aluviales.

Fitogeográficamente corresponde a la Provincia Pampeana, perteneciente al Dominio Chaqueño, donde es común el clima templado cálido, con lluvias durante casi todo el año.

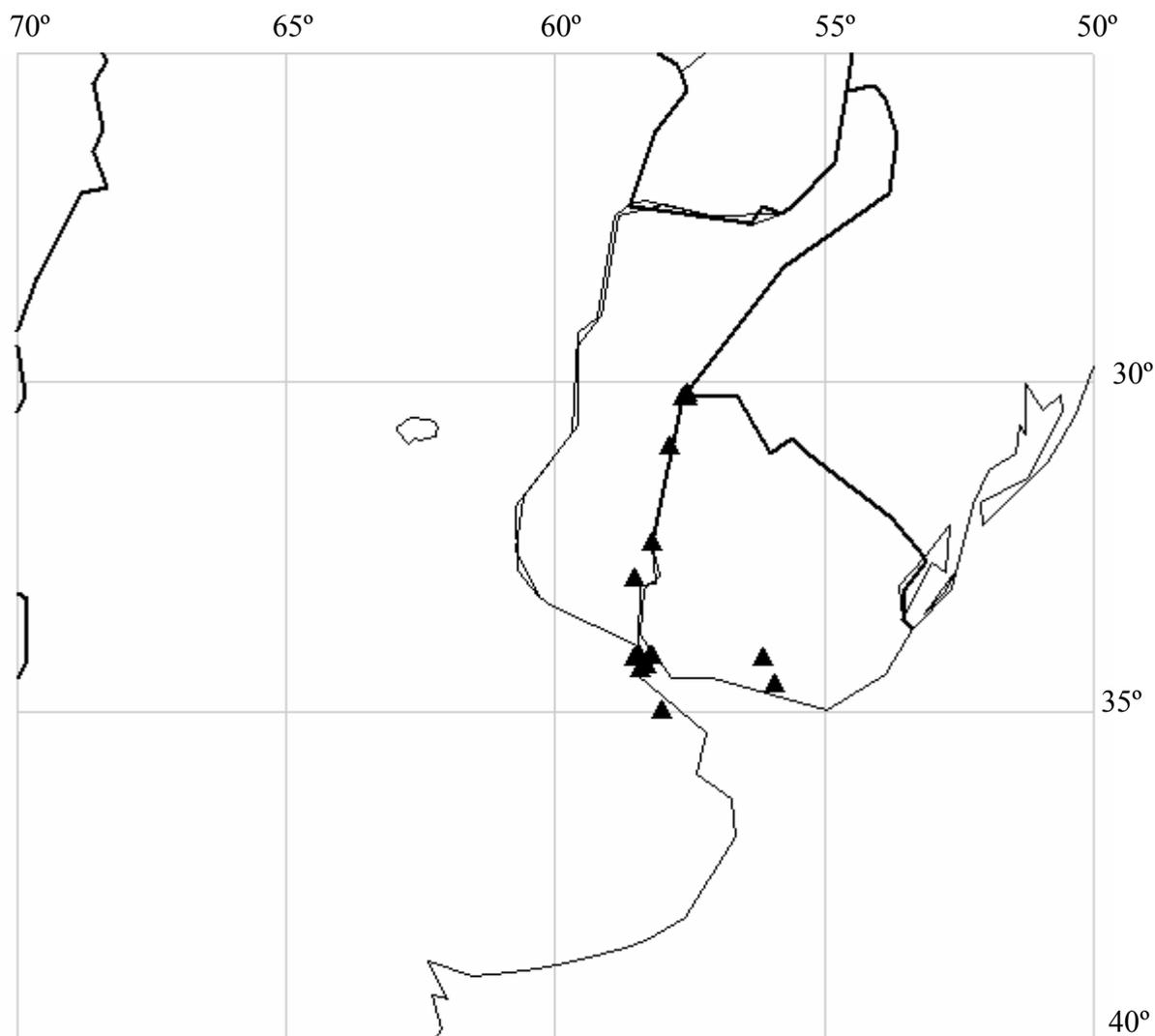


Figura 10. Mapa de distribución de *Stemodia lobelioides*.

Obs. 1: Algunos ejemplares manifiestan caracteres intermedios entre *S. hyptoides* y *S. lobelioides*, como el ejemplar *Burkart 9042* que es muy similar morfológicamente a *S. hyptoides*, la diferencia está en la ausencia de tricomas largos; probablemente exista una intergradación entre estas especies con híbridos ocasionales.

Obs.2: También llama la atención su parecido con *Stemodia palustris* de la que se diferencia por su tamaño; *S. lobelioides* es una planta más robusta y la corola es más larga.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Capital, Delta del Paraná, 13-V-1944, *Boelcke 692* (BAA); cercano a Paraná de las Palmas, 12-IV-1956, *Burkart 19999* (SI); Bajos de

Belgrano, 13-V-1951, *Boelcke 4861* (SI); Isla Martín García, Península Day, costa, 21-I-1997, *Hurrey & Belgrano 3337* (CTES, BAB); Tigre, orillas del Carapachay, 29-I-1931, *Nicora 2116* (SI); Delta, costa del Carapachay, 6-III-1948, *Burkart 9042* (SI). **Prov. Corrientes:** Monte Caseros, costa del río Uruguay, *Sosa & Schinini 210* (CTES). **Prov. Entre Ríos:** Gualeguaychú, 7-I-1932, *Burkart 4279* (SI); Concepción del Uruguay, 16-XII-1957, *Pedersen 4736* (CTES); Federación, balneario, 17-X-1971, *Burkart 28872* (SI).

URUGUAY. **Artigas:** Bella Unión, 25-XI-2001, *Sosa et al. 70* (CTES); Bella Unión, costa del río Uruguay, 15-II-2005, *Dematteis & Schinini 1381* (CTES). **Canelones:** cerca del arroyo Las Piedras, 16-XII-1934, *Rosengurtt 330* (SI). **Montevideo:** *Arechavaleta 4746* (SI).



Figura 11. Detalle de una rama florífera de *Stemodia lobeloides*. *Sosa et al. 70* (CTES).

6. *Stemodia palustris* A.St.-Hil., Hist. Pl. Remarq. Brésil 1: 216. 1824. *Stemodiocris palustris* (A.St.-Hil.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. Tipo: Brasil, Prov. Rio Grande do Sul: “crescit in pascuis humidis vel paludosis prope praecipitem aquae lapsum fluminis Uruguay dictum Salto Grande rivulumque Garupuita” enero 1816-1821. A. Saint-Hilaire s. n. (holotipo P).

Stemodia gratiolifolia A.St.-Hil., Hist. Pl. Remarq. Brésil 1: 217. 1824. *Stemodiocris gratiolifolia* (A.St.-Hil.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. Tipo: Brasil. Rio Grande do Sul: margen del Rio Toropasso, enero 1816-1821. A. Saint- Hilaire s. n. (lectotipo P).

Stemodia palustris A.St.-Hil. var. *simplex* J.A.Schmidt in Martius, Fl. Bras. 8: 301. 1862. Tipo: Brasil. “ad fluvios Rio Negro et Uruguay”, 1816-1822, A. Saint-Hilaire s. n. (holotipo P, isotipo P).

Stemodiocris linearifolia Morong, Ann. New York Acad. Sci. 7: 183. 1893. *Stemodia linearifolia* Greenm. & C.H. Thomps., Ann. Missouri Bot. Gard. 1: 409. 1914. Tipo: Paraguay. Río Pilcomayo, 1888-1890, T. Morong 1534 (holotipo NY, isotipo (foto) MO!, WIS, US).

Stemodia linearifolia (Morong) Greenm. & C.H.Thomps. var. *acutifolia* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier 4: 286. 1904. Tipo: Paraguay. “in stagno pr. Piribebuy, diciembre 1900, E. Hassler 6665 (lectotipo G, isolectotipo BM, UC).

Stemodia palustris A.St.-Hil. f. *salicifolia* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 10: 208. 1918. Tipo: Paraguay. “in regione cursus inferioris fluminis Pilcomayo”, VII 1906, Rojas 378. (holotipo G).

Figuras 12 y 13

Hierba estolonífera, glauca, cubierta de brevísimos tricomas glandulares punctiformes, 20 a 50 cm alt. Tallo con cuatro costillas. Hojas sésiles, 60 mm long. x 4 mm. lat., linear-lanceoladas, enteras o con márgenes apenas denticulados, con puntos glandulosos. Flores axilares o dispuestas en racimos espiciformes terminales, bibracteoladas. Cáliz con lacinias desiguales, glanduloso-

pubescente. Corola 4 a 10 mm, con tricomas en el interior. Anteras con tecas desiguales, oblongas, conectivo bibraqueado. Estigma oblicuo, bilamelado con sus bordes papilosos. Cápsula elipsoide, semillas erizadas.

Fenología: florece de noviembre a mayo.

Distribución y hábitat: habita en Argentina, Paraguay, Uruguay y Brasil. Crece en lugares bajos y bordes de cunetas inundables, siempre cerca a cursos de agua.

Desde el punto de vista fitogeográfico esta especie tiene una distribución un poco más amplia que *S. lobelioides*, ya que habita las Provincias Fitogeográficas Pampeana y una pequeña parte del Espinal (ambas del Dominio Chaqueño).

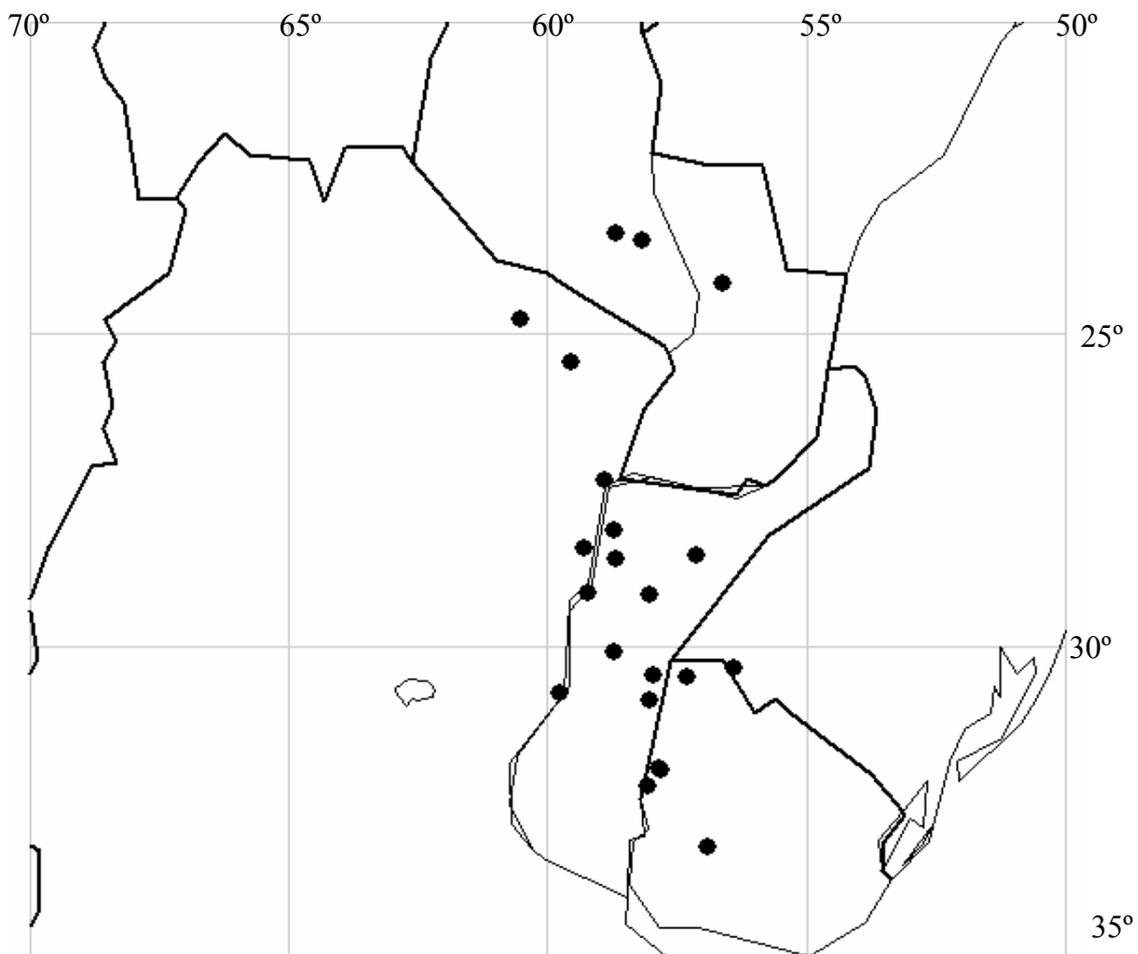


Figura 12. Mapa de distribución de *Stemodia palustris*.

Obs. 1: Se diferencia de *Stemodia lobelioides* porque esta última tiene porte más robusto, hojas dentadas y corola más larga.

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Chaco: 1 de Mayo, Colonia Benítez, 7-III-1948, *Schulz 7230* (CTES). **Prov. Corrientes:** Mercedes, Ea. Yacaré, 2-XII-1998, *Arbo et al. 8165* (CTES); Goya, Paraje Invernada, 23-XI-1972, *Carnevali 3360* (CTES); Saladas, Km 921, Ea. Fortín, 26-I-2003, *Sosa M. 95* (CTES); San Martín, Colonia C. Pellegrini, Estero Cambá Trapo, 22-II-1976, *Krapovickas et al. 29524* (CTES); San Roque, Ruta 12, 25-I-2003, *Sosa M. 94* (CTES, cult.); Bajos al S del río Santa Lucía, al O de la ruta 12, 28-XII-1983, *Cowan et al. 4194* (CTES); Sauce, Arroyo Sauce, 22-XII-1976, *Ferraro 1000* (CTES). **Prov. Formosa:** Patiño, 15 Km N de Las Lomitas, 20-II-1989, *Bordón s/n* (CTES), Bartolomé de las Casas, 14-XII-1970, *Schulz 17732* (CTES). **Prov. Entre Ríos:** La Paz, próximo a Est. Montiel, 31-X-1973, *Faggi et al. 13951* (CTES, BAB); Federación, Chajarí, 8-XII-1967, *Burkart 26749* (SI); Colón, Ruta 14, entre Ubajay y Pedernal, 7-XII-1975, *Burkart 27081* (SI). **Prov. Santa Fe:** Gral. Obligado, Ruta Nac. 11, 28-X-1987, *Blanchoud 2340* (CTES).

BRASIL. Rio Grande do Sul: Quarai, 18-III-1948, *Palacios-Cuezzo 1998* (LIL).

PARAGUAY. Concepción: Belén, 10 Km S de Concepción, 16-V-1974, *Schinini 9180* (CTES). **Presidente Hayes:** Km 65, Estancia Santa María del Doce, Ret. San Juan, 01-XII-2003, *Mereles 9103* (CTES). **San Pedro:** Primavera, 10-II-1957, *Woolston 798* (SI).

URUGUAY. Artigas: Ruta 30, Ayo. Yacutuyá Mini, 25-XI-2001, *Sosa et al. 72* (CTES); arroyo Guaviyú, *Sosa & Schinini 209* (CTES). **Flores:** río Yi, 28-II-1936, *Rosengurt 667* (SI). **Paysandú,** Ayo. Quebracho, 4-XII-2001, *Sosa et al. 78* (CTES); Ea. Las Correntinas, 20 Km O de Quebracho, 16-I-1994, *Pedersen 15875* (CTES).



Figura 13. Detalle de una rama florífera de *Stemodia palustris*.
Sosa 94 (CTES)

7. *Stemodia stricta* Cham. & Schltl., Linnaea 3: 10. 1828. *Stemodiacra stricta* (Cham. & Schltl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. *Stemodia hyptoides* Cham. & Schltl. var. *stricta* (Cham. & Schltl.) G.Dawson, in N. S. T. Burkart & S.Botta, Fl. Ilustr. Entre Ríos (Argent.) 5: 470. 1979. Tipo: Brasil. (“semel e Brasilia tropica Sellowius misit specimina florere incipientia”) Rio Pardo, camino de Caçapava a Bagé, Sellow 1514 (lectotipo B, fotolectotipo F!, GH!, MO!, isolectotipo K!)

Stemodiacra stricta var. *glabriuscula* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3: 240. 1898. Tipo: Paraguay. Sudeste de Paraguay, sep. 1892, Kuntze s. n. (holotipo NY, isotipo US)

Stemodia stricta f. *minor* Chodat & Hassl., Bull. Herb. Boissier 4: 287. 1904. *Stemodia stricta* var. *multidentata* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 222. 1918. Tipo: Paraguay. “in campis of San Bernardino, 1885-1895, Hassler 1180 (lectotipo G, fotolectotipo F, GH, MO, isolectotipo G, K)

Stemodia stricta Cham. & Schltl. var. *paucidentata* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 222. 1918. Tipo Paraguay. “in regione calcarea cursus superioris fluminis Apa” 1912-1913. Hassler 11018 (lectotipo G, isolectotipo BAF, G).

Figuras 14 y 15

Hierba erecta anual o perenne rizomatosa de 10 a 50 cm alt. Tallo de contorno circular a cuadrangular con costillas marcadas. Hojas opuestas en la base, 2 a 3 por nudo en la parte superior, ovada u ovado-elíptica, con base atenuada. Flores dispuestas en inflorescencias contraídas, axilares o terminales. Corola 9 a 11 cm long., tubulosa, tubo glabro y labio inferior de la garganta largamente piloso. Anteras con tecas desiguales, conectivo bifurcado. Cápsula ovoide con 4 valvas, semillas elipsoides a ovoides, pediceladas.

Fenología: florece de septiembre a marzo.

Distribución y hábitat: se distribuye en el norte de la Argentina, sureste de Bolivia, sur de Brasil, Paraguay oriental y norte de Uruguay. Se la encuentra desde los 21° S en Villamontes (Bolivia) hasta los 31° S, en Paysandú (Uruguay). En general crece en zonas inundables; prefiere los suelos ácidos.

Esta especie tiene áreas de distribuciones disyuntas, por un lado se la encuentra en la Selva Tucumano-Oranense (Dominio Amazónico) y por otro lado en las Provincias Paranaense (Dominio Amazónico) y una pequeña parte del Espinal (Dominio Chaqueño).

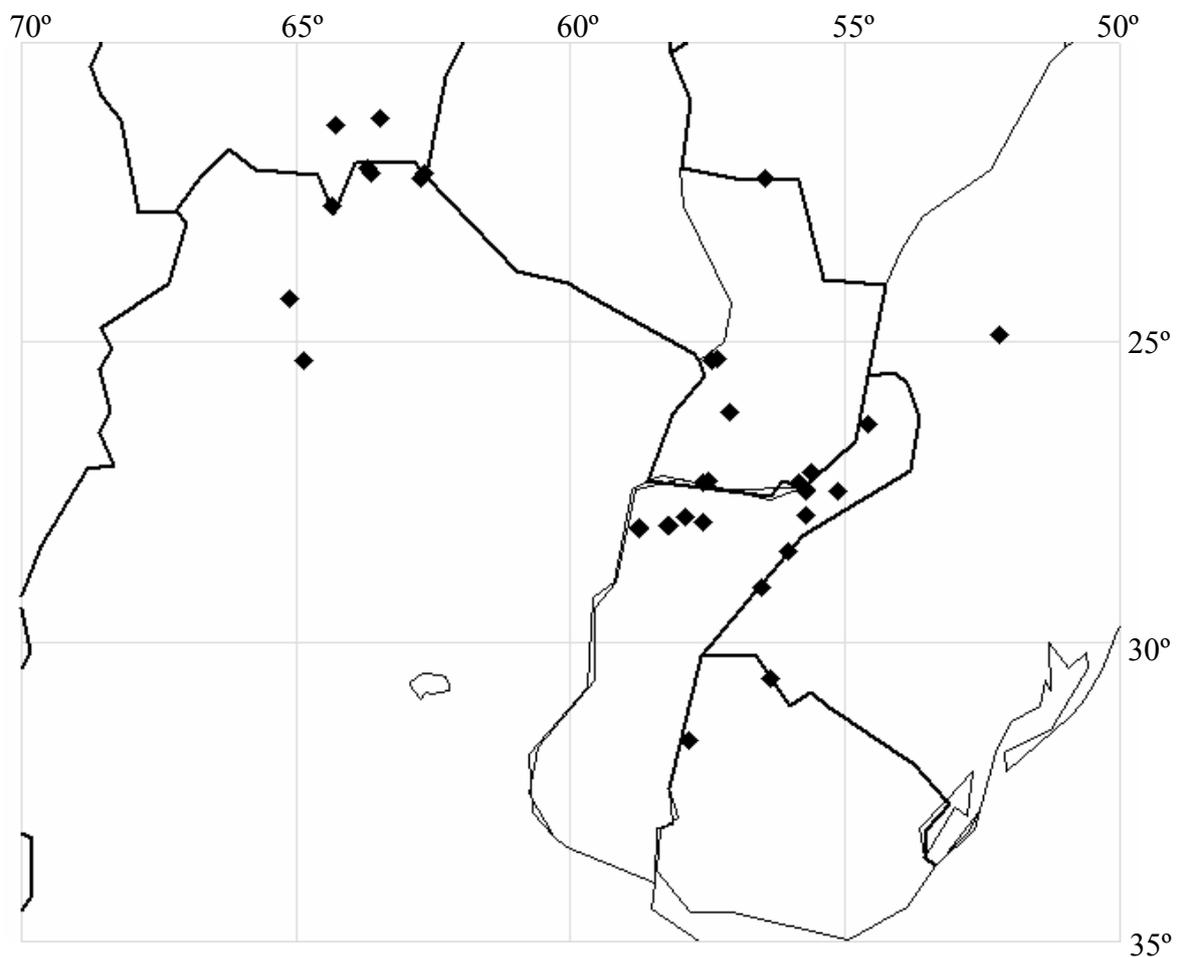


Figura 14. Mapa de distribución de *Stemodia stricta*.

Obs. 1: Dawson (1979), trató a *Stemodia stricta* como una variedad de *S. hyptoides*, diferenciándola de la variedad típica por el hábito y la época de floración. Señaló que “parece

preferir suelos ácidos y florecer en primavera, formando un especie de roseta que pronto florece”. En esta tesis se sigue el criterio de Turner & Cowan (1993b), que consideran a *S. stricta* como una especie diferente.

Obs. 2: *Stemodia hyptoides* es parcialmente simpátrica con poblaciones del este del área de distribución de *S. stricta*.

Obs. 3: Xifreda (1999) cita a *Stemodia durantifolia* para la Argentina sobre la base del ejemplar *Krapovickas 16852* (BAA). El ejemplar original depositado en el herbario CTES fue identificado por Cowan en 1992, como *S. stricta*. Otros ejemplares que también fueron identificados por Cowan en 1992 como *S. stricta* son, *Hassler 1461* (SI), de Paraguay; *Renvoize et al. 3100* (SI), *Schwarz 6874* (LIL); *Bertoni 2531* (LIL); *Bertoni 5002* (LIL) de Argentina, citados e identificados anteriormente por Descole & Borsini como *S. durantifolia*. En esta tesis se comparte el criterio de la revisión de Turner & Cowan (1993b).

Material estudiado: ARGENTINA. Prov. Corrientes: Alvear, ruta 36, 26-III-2006, *Sosa et al. 246* (CTES); Ituzaingó, ruta 12 y ruta 1183, 12-X-1951, *Bertoni 5002* (LIL); Mburucuyá, Ea. Santa Teresa, 3-XII-1983, *Cowan et al. 4091* (CTES); Cañada Fragosa, 7-I-2004, *Sosa 129* (CTES); Parque Nacional Mburucuyá, 7-I-2004, *Sosa 130* (CTES); Saladas, San Lorenzo, 8-XI-1998, *Sosa 8* (CTES, cult.); *Sosa 43* (CTES); San Miguel, Estancia Curuzú Laurel, 31-III-1974, *Krapovickas et al. 24718* (CTES); *Sosa 92* (CTES); Santo Tomé, Ea. San Francisco, 2-XII-1970, *Krapovickas et al. 16852* (BAA, CTES). **Prov. Jujuy:** Ledesma, río Zapla, 16-XII-2005, *Sosa et al. 230* (CTES). **Prov. Misiones:** Candelaria, Ruta 12, 14-IX-1998, *Tressens et al. 6001* (CTES); El Dorado, 8-XII-1948, *Schwarz 6874* (LIL); Loreto, 6-IX-1946, *Montes 2115* (SI); San Javier, Costa río Uruguay, bañados, 10-XII-1945, *Bertoni 2531* (LIL); Santa Ana, 9-XI-1946, *Montes 2268* (SI); Campo San Juan; 23-II-2006, *Sosa & Rodríguez 242* (CTES). Apóstoles, Escuela Agrotécnica Don Bosco, 14-X-1978, *Renvoize et al. 3100* (SI). Oberá, R10S a 23 km W de Oberá, 4-II-1976, *Romanczuk et al. 733* (SI). San Ignacio, 11-X-1946, *Medina 79* (LIL). **Prov. Salta:** Santa Victoria, camino al Angosto de Baritú, 1-X-1998, *Ahumada et al. 8333* (CTES); Parque Nacional Baritú, Lipeo, Río Naranjo, 20-XII-1980, *Zuloaga et al. 1141* (SI);

Metán, Río Piedras, 18-XII-2005, *Sosa et al. 237* (CTES); Orán, Aguas Blancas, 15-XII-2005, *Sosa et al. 227* (CTES); San Martín, Campo Durán, 14-XII-2005, *Sosa et al. 225* (CTES); río Carapaí, 14-XII-2005, *Sosa et al. 226* (CTES).

BOLIVIA. Tarija: Villa Montes, Quebrada de Tampinta, 28-V-1971, *Krapovickas et al. 19407* (CTES); entre Narvárez y Entre Ríos, 24-X-1980, *Zuloaga et al. 1309* (SI).

BRASIL. Paraná: Mun. Tres Barras do Paraná, Cañon do Rio Guarani, 16-X-1997, *Silva et al. 2131* (CTES).

PARAGUAY. Cordillera: San Bernardino, 25-XI-2005, *Sosa et al. 216* (CTES). **Central:** Areguá, 25-XI-2005, *Sosa et al. 217* (CTES). **Itapúa:** Cantera, Colonia Alborada, 23-XI-1948, *Montes 3281* (SI); Encarnación, IX-1915, *Hassler 1461* (SI); 18-XI-1945, *Bertoni 2390* (LIL). **Paraguari:** Paraguari, costado de la ruta del Cerro León, 30-X-1973, *Arenas 73* (CTES).

URUGUAY. Artigas: Cañada Brem, 26-XI-2001, *Sosa et al. 75* (CTES). **Paysandú:** Ruta 3, Ayo. Chapicuy Chico, 4-XII-2001, *Sosa et al. 79* (CTES).



Figura 15. *Stemodia stricta*. **A:** hábitat. **B:** detalle de la inflorescencia. *Sosa et al. 237* (CTES).

8. *Stemodia verticillata* (Mill.) Hassl., Trab. Mus. Farmacol. 21: 110. 1909. Basónimo: *Erinus verticillatus* Mill., Gard. Dict., ed. 8. 1768.

Stemodia parviflora Ait., Hortus Kew. 4: 52. 1812. *Stemodiacra verticillata* (Mill.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 466. 1891. *Lendneria verticillata* (Mill.) Britton, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 6: 184. 1925. **Tipo:** México. Veracruz 1731, Houston s. n. (holotipo BM).

Capraria humilis Soland., Hortus Kew. 2: 354. 1789. *Lendneria humilis* Minod, Bull. Soc. Bot. Genève 10: 241. 1918. *Stemodia humilis* (Ait.) G.Dawson, Revista Mus. La Plata, Sec. Bot. 8: 14. 1950. Tipo: Este de India, 1781, J. Banks s. n. (holotipo K).

Stemodia arenaria H.B.K., Nov. Gen. Sp. 2: 357. 1817. Tipo: Colombia “crescit in ripa mundata fluminis Magdalenae prope Banco”, 1801, Humboldt & Bonpland s. n. (lectotipo P)

Figura 16 y 17

Hierba anual decumbente, 5 a 25 cm alt., ramificada. Tallos glanduloso-pubescentes, flexuosos. Hojas opuestas o en verticilos trímeros; pecíolos 5-6 mm long; lámina 10 a 20 mm long. x 6 a 15 mm lat., ovada, márgenes crenados o dentados. Flores axilares, sin bractéolas. Cáliz con sépalos lanceolados, glanduloso-pubescente. Corola infundibuliforme, 2 a 5 mm long., lila con estrías violáceas, internamente pubescente. Estambres verde-amarillentos. Ovario elipsoide, estigma dilatado, papiloso, bilamelado. Cápsula globosa, semillas con 6-8 surcos longitudinales.

Fenología: florece todo el año.

Distribución y hábitat: esta especie tiene una amplia distribución geográfica. Se extiende desde México hasta Buenos Aires (Argentina). También vive en una gran variedad de ambientes, en algunos casos resulta una maleza invasora. Fitogeográficamente crece en varias regiones por su amplia distribución.

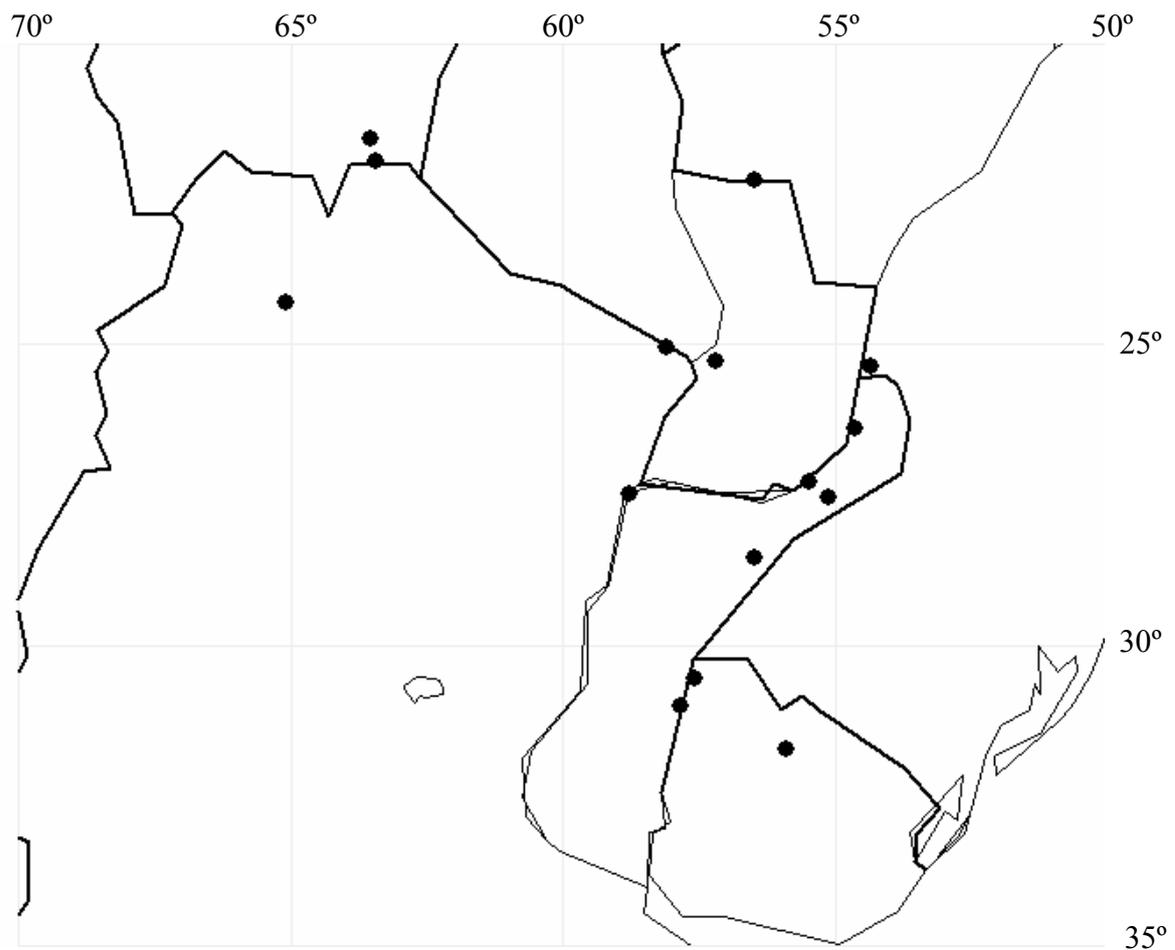


Figura 16. Mapa de distribución de *Stemodia verticillata*.

Obs. 1: Esta especie tiene caracteres que la hace fácilmente reconocible; en ese sentido, Minod (1918), la excluye del género tratándola como el género monotípico *Lendneria*.

Obs. 2: *Stemodia verticillata* (“takurú ka’á”) es usada como planta con efectos mágicos por los guaraníes de Misiones. Se utiliza junto con *Tournefortia paniculata* (“urutaú ka’á”), en una decocción mezclada con perfume comercial que se hace llegar a la mujer deseada en forma indirecta (Martínez Crovetto, 1980).

Material estudiado: ARGENTINA. **Prov. Corrientes:** Alvear, Ea. Santa Ana, 9-II-1979, *Schinini et al.* 16899 (CTES); Alvear, 3-II-2006, *Sosa* 240 (CTES); Capital, Predio de la FCA, 12-IV-2001, *Sosa* M. 38 (CTES, cult.). **Prov. Entre Ríos:** Federación, *Burkart* 26379 (SI). **Prov. Formosa:** Pilcomayo,

Ruta 86, 19-IX-1996, *Schinini et al. 31311* (CTES). **Prov. Jujuy:** Ledesma, río Zapla, 16-XII-2005, *Sosa et al. 231* (CTES); Ledesma, 21-X-1979, *Cabrera et al. 30914* (SI). **Prov. Misiones.** San Ignacio, 25 Km SE de San Ignacio, 11-IX-2001, *Keller 1242* (CTES); Eldorado, municipio Eldorado, 20-XII-2003, *Sosa & Keller 125* (CTES), Guaraní, 24-XI-2004, *Zuloaga et al. 8158* (SI).

BRASIL. Paraná, Cataratas do Iguacu, 27-IX-1867, *Krapovickas 13383* (CTES).

BOLIVIA. Gran Chaco: Tarija, 62 Km N de Yacuiba, 1-IV-2004, *Seijo & Solís Neffa 3131* (CTES); 7 Km de Villa Montes, camino a Camiri, 6-V-1983, *Krapovickas & Schinini 39214* (CTES).

PARAGUAY. Amambay: Bella Vista, 23-XI-2005, *Sosa et al. 212* (CTES); **Cordillera:** San Bernardino, 14-X-1973, *Quarín et al. 1544* (CTES).

URUGUAY. Artigas: Ruta 3 y Arroyo Guaviyú, 25-XI-2001, *Sosa et al. 69* (CTES). **Tacuarembó:** Ruta 5, Km 334, 3-XII-2001, *Sosa et al. 77* (CTES).



Figura 17. *Stemodia verticillata*. **A:** planta. **B:** detalle de la flor. Sosa 38 (CTES).

Stemodia durantifolia fue citada para la Argentina en los trabajos de Descole y Borsini (1954), Xifreda (1999) y Zuloaga *et al.* (2008). Turner & Cowan analizaron los ejemplares mencionados por anteriores autores y concluyeron que se trata de las siguientes especies, *S. lanceolata* (en base a los ejemplares Rojas 1865, s.c.c. 252, Schulz 6797, y *S. stricta* (basado en los ejemplares Krapovickas 16852, Hassler 1461, Renvoize *et al.* 3100, Schwarz 6874; Bertoni 2531; Bertoni 5002). Para el desarrollo de esta tesis se revisaron estos ejemplares, sumado a otros y se comparte el criterio de Turner & Cowan. Por esta razón en esta tesis se concluye que *S. durantifolia* no habita en el área de estudio de esta tesis

ANATOMÍA

INTRODUCCIÓN

El estudio de la anatomía de las plantas no sólo es fundamental para estudios sistemáticos o paleobotánicos, sino que también es una parte esencial de la biología evolutiva, la fisiología, la ecología y la genética.

El valor de los caracteres anatómicos para la ubicación taxonómica de muchas especies de dicotiledóneas ha sido ampliamente sustentado (Solereeder, 1986; Metcalfe & Chalk, 1957, 1983). Estos autores coinciden en señalar que hay determinados caracteres que son típicos de la familia Scrophulariaceae.

En la familia Scrophulariaceae se conocen los trabajos de Karrfalt & Tomb (1983) que analizan la presencia de espacios de aire y cavidades secretoras en las hojas de *Leucophylleae*; Canne-Hilliker & Kampny (1991), que estudian la anatomía foliar y caulinar del género *Agalinis*; Hufford (1992), Lersten & Curtis (1997) y Lersten & Beaman (1998) que analizan la anatomía foliar de los géneros *Besseya*, *Synthyris*, *Leucophyllum*, *Scrophularia* y *Verbascum*; Lersten & Curtis (2001) que analizan la presencia de estructuras secretoras en hojas de varios géneros de Scrophulariaceae; y Makbul *et al.* (2006) que estudian la morfo-anatomía de *Scrophularia*. Pero, hasta el momento no se han registrado estudios anatómicos en el género *Stemodia*.

Con el objetivo de seleccionar caracteres vegetativos que tengan valor taxonómico para *Stemodia*, y detectar la posible influencia ambiental sobre la estructura de tallos y hojas, se encararon estudios anatómicos de estos órganos.

En esta sección de la tesis se describen y comparan caracteres histológicos de hojas y tallos de las especies que crecen en la región más austral de Sudamérica; se ilustran y fotografían algunos caracteres útiles para el reconocimiento de los taxones.

MATERIALES Y METODOS

Se analizaron materiales de herbario, frescos y conservados en FAA (Formol-Ácido acético-Alcohol 96°). Para la descripción anatómica se hicieron preparaciones permanentes. Se realizaron cortes foliares y caulinares en plantas adultas; los transcortes de tallo fueron hechos a nivel de la base (entre el segundo y tercer nudo). Los cortes se realizaron a mano alzada y con micrótopo rotativo. Los cortes seriados fueron hechos en espesores que oscilan entre 15-25 μm , previa deshidratación del material y preimpregnación con aclarante preimpregnante (González & Cristóbal, 1997), e inclusión en parafina. Se colorearon con safranina-astra blue (Luque *et al.* 1996) y se montaron en Bálsamo de Canadá. Se realizaron también preparados temporarios, conservados en agua glicerizada.

Se utilizó la técnica de “peeling” (D’Ambrogio de Argüeso, 1986) para la obtención de epidermis foliar. Se obtuvo el índice estomático (IE) de las distintas especies utilizando la fórmula de Salisbury (Metcalf & Chalk, 1979). Las hojas se diafanizaron según la técnica de Dizeo de Strittmater (1973).

Para la observación e interpretación se utilizó un microscopio estereoscópico Wild M5, microscopio óptico binocular Olympus BX50 y microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol 5800 LV de la Universidad Nacional del Nordeste, Secretaría General de Ciencia y Técnica. Para las observaciones con el MEB las muestras fueron sometidas a una serie creciente de acetona y posteriormente se secaron a punto crítico con CO_2 . La metalización se llevó a cabo con un delgado baño de oro-paladio.

Para los esquemas se utilizaron los signos convencionales de Metcalf & Chalk (1957). Las ilustraciones se realizaron con la ayuda de una cámara clara. La relación espacios intercelulares/tejido aerenquimático, se expresa en porcentaje de espacios, que se obtuvo usando esquemas hechos con cámara clara sobre papel milimetrado.

Material estudiado:

***Stemodia ericifolia*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, 8-II-1972, *Carnevali 2845* (CTES). **Prov. Chaco:** Dpto. 1 de Mayo, Colonia Benítez, 3-V-1961, *Schulz 11584* (CTES). **Prov. Formosa:** Dpto. Matacos, Ruta 39, 6-III-2001, *Schinini et al. 35286* (CTES); Ing. Juárez, 14-I-2002, *Seijo et al. 2717* (CTES). **Prov. Salta:** Dpto. Rivadavia, Ruta 81, 7-III-2001, *Schinini et al. 35389* (CTES); Ruta 81, Km 1721, 15-I-2002, *Seijo et al. 2725* (CTES, cult.); 1 Km de J. Paje, 13/12/2005, *Sosa et al. 223*; 3 Km. O de Pluma de Patos, 13/12/2005, *Sosa et al. 224*. **PARAGUAY. Dpto. Presidente Hayes,** Ruta Transchaco, estero Pirahu, 10-V-1994, *Krapovickas et al. 45247* (CTES). **Dpto. Chaco,** Mayor Pedro Lagerenza, 60° 45' W, 20° S, 4-IV-1978, *Schinini & Bordas 14863* (CTES).

***Stemodia hassleriana*. PARAGUAY, Dep. Amambay,** Bella Vista, 23/11/2005, *Sosa et al. 211* (CTES). Río Apa, 15/12/1983, *Vanni et al. 312* (CTES). Bella Vista, Potero, cerca del río Apa, 15/12/1983, *Cowan et al. 4170* (CTES; TEX). 8 Km Sur de Bella Vista. 23/11/2005, *Sosa et al. 213* (CTES, SP, G). Ea. Santa Irene, 17/11/1996, *Schinini & Barrail 31754* (CTES, LIL, G).

***Stemodia hyptoides*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Concepción, Ea. “El Tránsito, Paso Extendido”, 22-V-1976, *Schinini et al. 13205* (CTES); Dpto. Gral. Paz, Caá Catí, 19-XII-2002, *Sosa M. 93* (CTES); Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre, 16-I-1999, *Sosa M. 18* (CTES); Paso Aguirre, 6-V-2001, *Sosa M. 43* (CTES, cult.); Dpto. Mercedes, Macrosistema Iberá, 2-I-1998, *Arbo et al. 8134* (CTES); Dpto. Saladas, San Lorenzo, 6-V-2001, *Sosa M. 45* (CTES). **URUGUAY. Dpto. Tacuarembó,** Ruta 5, Km 334, 3-I-2001, *Sosa M. et al. 76* (CTES).

***Stemodia lanceolata*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Capital, Barrio San José, 4-XI-1998, *Sosa M. 5* (CTES); Hipódromo Gral. San Martín, 18-XII-1999, *Sosa M. 27* (CTES); Barrio San Jerónimo, 9-IV-2001, *Sosa M. 36* (CTES, cult.); Dpto. Saladas, San Lorenzo, 8-XI-1998, *Sosa M. 17* (CTES); Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, 05-XII-1998, *Sosa M. 15* (CTES). **Prov. Chaco:** Dpto.

1° de Mayo, Colonia Benítez, 19-IV-2001, *Sosa M. et al. 41* (CTES). **Prov. Entre Ríos:** Dpto. Paraná, Isla Puente, 1-I-2002, *Keller 1537* (CTES).

Stemodia lobelioides. **ARGENTINA. Prov. Buenos Aires:** Dpto. Capital, Delta del Paraná, 13-V-1944, *Boelcke 692* (BAA); cercano a Paraná de las Palmas, 12-IV-1956, *Burkart 19999* (SI, citado en Turner & Cowan, 1993). **Prov. Entre Ríos:** Dpto. Gualeguaychú, 7-I-1932, *Burkart 4279* (SI); Dpto. Concepción del Uruguay, 16-XII-1957, *Pedersen 4736* (CTES, citado en la Flora Ilustrada de Entre Ríos, 1979). **URUGUAY. Dpto. Artigas,** Bella Unión, 25-XI-2001, *Sosa M. et al. 70* (CTES).

Stemodia palustris. **ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Mercedes, Ea. Yacaré, 2-XII-1998, *Arbo 8165* (CTES); Dpto. Saladas, Km 921, Ea. Fortín, 26-I-2003, *Sosa M. 95* (CTES); Dpto. San Roque, Ruta 12, 25-I-2003, *Sosa M. 94* (CTES, cult.), Dpto. Sauce, Arroyo Sauce, 22-XII-1976, *Ferraro 1000* (CTES). **URUGUAY. Dpto. Artigas,** Ruta 30, Ayo. Yacutuyá Mini, 25-XI-2001, *Sosa M. et al. 72* (CTES). Dpto. Paysandú, Ayo. Quebracho, 4-XII-2001, *Sosa M. et al. 78* (CTES).

Stemodia stricta. **ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Mburucuyá, Ea. Santa Teresa, 3-XII-1983, *Cowan et al. 4091* (CTES); Dpto. Saladas, San Lorenzo, 8-XI-1998, *Sosa M. 8* (CTES, cult.); Dpto. San Miguel, Estancia Curuzú Laurel, 31-III-1974, *Krapovickas et al. 24718* (CTES). **Prov. Misiones:** Dpto. Candelaria, Ruta 12, 14-IX-1998, *Tressens et al. 6001* (CTES). **Prov. Salta:** Dpto. Santa Victoria, camino al Angosto de Baritú, 1-X-1998, *Ahumada et al. 8333* (CTES). **URUGUAY. Dpto. Artigas,** Cañada Brem, 26-XI-2001, *Sosa M. et al. 75* (CTES). **Dpto. Paysandú,** Ruta 3, Ayo. Chapiçuy Chico, 4-XII-2001, *Sosa M. et al. 79* (CTES).

Stemodia verticillata. **ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Alvear, Ea. Santa Ana, 9-II-1979, *Schinini et al. 16899* (CTES); Dpto. Capital, Predio de la FCA, 12-IV-2001, *Sosa M. 38* (CTES, cult.). **Prov. Formosa:** Dpto. Pilcomayo, Ruta 86, 19-IX-1996, *Schinini et al. 31311* (CTES). **Prov. Misiones:** Dpto. San Ignacio, 25 Km SE de San Ignacio, 11-IX-2001, *Keller 1242* (CTES).

URUGUAY. Dpto. Artigas, Ruta 3 y Ayo. Guaviyú, 25-XI-2001, *Sosa M. et al. 69* (CTES). **Dpto.**

Tacuarembó, Ruta 5, Km 334, 3-XII-2001, *Sosa M. et al. 77* (CTES).

RESULTADOS

HOJA

Epidermis: Las células son irregulares, con cutícula estriada (Fig. 18 B y D). Las de la cara adaxial tienen paredes anticlinales subrectas en *S. hyptoides*, *S. lanceolata*, *S. lobelioides* y *S. palustris*, y sinuosas en *S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. stricta* y *S. verticillata* (Fig. 18 B y C). Las células de la cara abaxial presentan paredes anticlinales sinuosas en todas las especies, a excepción de las que rodean los tricomas que presentan paredes casi rectas.

En todas las especies se observó la presencia de papilas de diferentes tamaños; las del margen foliar son las de mayor altura (Fig. 18 B). Las papilas pueden ser levemente redondeadas (Fig. 18 A) a cónicas como en *S. ericifolia*, *S. hassleriana* y *S. verticillata*, con cutícula totalmente estriada o lisa en la zona del ápice (Fig. 18 A-D).

Tricomas: Son simples, uni- a multicelulares, glandulares o eglandulares. Se observan los siguientes tipos:

Tipo 1: Eglandular unicelular, con una célula basal, ascendente, con ápice agudo y base ensanchada, con cutícula estriada en cerca de los 2/3 basales; en la base se observan estrías gruesas que se disponen casi en ángulo recto con respecto al eje del tricoma. Este tipo fue observado solamente en *Stemodia ericifolia* (Figs. 19 A y B, 22 D).

Tipo 2: Eglandular pluricelular (4-12 células), uniseriado; con 1 a 3 células basales, en algunos tricomas estas células basales se disponen sobre el nivel de las epidérmicas. Observado en *Stemodia hyptoides*, *S. lanceolata* y *S. stricta* (Figs. 19 C, 22 F).

Tipo 3: Glandular con pedúnculo unicelular, una célula basal y cabezuela globosa uni- a pluricelular (4-12 células); las cabezuelas unicelulares de mayor tamaño. Tricomas hundidos o no, rodeado por células epidérmicas dispuestas radialmente. Presente en todas las especies estudiadas (Fig. 19 C, D y E; 22 C).

Tipo 4: Glandular con pedúnculo bi- a pluricelular, uniseriado; levemente convexas; cabezuela glandular globosa, 1-4-celular (*S. hassleriana*), o elipsoide 1-celular presente solamente en *S. verticillata*. Células basales 1 a 3, en algunas se encuentran sobreelevadas de las restantes. (Figs. 19 D, E y G; 22 E).

Estomas: La lámina es anfistomática con estomas anomocíticos y algunos diacíticos en *Stemodia hassleriana* (Fig. 21 A) y *S. stricta*; diacíticos en *S. hyptoides* (Fig. 21 B); anisocíticos y algunos diacíticos en *S. lanceolata*, *S. lobelioides* y *S. palustris* (Fig. 21 C); anomocíticos en *S. ericifolia* y *S. verticillata* (Fig. 21 D). De acuerdo con los valores obtenidos en el índice estomático (IE), hay mayor cantidad de estomas en la cara abaxial que en la adaxial.

Lámina (Fig. 22 A y B): Se observa una cutícula delgada. La epidermis es uniestrata y el mesofilo dorsiventral, con tendencia a isobilateral en *Stemodia ericifolia* y *S. lanceolata*. El parénquima clorofiliano en empalizada, hacia la cara adaxial, presenta 2 a 3 estratos de células más o menos alargadas y pequeños espacios. El parénquima lagunoso, hacia la cara abaxial, tiene mayor cantidad de espacios intercelulares y células redondeadas o de contorno irregular. En *S. lobelioides* se observan grandes espacios intercelulares en todo el mesofilo, más desarrollados en las cercanías de la vena media (Fig. 22 B). En *S. ericifolia* las células del parénquima en empalizada y lagunoso son semejantes en forma y tamaño, la diferencia se presenta en la mayor cantidad de espacios intercelulares en el parénquima lagunoso, cuyas células más cercanas al parénquima en empalizada son de forma más o menos isodiamétricas y dejan pequeños espacios, en esta región se ubican los haces vasculares. La vena media está formada por un haz vascular colateral cerrado con paquetes de fibras por fuera del xilema y el floema y rodeado por células parenquimáticas con escasos cloroplastos; en *S. lanceolata* se encuentra otro paquete de fibras por fuera de las células parenquimáticas, hacia la cara adaxial, tanto en la vena media como en las laterales mayores. La zona de la vena media es prominente en el envés. Las venas laterales

mayores poseen una vaina de células parenquimáticas y paquetes de fibras por fuera del floema y del xilema o sólo acompañando a uno de los tejidos vasculares.

Los caracteres diferenciales de las hojas de las especies estudiadas se resumen en las Tablas 1 y 2.

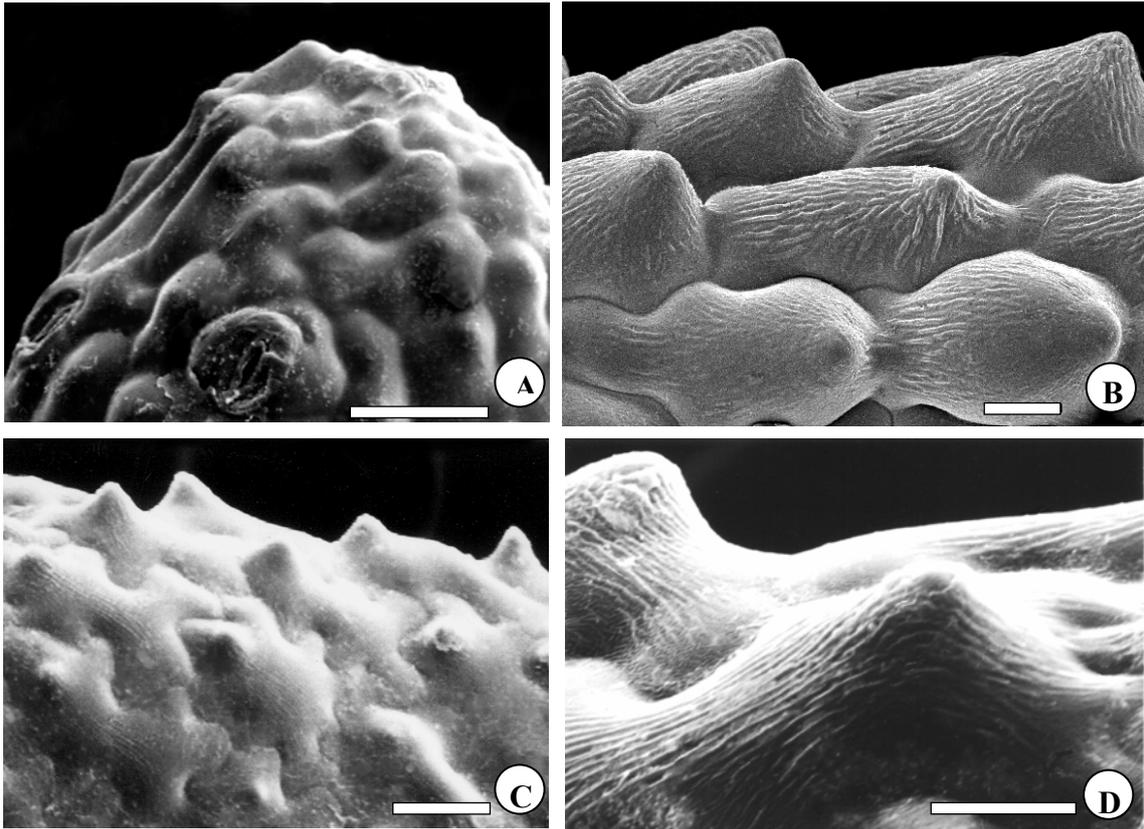


Figura 18. Papilas. **A:** redondeadas en *S. lanceolata*. **B:** cónicas y estriadas en *S. hassleriana*. **C-D:** cónicas y estriadas en *S. verticillata*. A, *Sosa 15*; B, *Sosa 211*; C-D, *Tressens 6002*. Escala: 50 μm en A, 10 μm en B y D, 100 μm en C.

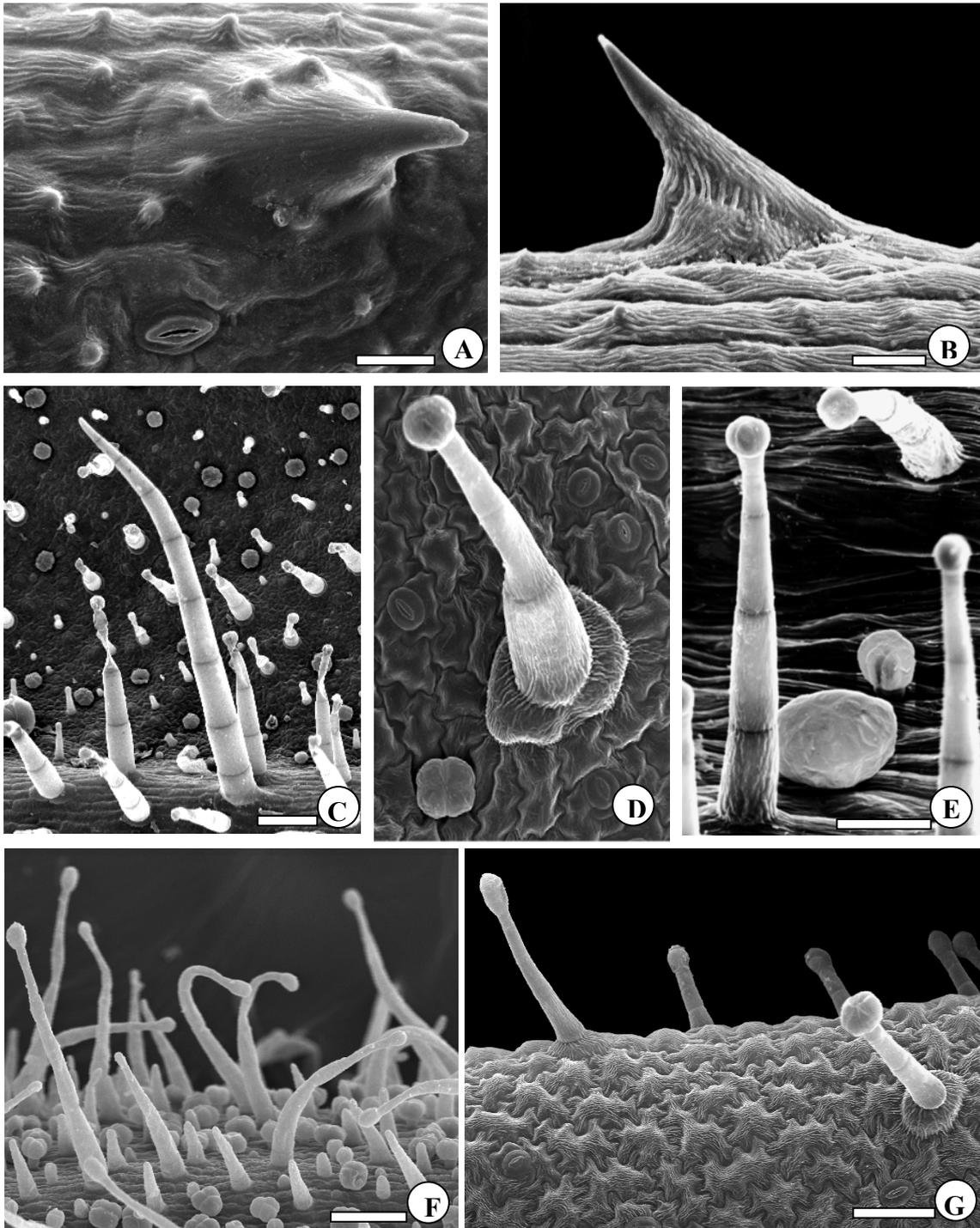


Figura 19. Tricomas. **A-B:** eglandular unicelular en hoja de *S. ericifolia*. **C:** eglandulares y glandulares en hoja de *S. lanceolata*. **D:** glandulares con pedúnculo pluricelular y unicelular en hoja de *S. verticillata*. **E:** glandulares con pedúnculo pluricelular y unicelular en tallo de *S. lanceolata*. **F:** eglandulares y glandulares con pedúnculo uni a pluricelular en tallo de *S. verticillata*. **G:** glandulares con pedúnculo pluricelular, con cabezuela redondeada y con cabezuela elipsoide en hoja de *S. verticillata*. A-B, *Seijo et al.* 2725; C y E *Sosa* 36; D, F y G, *Sosa* 38. Escala: 20 μm en A, B y D; 100 μm en C; 50 μm en E, F y G.

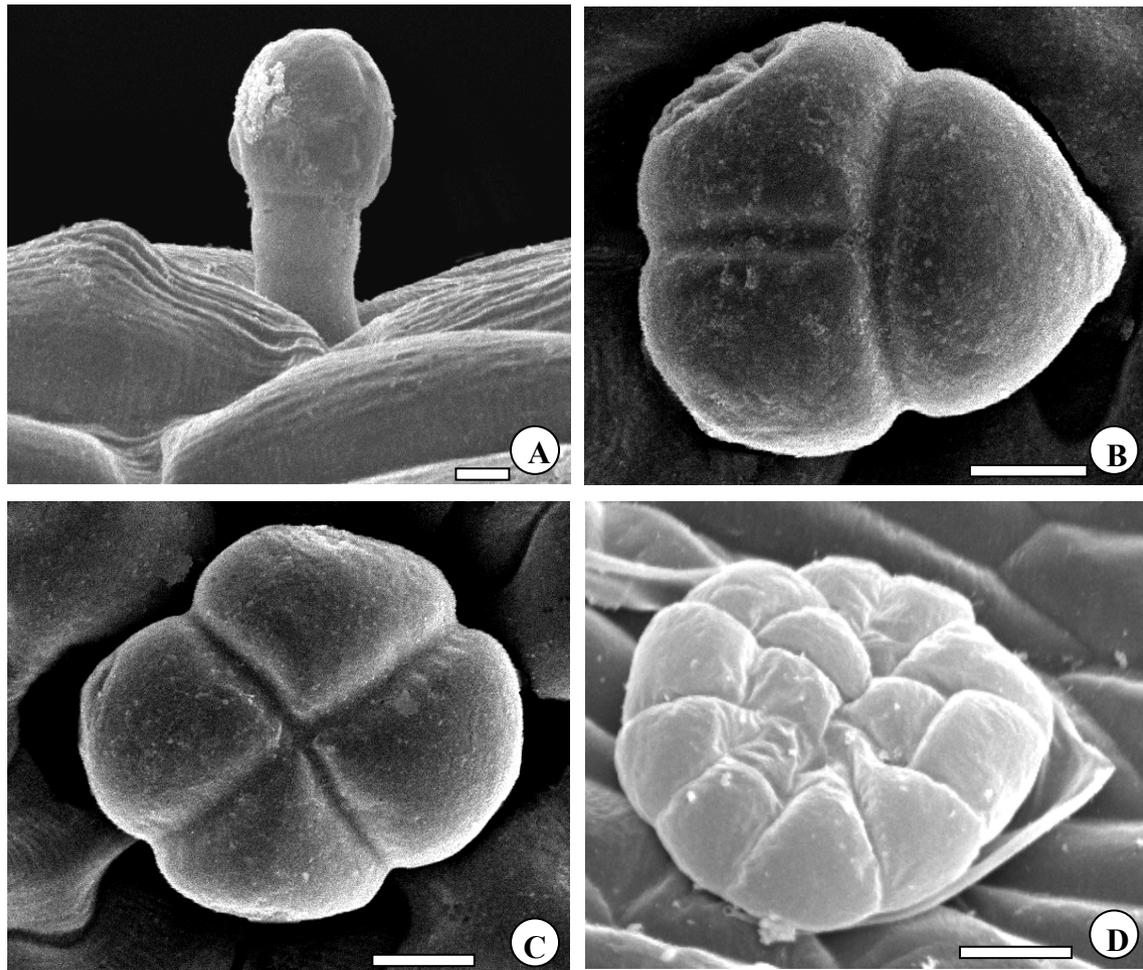


Figura 20. Tricomas glandulares. **A:** con cabezuela unicelular en tallo de *S. hassleriana*. **B:** con cabezuela 3- celular en epifilo de *S. hassleriana*. **C:** con cabezuela 4- celular en epifilo de *S. hassleriana*. **D,** con cabezuela pluricelular en tallo de *S. palustris*. A-C, Sosa 213, D, Sosa 95. Escala: 5 μ m en A-C, 10 μ m en D.

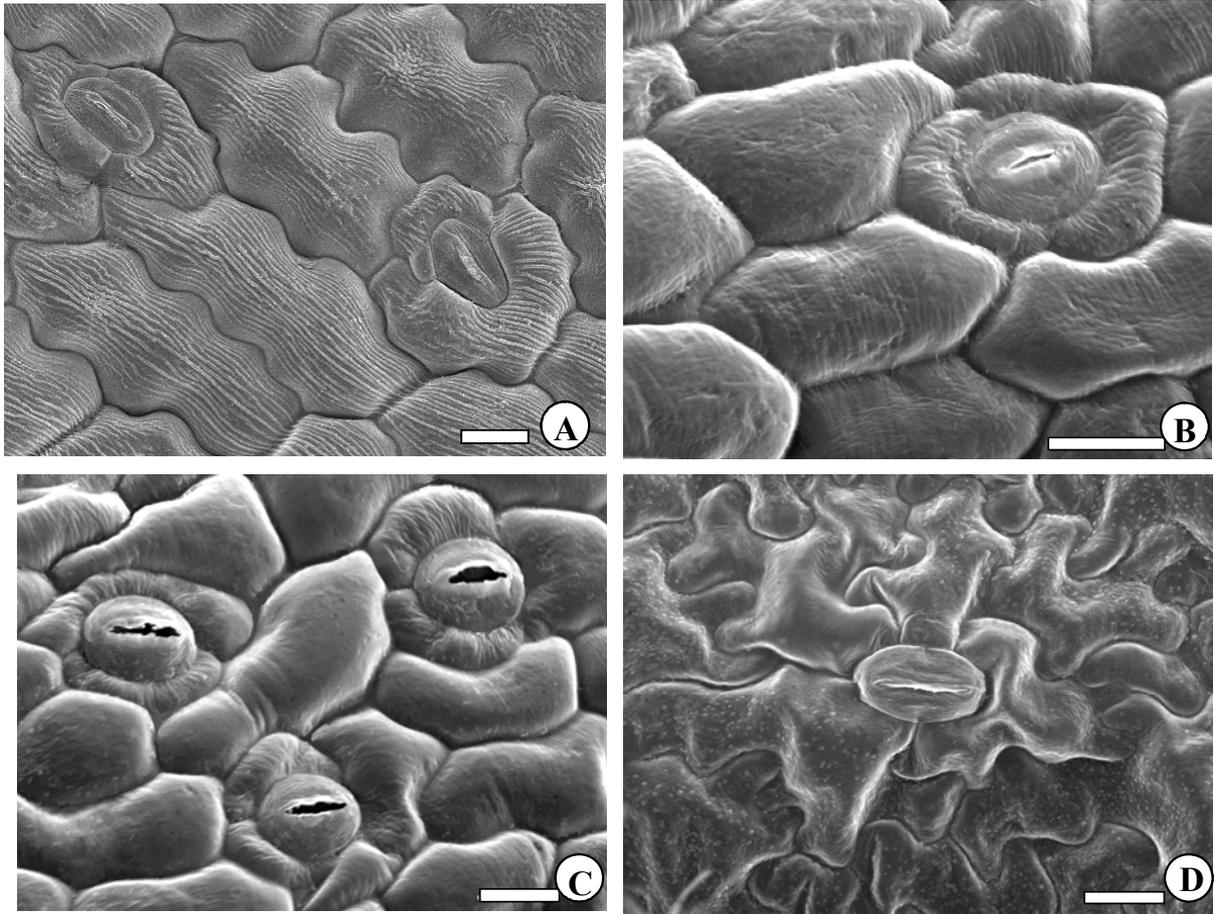


Figura 21. Estomas. **A:** diacítico en epifilo de *S. hassleriana*. **B:** diacítico en epifilo de *S. hyptoides*. **C:** anisocíticos en hipofilo de *S. palustris*. **D:** anomocítico en epifilo de *S. verticillata*. A, Sosa 213; B, Sosa 5; C, Sosa 94; D, Tressens 6002. Escala: 10 μm en A, 20 μm en B, C y D.

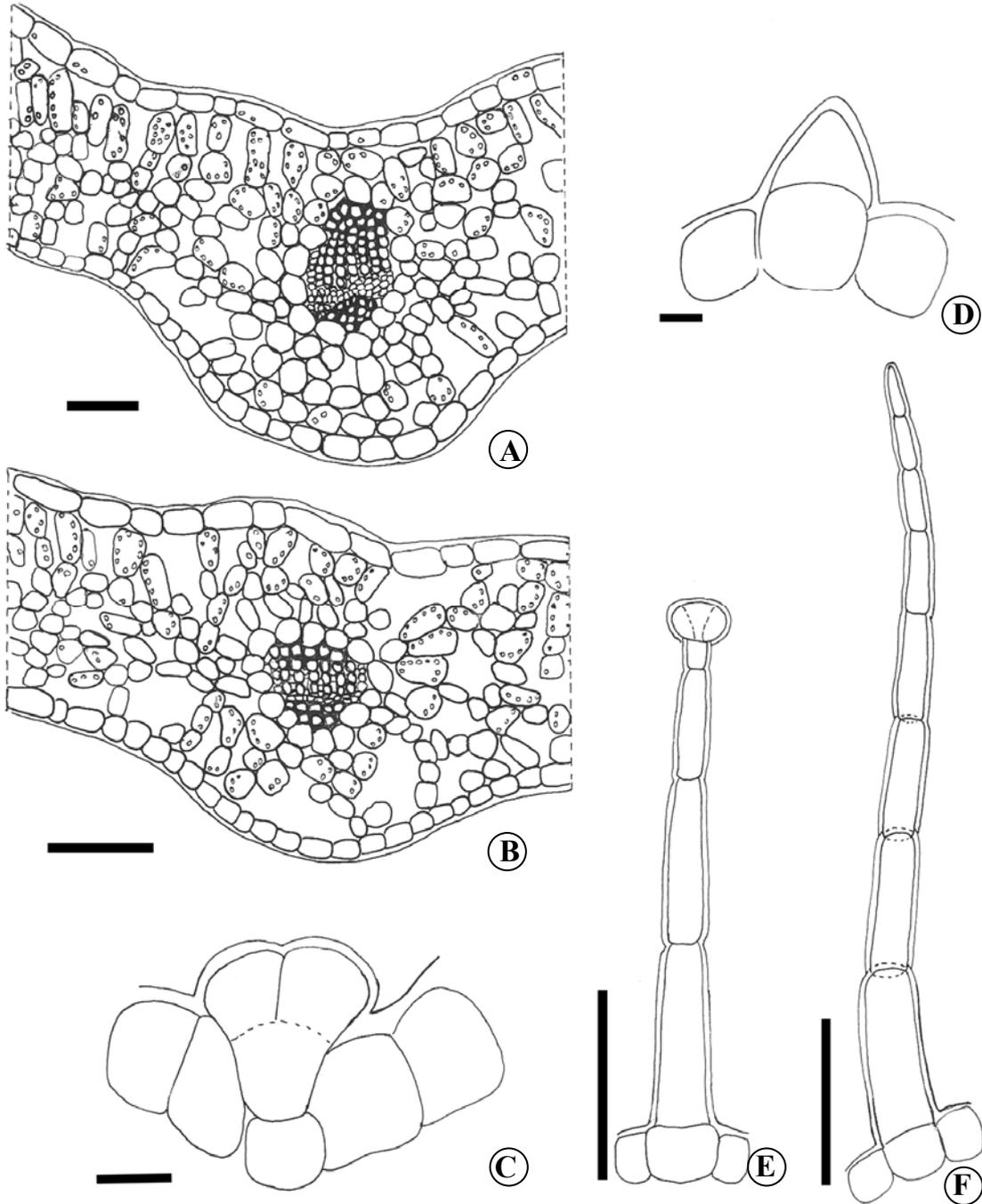


Figura 22. Mesofilo y tricomas en vista lateral. **A:** transcorte foliar de *S. hyptoides*. **B:** transcorte foliar de *S. lobelioides*. **C:** tricoma glandular con pedúnculo unicelular de *S. ericifolia*. **D:** tricoma eglandular unicelular de *S. ericifolia*. **E:** tricoma glandular con pedúnculo pluricelular de *S. lanceolata*. **F:** tricoma eglandular pluricelular de *S. hyptoides*. A, F, *Sosa* 18; B, *Sosa et al.* 70; C-D, *Seijo et al.* 2725; E, *Sosa* 36. Escala: 0,1 mm en A, B, E y F; 0,05 mm en C y D.

Tabla 1. Caracteres diferenciales de hoja

Especies	Paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales	Estomas	Índice estomático (%)		Papilas
			Epifilo	Hipofilo	
<i>S. ericifolia</i>	Sinuosas	Anomocíticos	9	11,93	cónicas
<i>S. hassleriana</i>	Sinuosas	Anomocíticos (diacíticos)	5,33	24,38	cónicas
<i>S. hyptoides</i>	± rectas	Diacíticos	7,65	20,24	redondeadas
<i>S. lanceolata</i>	± rectas	Anisocíticos (diacíticos)	15,69	20,41	redondeadas
<i>S. lobelioides</i>	± rectas	Anisocíticos (diacíticos)	12,77	18,09	redondeadas
<i>S. palustris</i>	± rectas	Anisocíticos (diacíticos)	14,60	19,23	redondeadas
<i>S. stricta</i>	Sinuosas	Anomocíticos (diacíticos)	16,09	21,82	redondeadas
<i>S. verticillata</i>	Sinuosas	Anomocíticos	9,5	12,5	cónicas

Tabla 2. Tricomas presentes en tallos y hojas: caracteres diferenciales.

Especies	Longitud de los tricomas (μm)				Cabezuela de los tricomas Tipo 3		Número de células del pedúnculo de los tricomas Tipo 4
	Eglandulares		Glandulares		Diámetro (μm)	N° de células	
	Unicelular Tipo 1	Pluricelular Tipo 2	Pedúnculo unicelular Tipo 3	Pedúnculo bi-pluricelular Tipo 4			
<i>S. ericifolia</i>	28,8-86,4		24-50	---	24-48	1-4	---
<i>S. hassleriana</i>				25-68,2	24-58,9	1-4	---
<i>S. hyptoides</i>	---	600-2425	48-67,2	77,6-533	38,8-87,3	1-12	4-12
<i>S. lanceolata</i>	---	288-1880	30-57	153,6-824,5	29,1-77,6	1-12	3-5
<i>S. lobelioides</i>	---	---	24-57,6	---	33,6-72	1-8	---
<i>S. palustris</i>	---	---	58,2-80,33	28-85,18	26,4-116	1-12	---
<i>S. stricta</i>	---	672-3200	24-60	177,6-456	28,8-77,5	1-10	3-10
<i>S. verticillata</i>	---	---	33,6-48	192-750	28,8-38,4	4 (1-3)	3-5

TALLO

Epidermis con tricomas similares a los descritos en la hoja (Fig. 19 E y F, Fig. 20 A y B). El tallo es de sección hexagonal, cuadrangular a circular. En *Stemodia hassleriana*, se observan seis costillas bien notorias (Fig. 23 A), *S. ericifolia* y *S. hyptoides* presentan cuatro costillas bien marcadas (Fig. 23 B). En *S. lanceolata*, *S. lobelioides*, *S. palustris* y *S. stricta* el tallo es levemente cuadrangular a circular (Fig. 23 C) y en *S. verticillata* es circular (Fig. 23 D). La epidermis uniestratificada está protegida por una notable cutícula estriada (Fig. 24 A-F). El aerénquima cortical presenta grandes espacios intercelulares, las células son de contorno circular a poligonal, con paredes más o menos engrosadas y abundantes cloroplastos; hay gran cantidad de almidón en *S. lanceolata* y *S. lobelioides*. En *S. ericifolia* y *S. hassleriana* el aerénquima está más desarrollado en la zona de las costillas (Fig. 24 A y B). *Stemodia hassleriana*, además presenta cordones de colénquima subepidérmico en la zona de las costillas (Fig. 24 B). En *S. verticillata* se observa parénquima cortical con escasos espacios intercelulares (Fig. 24 E). Los tejidos de conducción forman un cilindro continuo; con fibras perifloemáticas dispuestas en casquetes o formando una banda ininterrumpida (Figs. 23 y 24). Las células parenquimáticas de la médula son de contorno circular a poligonal, dejan espacios intercelulares y contienen granos de almidón (Fig. 24 C y E); en *S. hyptoides* y *S. stricta* hay también drusas. Una gran laguna medular está presente en *S. ericifolia*, *S. hyptoides*, *S. lobelioides* y *S. palustris*; en *S. lanceolata* y *S. stricta* se observó solamente en algunos ejemplares que crecían en terrenos inundados (Fig. 23 B y C).

Los caracteres diferenciales de tallo se volcaron a la Tabla 3.

La siguiente clave, basada en caracteres anatómicos foliares y caulinares, permite identificar las especies.

1. Tallo sin aerénquima cortical ni laguna medular. Mesofilo con escasos espacios intercelulares
S. verticillata
1. Tallo con aerénquima cortical, laguna medular presente o ausente. Mesofilo con espacios intercelulares
 2. Tallo con seis costillas bien marcadas y presencia de cordones de colénquima subepidérmico en las costillas
S. hassleriana
 - 2'. Tallo con cuatro costillas, de contorno cuadrangular a sub-cuadrangular, sin colénquima
 3. Epidermis foliar con estomas anomocíticos. Tricomas eglandulares unicelulares presentes
S. ericifolia
 - 3'. Epidermis foliar con estomas diacíticos y anisocíticos. Tricomas eglandulares unicelulares ausentes
 4. Tallos y hojas solamente con tricomas glandulares
 5. Tricomas glandulares cortos, con pedúnculo unicelular
S. lobelioides
 - 5'. Tricomas glandulares con pedúnculo uni- a pluricelulares
S. palustris
 - 4'. Tallos y hojas con tricomas glandulares y eglandulares
 6. Epidermis foliar con estomas anisocíticos y algunos diacíticos
S. lanceolata
 - 6'. Epidermis foliar con estomas diacíticos
 7. Células epidérmicas del hipofilo con paredes anticlinales más o menos rectas. Tallo con laguna medular siempre presente
S. hyptoides
 - 7'. Células epidérmicas del hipofilo con paredes anticlinales sinuosas. Tallo con laguna medular presente o ausente
S. stricta

Tabla 3. Caracteres diferenciales de tallo

Especies	Contorno	Costillas	Aerénquima cortical (% espacios intercelulares)	Laguna medular	Colénquima
<i>S. ericifolia</i>	Cuadrangular	Presente	24,19 - 42,11	Presente	Ausente
<i>S. hassleriana</i>	Hexagonal	Presente	22,40 – 38,97	Ausente	Presente
<i>S. hyptoides</i>	Cuadrangular	Presente	57,46	Presente	Ausente
<i>S. lanceolata</i>	Cuadrangular a circular	Ausente	47,02	Presente – Ausente	Ausente
<i>S. lobelioides</i>	Cuadrangular a circular	Ausente	47,87	Presente	Ausente
<i>S. palustris</i>	Cuadrangular a circular	Ausente	46,54	Presente	Ausente
<i>S. stricta</i>	Cuadrangular a circular	Ausente	16,45	Ausente -Presente	Ausente
<i>S. verticillata</i>	Circular	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente

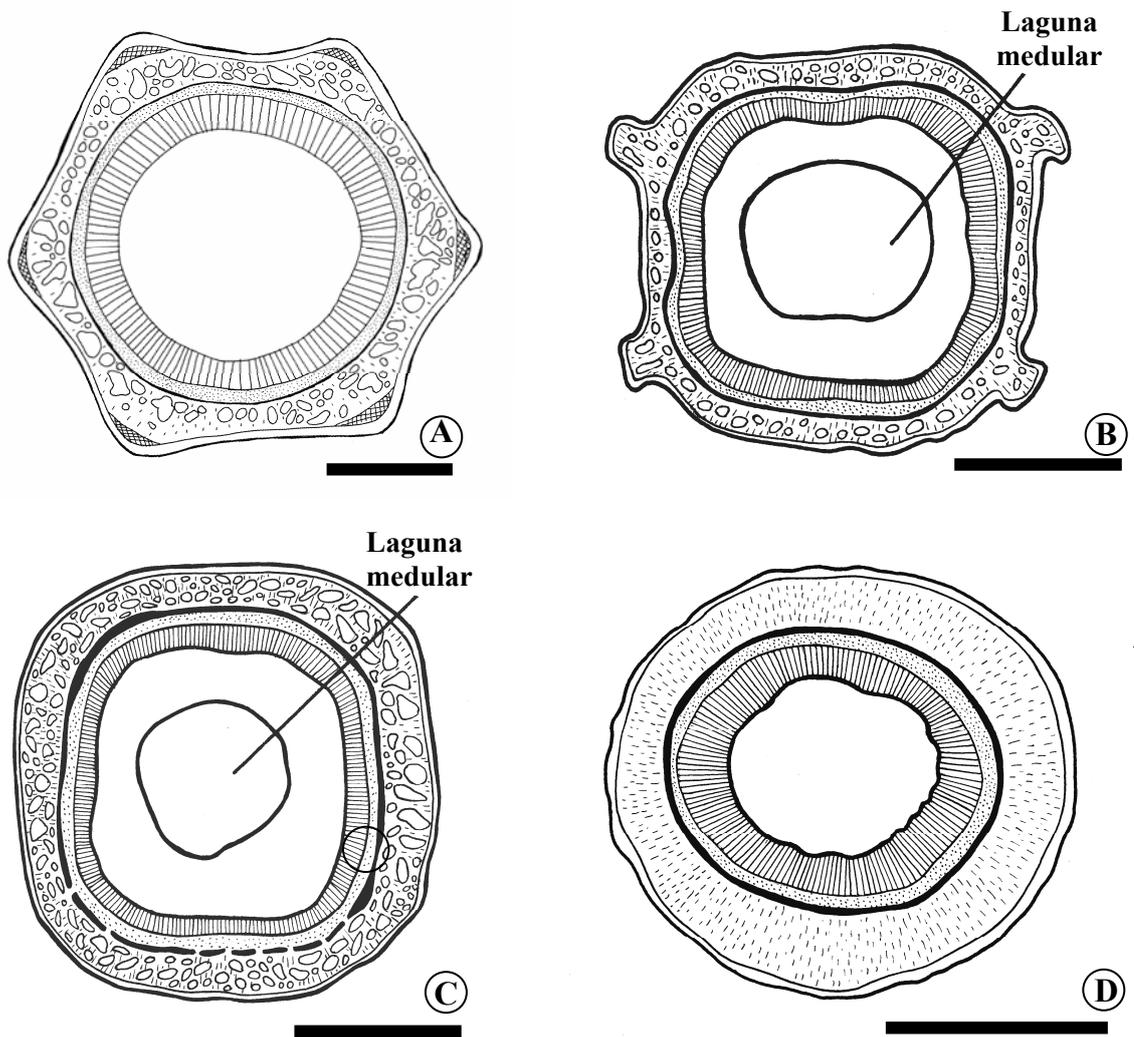


Figura 23. Transcortes por tallo. A: *S. hassleriana*. B: *S. hyptoides*. C: *S. lanceolata*. D: *S. verticillata*. A, Sosa 213; B, Sosa 18; C, Sosa 5; D, Tressens 6002. Escala: 0,5 mm en A y D; 2,5 mm en B, 1 mm en C.

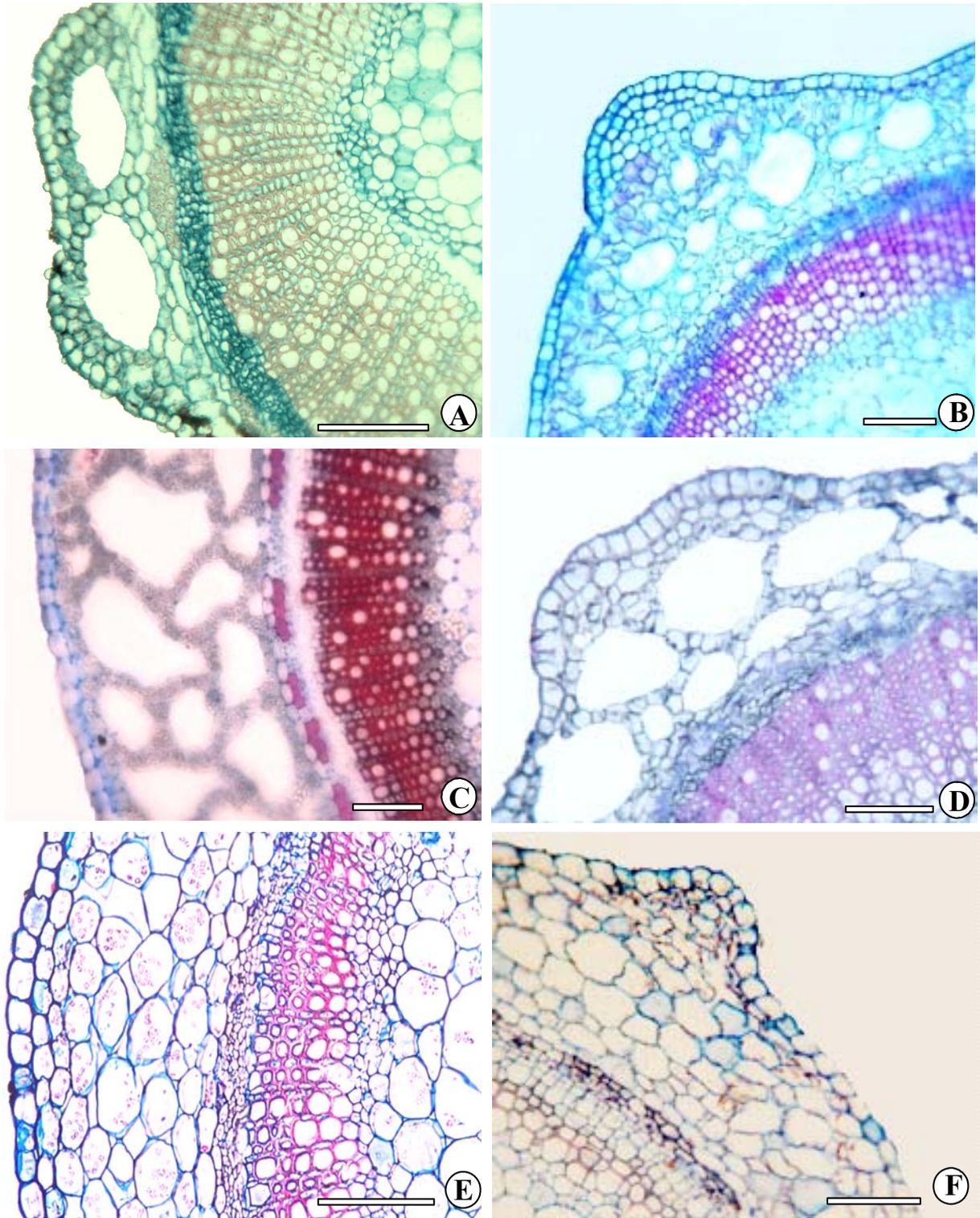


Figura 24. Sectores de transcortes por tallo. A: *S. ericifolia*. **B:** *S. hassleriana*. **C:** *S. lanceolata*. **D:** *S. palustris*. **E:** *S. verticillata*. **F:** *S. stricta*. A, Seijo 2725; B, Sosa 213; C, Sosa 36; D, Sosa 94; E, Sosa 38; F, Sosa 8. Escala: 0,1 mm en A-D y F; 0,05 mm en E.

DISCUSIÓN

El estudio anatómico de las hojas reveló una estructura bastante similar en la mayoría de las especies de *Stemodia*, aunque se presentan algunos caracteres que pueden ser útiles para su diferenciación. Hay variación en las células epidérmicas fundamentales, en los tricomas, en los estomas y en la estructura del mesofilo.

La epidermis foliar de las Scrophulariaceae está formada frecuentemente por células con paredes anticlinales sinuosas (Metcalf & Chalk, 1979; Lersten & Curtis, 1997; Marbul *et al.* 2006). En las especies estudiadas se observó que sólo en la cara abaxial las paredes anticlinales son siempre sinuosas; en la cara adaxial presentan paredes sinuosas solamente en cuatro de las especies estudiadas (*S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. stricta* y *S. verticillata*). Se observó la presencia de papilas cónicas en *S. ericifolia*, *S. hassleriana* y *S. verticillata* y redondeadas en las restantes. Uno de los caracteres más relevantes utilizados para la identificación de las especies es el tipo de tricoma, elemento muy usado para estudios comparativos en Angiospermas, ya que su importancia taxonómica es conocida en varias familias, sobre todo en varios géneros de Scrophulariaceae. En las especies de *Stemodia* estudiadas se observaron tricomas glandulares y eglandulares, que pueden ser uni o pluricelulares; ambos tipos de tricomas están presentes en *S. ericifolia*, *S. hyptoides*, *S. lanceolata*, *S. stricta* y *S. verticillata*. *Stemodia hassleriana* presenta únicamente tricomas glandulares, carácter que comparte con *S. lobelioides* y *S. palustris*. En *S. ericifolia* se observaron tricomas eglandulares unicelulares ascendentes, con ápice agudo y base ensanchada, presente solamente en esta especie. Los tricomas eglandulares pluricelulares se presentan sólo en tres especies; los de *S. hyptoides* y *S. stricta* son los de mayor longitud. Los tricomas eglandulares son los de mayor longitud y se disponen en su gran mayoría en el envés de la hoja, sobre todo abundan sobre las venas; mientras que los glandulares cortos se disponen en su gran mayoría entre las venas.

Se observaron tres tipos de estomas, en un especie solamente diacíticos, en tres especies anisocíticos y algunos diacíticos y en las tres restantes anomocíticos. *Stemodia hassleriana* y *S.*

stricta tiene anomocíticos con algunos diacíticos. La presencia de estomas de tipo anomocítico en las hojas ya fue citado para especies de los géneros *Agalinis*, *Scrophularia* y *Verbascum* (Canne-Hilliker & Kampny, 1991; Lersten & Curtis, 1997).

En general las hojas de las Scrophulariaceae presentan un mesofilo dorsiventral (Metcalf & Chalk, 1979; Canne-Hilliker & Kampny, 1991; Hufford, 1992; Makbul *et al.* 2006), característica que comparte el género *Stemodia*. En dos especies del género se observó un mesofilo más o menos homogéneo, sin grandes diferencias en la forma de las células, pero con mayor cantidad de espacios intercelulares hacia la cara abaxial. Una de las especies, *S. lobelioides* se distingue por los grandes espacios intercelulares ubicados en las cercanías de la vena media. La presencia de espacios de aire en el parénquima esponjoso del mesofilo ya fue registrado en especies del género *Leucophyllum* (Karrfalt & Tomb, 1983; Lersten & Beaman, 1998).

Metcalf & Chalk (1979) observaron cristales de oxalato de calcio en las hojas de especies de Scrophulariaceae; en dos especies de *Stemodia* analizadas se observaron drusas y también almidón.

Las diferencias más notables entre las especies estudiadas se observaron en el contorno y la estructura del tallo.

El contorno caulinar varía en las distintas especies. El tallo de *Stemodia hassleriana* es de contorno hexagonal, mientras que en *S. ericifolia* y *S. hyptoides* es cuadrangular con costillas bien marcadas. *S. lanceolata*, *S. palustris* y *S. stricta* presentan tallo subcuadrangular a circular y *S. verticillata* circular. La presencia de tallo cuadrangular es típico de representantes de la tribu Gratioleae (Albach *et al.* 2005).

La estructura anatómica del tallo presenta un modelo básico común. Se hallaron diferencias en la presencia o ausencia de aerénquima cortical y laguna medular y en el porcentaje de espacios en el aerénquima cortical.

El aerénquima cortical está presente en siete de las especies estudiadas, y alcanza su máximo desarrollo en *S. hyptoides*.

La laguna medular, presente en especies con aerénquima cortical bien desarrollado, permite una mejor adaptación a los suelos inundables. En ese sentido se puede inferir que el notable desarrollo del aerénquima cortical, sumado a la presencia de laguna medular determina que ciertas especies toleren suelos anegados más que otras; por ejemplo *S. verticillata*, que no presenta aerénquima ni laguna medular, crece en suelos más secos que las otras especies.

Solereeder (1986) señala que en las Scrophulariaceae, el colénquima está ausente en el tallo o sólo la capa más externa del córtex muestra una diferenciación colenquimatosa leve. Indica que en el caso de los tallos con costillas, cuando existen cordones de colénquima, están escasamente desarrollados y son raros los cordones bien diferenciados. *Stemodia hassleriana* es la primera especie en el género donde se observan cordones de colénquima angular bien diferenciados en las costillas.

Stemodia palustris y *S. lobelioides* son las dos únicas especies que tienen solamente tricomas glandulares cortos. Para su reconocimiento se han utilizado caracteres como la forma de la hoja, altura de la planta, y presencia o ausencia de glándulas (Turner & Cowan, 1993b). En este trabajo se evidencia el valor taxonómico de los tricomas para la identificación de dichos taxones.

Turner & Cowan (1993b) señalan que *Stemodia hyptioides*, *S. stricta* y *S. lanceolata* son especies asociadas, que forman híbridos ocasionalmente. Estos autores las separan teniendo en cuenta el tamaño de la corola y el porte y altura de la planta, a pesar de que esos caracteres son muy variables en los ejemplares estudiados. El contorno de las células epidérmicas en vista superficial y el tipo de estoma son caracteres que han demostrado ser útiles para identificar a las especies.

De todas las especies estudiadas, *Stemodia ericifolia* tiene hábitos más xerofíticos, esto se manifiesta en la presencia de caracteres xeromórficos (reducción del tamaño celular, aumento del grosor de las paredes, aumento del número de estomas, etc.).

CITOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

Los estudios cromosómicos resultan de gran utilidad en taxonomía ya que sirven de base, junto con otros datos como los morfológicos y moleculares, para establecer relaciones filogenéticas y comprender los procesos evolutivos que ocurren en los grupos de plantas. Además aportan datos para la comprensión de los mecanismos de aislamiento reproductivo y modos de especiación en las plantas. Por lo tanto, se considera que el conocimiento de la citogenética, podría contribuir a resolver problemas de origen y evolución de los distintos grupos taxonómicos (Poggio & Naranjo, 2004).

En la familia Scrophulariaceae se han realizado recuentos en los géneros *Mecardonia* (Kaul, 1969); *Chelone* (Cooperrider & McCready, 1970); *Scrophularia* (Grau, 1976); *Agalinis* (Canne, 1981, 1984); *Penstemon* (Freeman, 1983); *Calceolaria* (Molau, 1984); *Ourisia* (Hair *et al.* 1984); *Bartsia* (Molau, 1990); *Collinsia*, *Lamarouxia*, *Mimulus*, *Pedicularis* (Chuang & Heckard, 1992); *Alonsoa*, *Diascia*, *Diclis*, *Hemimeris*, *Nemesia* (Steiner, 1996); *Veronica* (Saeidi-Mehrvarz & Kharabian, 2005); entre otros.

En el género *Stemodia* los estudios son escasos; los primeros registros que se dieron a conocer son los de *S. viscosa* Roxb con $2n=42$ (Raghavan & Srinivasan, 1940) y de *S. verticillata* con $2n=22$ (citado como *S. parviflora* W. T. Aiton) en Fedorov (1974). Subramanian & Pondmudi (1987) en un estudio citotaxonómico en especies de Scrophulariaceae que crecen en el Sur de la India, citaron a *S. viscosa* Roxb. con $2n=28$. Subramanian & Pondmudi (1987) consideran que habría células con cromosomas aneuploides en *S. viscosa*. En los trabajos de Turner & Cowan (1993a) se citó $2n=44$ para *S. multifida* (Michx.) Spreng.

Una contribución más reciente fue la de Sosa & Seijo (2002), que dieron a conocer los recuentos de cuatro especies de *Stemodia* que crecen en América del Sur, *S. ericifolia*, *S. lanceolata* y *S. verticillata* con $2n=22$ y de *S. hyptoides* con $2n = 66$.

Teniendo en cuenta que son escasos los estudios cromosómicos en el género *Stemodia*, en esta sección de la tesis se propuso ampliar estos conocimientos; para ello se estudió cromosómicamente a algunas especies que crecen en Sudamérica. Con el propósito de conocer el número y la frecuencia de los diferentes citotipos, se realizaron recuentos cromosómicos en ochenta localidades de *Stemodia*. Se estimó la fertilidad del polen de las distintas especies y de los diferentes citotipos. Se describieron por primera vez los cariotipos de las especies estudiadas y se analizó la distribución geográfica de los distintos citotipos con el propósito de inferir las posibles causas de dicha distribución.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Recuentos cromosómicos

Los recuentos cromosómicos se realizaron a partir de divisiones mitóticas. Los datos del material analizado se detallan en la tabla 4.

Para el análisis mitótico, se emplearon meristemas radicales obtenidos de enraizamientos de tallos, los mismos fueron pretratados con 8- hidroxiquinoleína 2 mM durante 4 horas a temperatura ambiente, desde las 11:00 hasta las 15:00 horas; en algunos casos se utilizó Paclosol, en ambos casos se obtuvieron buenos resultados. Luego se fijaron en 5 partes de alcohol etílico y una parte de ácido láctico (Fernández, 1973) durante 24 horas y posteriormente fueron conservadas en alcohol 70° a 4 °C. La coloración se realizó siguiendo la técnica de Feulgen que consiste en una hidrólisis en ClH 1 N a 60 °C durante 8 minutos y posteriormente se coloreó con el reactivo de Schiff. Los ápices se maceraron en una gota de orceína acética al 3%.

Los preparados permanentes se realizaron por el método de congelación con CO₂ (Bowen, 1956) y se montaron en Euparal. Las microfotografías se tomaron con un microscopio Zeiss Axioplan.

2. Análisis de las esporadas y fertilidad del polen

El análisis la fertilidad de los granos de polen se realizó a partir de botones florales fijados en alcohol absoluto: ácido láctico (5:1) durante 24 horas y conservados en alcohol 70 % en heladera. Se utilizó carmín-glicerina para estimar la fertilidad del polen. Para ello se tomaron por cada planta 5 flores por abrirse proveniente de tres ramas floríferas distintas. Se contaron al menos 500 granos por preparado. Los granos de polen que mostraron un volumen 1.6 veces

mayor que la media de cada población fueron considerados macrogranos de acuerdo a Ramsey & Schemske (1998) y Panseri *et al.* (2008).

Además, en 25 localidades de *S. hyptoides* se analizaron también las esporadas. Esto se realizó a partir de botones florales jóvenes fijados en alcohol absoluto: ácido láctico (5:1) durante 24 horas; luego se colorearon con carmín-glicerina. Se registró el número de tétradas, tríadas, díadas y otros tipos de esporadas.

3. Cariotipos

Para el análisis de los cariotipos se dibujaron los cromosomas mitóticos en metafase con microscopio binocular convencional provisto de cámara clara (x3400). Los cromosomas dibujados se midieron con regla milimetrada y las medidas obtenidas se cargaron en una base de datos. Se analizaron en promedio 10 metafases por especie, seleccionando las cinco mejores para la elaboración de los idiogramas. Los mismos fueron realizados sobre la base de las medias de las longitudes de los cromosomas y de los índices centroméricos ($IC = \text{brazo corto} \times 100 / \text{longitud total del cromosoma}$). Para la descripción de los cariotipos se utilizó la nomenclatura de Levan *et al.* (1964); y en base a los índices centroméricos los cromosomas se clasificaron en metacéntricos (m) $IC=50-37,5$; y submetacéntricos (sm) $IC=37,5-25$.

Para la confección de los idiogramas fueron colocados en primer lugar los cromosomas metacéntricos y luego los submetacéntricos; dentro de cada categoría se ordenaron por tamaño de manera decreciente.

Se determinaron los siguientes parámetros para caracterizar numéricamente a los cariotipos:

- Longitud total del complemento haploide (LTCH),
- Longitud cromosómica media (LM),
- Índice centromérico promedio (IC),
- Razón entre la longitud del cromosoma más largo y el más corto (L/C),

Para estimar la asimetría de los cariotipos se utilizaron los índices de Romero Zarco (1986) A_1 y A_2 ; la categoría de Stebbins (1971) y el índice AI propuesto por Paszko (2006).

- Índice de asimetría intracromosómica (A_1) = $\frac{1-\sum b_1/B_1}{n}$

Donde b_1 y B_1 son las longitudes de los promedios de los brazos cortos y largos respectivamente y “n” el número de pares de cromosomas.

- Índice de asimetría intercromosómica (A_2) = S/X

Donde “S” es el desvío estándar y “X” el promedio de la longitud de los cromosomas.

El índice de asimetría intercromosómica (A_2); tiende a 1 cuando la diferencia en la longitud entre los cromosomas es mayor. El índice de asimetría intracromosómica (A_1), varía de 0 a 1 y tiende a = 0 cuando los cromosomas tienden a ser metacéntricos.

La asimetría debida a la relación entre brazos cromosómicos (A_1) y la que se debe a la variación entre la longitud de los cromosomas (A_2) se representaron en un diagrama de dispersión (Fig 36).

- Índice de asimetría AI = $\frac{CV_{CL} \times CV_{CI}}{100}$

100

Cuya formula está definida por el coeficiente de variación de las longitud de los cromosomas (CV_{CL}) y el coeficiente de correlación del índice centromérico (CV_{CI}), dividido por 100, los cuales se determinan a través de las siguientes fórmulas:

$$\frac{CV_{CL}}{100} = \frac{S_{CL}}{X_{CL}} \times 100$$

$$\frac{CV_{CI}}{100} = \frac{S_{CI}}{X_{CI}} \times 100$$

donde “S” es el desvío estándar y “X” el promedio.

Los valores promedios de los parámetros calculados se compararon con la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis, para determinar si existen diferencias entre los parámetros medidos en las distintas especies analizadas.

Con el fin de evaluar la similitud de los cariotipos de las especies se realizaron análisis de agrupamiento y de componentes principales (ACP). Para ello se construyó una matriz de datos de 9 unidades taxonómicas operacionales (OTUs) x 11 variables (longitud promedio de los brazos cortos, largos y total de los cromosomas, longitud total del complemento haploide, índice centromérico promedio, índices de asimetría A_1 y A_2 , número de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos e índice de asimetría de Stebbins). La matriz de distancia se contruyó a partir de la matriz básica de datos y del coeficiente de distancia de Manhattan. Para agrupar a las OTUs se utilizó el método de pares no ponderados usando las medias aritméticas (UPGMA), además se calculó el coeficiente de correlación cofenético como una medida de la distorsión introducida durante el agrupamiento.

Para el ACP, la matriz básica de datos fue estandarizada y sobre ella se calculó el coeficiente de correlación de Pearson. A partir de la matriz de correlación se extrajeron los componentes principales.

Los análisis se llevaron a cabo con el programa Infostat (2008).

4. Citogeografía

Para estudiar la distribución de los citotipos de las especies de *Stemodia*, se estableció la localización geográfica de los recuentos realizados en esta tesis y los obtenidos por Sosa & Seijo (2002). Se construyeron matrices con las coordenadas geográficas y con ellos se elaboraron los mapas de distribución empleando el programa Versamap versión 3.01 (www.versamap.com).

RESULTADOS

1. Recuentos cromosómicos

El pretratamiento para el análisis mitótico se realizó con 8- hidroxiquinoleína 2 mM y Paclosol, en ambos casos se obtuvieron buenos resultados.

Se analizaron citológicamente individuos de 80 localidades de *Stemodia* provenientes de Argentina, Paraguay y Uruguay, correspondientes a 8 especies diferentes. En todas las accesiones se determinaron los números somáticos que se detallan en la Tabla 4.

Se determinaron los números cromosómicos de individuos pertenecientes a seis localidades de *S. ericifolia* (Fig. 25 A), dos de *S. hassleriana* (Fig. 25 B), diez de *S. hyptoides* (Fig. 25 C), ocho de *S. lanceolata* (Fig. 25 D), seis de *S. palustris*, dieciseis de *S. stricta* (Fig. 25 E), seis de *S. verticillata* (Fig. 25 F), todas con $2n=2x=22$. Además se contaron diez individuos de *S. hyptoides* (Fig. 26 A) y dos de *S. lobelioides* (Fig. 26 B), con $2n=4x=44$; y seis de *S. hyptoides* con $2n=6x=66$ (Fig. 26 C).

En *S. hyptoides* se detectaron tres niveles del ploidía desde diploide hasta hexaploide.

Tabla 4. Números cromosómicos, coleccionistas y localidades de las especies de *Stemodia* estudiadas. *Números ya citados en Sosa & Seijo (2002). LS (latitud sur), LW (longitud oeste).

Especies	Números cromosómicos	Coleccionistas	Localidades	LS	LW
<i>S. ericifolia</i>	11 II*	Schinini 35286	ARGENTINA. Formosa, Dpto. Matacos, Ruta 39.	23° 90'	61° 85'
	22	Schinini 35389	ARGENTINA. Salta, Dpto. Rivadavia, Ruta 81.	23° 13'	64° 32'
	22	Seijo G. 2717	ARGENTINA. Formosa, Dpto. Matacos, Ing. Juarez.	23° 90'	61° 85'
	22	Seijo G 2725	ARGENTINA. Salta, Dpto. Rivadavia Ruta 81, km 1721.	23° 13'	64° 32'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 220	ARGENTINA. Formosa, Dpto. Bermejo, Laguna Yema.	24° 22'	61° 28'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 223	ARGENTINA. Salta, Dpto. Rivadavia, J. Pagé.	23° 68'	62° 47'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 224	ARGENTINA. Salta, Dpto. Rivadavia, Pluma de Patos.	23° 13'	64° 32'
<i>S. hassleriana</i>	22	Sosa M, Schinini A & C. Peichoto 211	PARAGUAY. Dpto. Amambay, Bella Vista.	22° 20'	56° 52'
	22	Sosa M, Schinini A & C. Peichoto 213	PARAGUAY. Dpto. Amambay, 7 Km de Bella Vista.	22° 28'	56° 50'
<i>S. hyptoides</i>	22	Sosa M & H. Keller 121	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
	22	Sosa M & H. Keller 122	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
	22	Sosa M. & H. Keller 123	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
	22	Sosa M. & H. Keller 124	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
	22	Sosa M, López G. & R. Vanni 131	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Iguazú, Parque Nacional Iguazú.	25° 56'	54° 56'
	22	Sosa M, López G. & R. Vanni 133	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Iguazú, Isla San Martín.	25° 68'	54° 56'
	22	Sosa M, Rodríguez M. & H. Keller 247	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
22	Sosa M & M. Rodríguez 249	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Montecarlo, Puerto Piray.	26° 46'	54° 70'	

Tabla 4. Continuación

22	Sosa M. & M. Rodríguez 250	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Montecarlo, Puerto Montecarlo.	26° 56'	54° 78'
22	Sosa M. & M. Rodríguez 251	ARGENTINA. Misiones, Dpto. San Martín, Puerto Rico.	26° 47'	55° 01'
44	Sosa M. 44	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, San Lorenzo.	28° 13'	58° 57'
44	Sosa M. 45	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, San Lorenzo.	28° 13'	58° 57'
44	Sosa M, Seijo G, Solis Neffa V. & C. Peichoto 76	URUGUAY. Dpto. Tacuarembó, ruta 5. Arroyo Malo.	32° 15'	56° 10'
44	Sosa M. 93	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Gral. Paz, Caá Catí.	27° 75'	57° 62'
44	Sosa M. 128	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, Paso Naranjo.	28° 00'	58° 72'
44	Sosa M. 134	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. San Miguel, San Miguel.	28° 00'	57° 06'
44	Sosa M. 241	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. San Roque, río Santa Lucía.	28° 57'	58° 72'
44	Sosa M. & M. Rodriguez 243	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Capital, arroyo Pindapoy Chico.	28° 57'	55° 88'
44	Sosa M. & M. Rodríguez 244	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Apóstoles, arroyo Chimiray.	27° 91'	55° 76'
44	Sosa M, Panseri A, Loizaga de Castro N & L. Chalup 245	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Mercedes, El Socorro.	28° 52'	57° 17'
66*	Sosa M. 18	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre.	28° 05'	58° 22'
66*	Sosa M. 42	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre.	28° 05'	58° 22'
66	Sosa M. & M. Rodríguez 135	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.	27° 48'	55° 83'
66	Sosa M. & M. Rodríguez 136	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.	27° 48'	55° 83'

Tabla 4. Continuación

	66	Sosa M. & M. Rodríguez 137	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.	27° 48'	55° 83'
	66	Sosa M. & M. Rodríguez 138	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.	27° 48'	55° 83'
	66	Sosa M. & M. Rodríguez 252	ARGENTINA. Misiones, Dpto. San Ignacio, arroyo Santo Pipó.	27° 13'	55° 41'
<i>S. lanceolata</i>	22	Sosa M. 5	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Capital, Barrio San José.	27° 47'	58° 78'
	22	Sosa M. 17	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, San Lorenzo.	28° 10'	58° 77'
	22	Sosa M. 27	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Capital, Hipódromo	27° 47'	58° 78'
	22*	Sosa M. 36	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Capital, San Jerónimo.	27° 47'	58° 78'
	22*	Sosa M. & G. Seijo 37	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Capital. Riachuelo.	27° 57'	58° 75'
	22	Sosa M. & Loizaga de Castro N. 41	ARGENTINA. Chaco, Dpto. 1° de Mayo, Colonia Benítez.	27° 32'	58° 92'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 218	ARGENTINA. Formosa, Dpto. Patiño, Ibarreta.	25° 20'	59° 83'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 219	ARGENTINA. Formosa, Dpto. Patiño, ruta 81.	24° 37'	60° 78'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 222	ARGENTINA. Salta, Dpto. Rivadavia, J. Pagé.	23° 68'	62° 47'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 228	ARGENTINA. Salta, Dpto. Orán, Tabacal.	23° 25'	64° 22'
<i>S. lobelioides</i>	44	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 70	URUGUAY. Dpto. Artigas, Bella Unión.	30° 20'	57° 56'
	44	Sosa M & A. Schinini 210	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Monte Caseros, orillas del río Uruguay.	30° 25'	57° 63'
<i>S. palustris</i>	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa V. & C. Peichoto 71	URUGUAY. Dpto. Artigas, arroyo Yacutuyá Miní.	30° 47'	57° 33'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa V. & C. Peichoto 72	URUGUAY. Dpto. Artigas, arroyo Yacutuyá Miní.	30° 47'	57° 33'

Tabla 4. Continuación

	22	Sosa M, Seijo G, Solis Neffa V. & C. Peichoto 78	URUGUAY. Dpto. Paysandú, arroyo Quebracho.	31° 97'	57° 85'
	22	Sosa M. 94	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. San Roque, ruta 12.	28° 57'	58° 72'
	22	Sosa M. 95	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, Ea Fortín.	28° 58'	58° 73'
	22	Sosa M & A. Schinini 209	URUGUAY. Dpto. Artigas, arroyo Guabiyú.	28° 12'	58° 57'
<i>S. stricta</i>	22	Sosa M. 8	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Saladas, San Lorenzo.	28° 12'	58° 77'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 74	URUGUAY. Dpto. Artigas, Cañada Brem. El Catalán.	30° 72'	56° 37'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 75	URUGUAY. Dpto. Artigas, Cañada Brem.	30° 72'	56° 37'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 79	URUGUAY. Dpto. Paysandú, Ruta 3, Ayo. Chapicuy Chico.	31° 65'	57° 85'
	22	Sosa M. 92	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. San Miguel, Curuzú Laurel.	28° 00'	57° 60'
	22	Sosa M. 129	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, Cañada Fragosa.	28° 05'	58° 22'
	22	Sosa M. 130	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, P.N. Mburucuyá.	28° 06'	58° 23'
	22	Sosa M, Schinini A. & C. Peichoto 216	PARAGUAY. Dpto. Cordillera, San Bernardino.	25° 26'	57° 31'
	22	Sosa M, Schinini A. & C. Peichoto 217	PARAGUAY. Dpto. Central, Areguá.	25° 03'	57° 31'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 225	ARGENTINA. Salta, Dpto. San Martín, Campo Durán.	22° 18'	63° 65'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 226	ARGENTINA. Salta, Dpto. San Martín, río Carapaí.	22° 10'	63° 70'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 227	ARGENTINA. Salta, Dpto. Orán, Aguas Blancas,	22° 73'	64° 35'

Tabla 4. Continuación

	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 230	ARGENTINA. Jujuy, Dpto. Ledesma, río Zapla.	24° 27'	65° 12'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 237	ARGENTINA. Salta. Dpto. Metán, Río Piedras.	25° 32'	64° 88'
	22	Sosa M. & M. Rodríguez 242	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Candelaria, Campo San Juan.	27° 47'	55° 72'
	22	Sosa M, Panseri A, Loizaga de Castro & L. Chalup 246	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Alvear, ruta 36.	29° 05'	56° 32'
<i>S. verticillata</i>	22*	Sosa M. 38	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Capital, Corrientes.	27° 47'	58° 82'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 69	URUGUAY. Dpto. Artigas, Ruta 3 y Ayo. Guaviyú.	30° 52'	57° 63'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto. 73	URUGUAY. Dpto. Artigas, Ruta 50, Km 61, cercano a un arroyo.	30° 55'	57° 65'
	22	Sosa M, Seijo G, Solís Neffa & C. Peichoto 77	URUGUAY. Dpto. Tacuarembó, Ruta 5, Km 334.	31° 70'	55° 95'
	22	Sosa M. & H. Keller 125	ARGENTINA. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.	26° 04'	54° 63'
	22	Sosa M, Schinini A. & C. Peichoto 212	PARAGUAY. Dpto. Amambay, Bella Vista.	22° 12'	56° 52'
	22	Sosa M, Panseri A, Reynoso W. & D. Hojsgaard 231	ARGENTINA. Jujuy, Dpto. Ledesma, río Zapla.	24° 27'	65° 12'
	22	Sosa M. 240	ARGENTINA. Corrientes, Dpto. Alvear, Alvear.	29° 10'	56° 53'

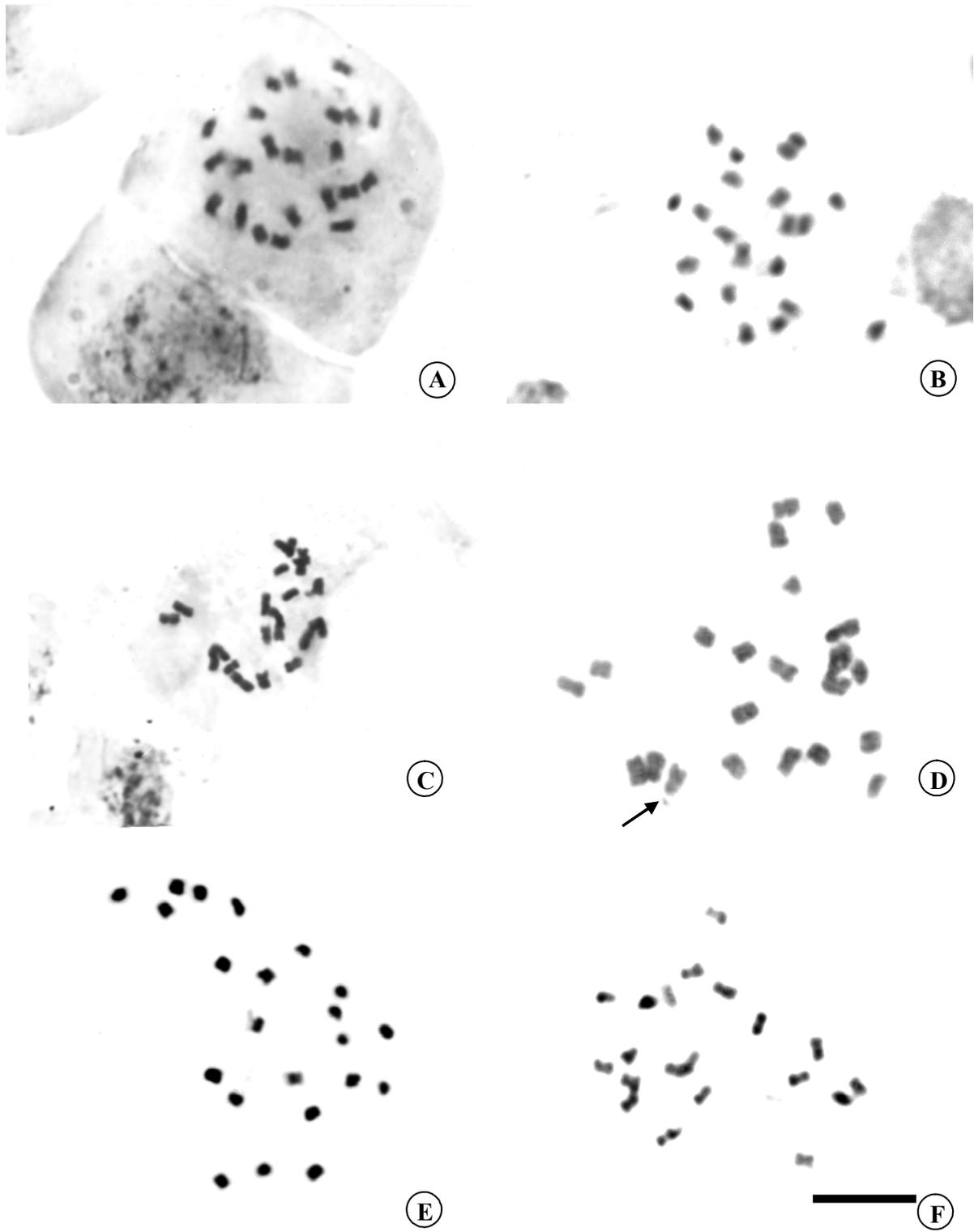


Figura 25. Metafasas mitóticas de las diploides ($2n=2x=22$). A: *Stemodia ericifolia*. B: *S. hassleriana*. C: *S. hyptoides*. D: *S. lanceolata*. E: *S. stricta*. F: *S. verticillata*. La flecha señala el satélite. Escala: 5 μ m.

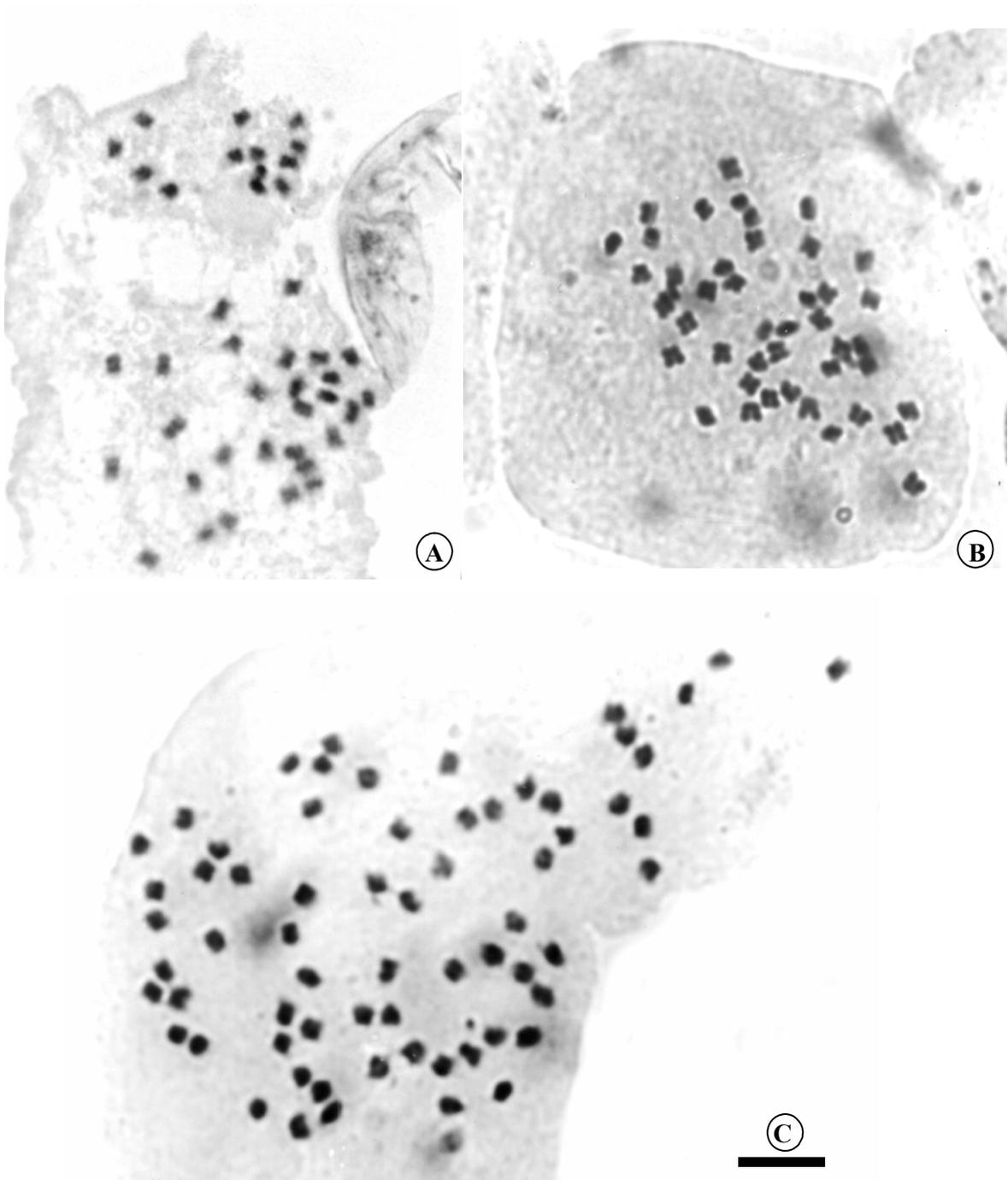


Figura 26. Metafasas mitóticas de los poliploides. A: *Stemodia lobelioides* ($2n=4x=44$). **B:** *S. hyptoides* ($2n=4x=44$). **C:** *S. hyptoides* ($2n=6x=66$). Escala: 5 μ m

2. Fertilidad de los granos de polen y análisis de esporadas

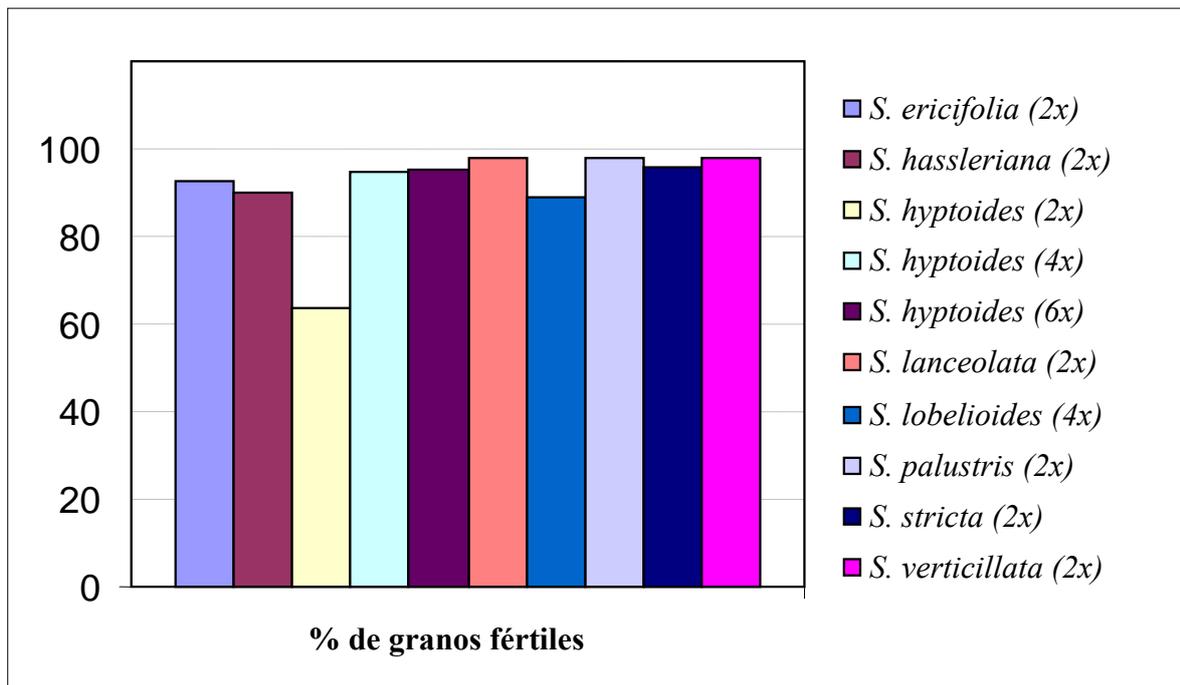
Los resultados del análisis de la fertilidad del polen se presentan en la Tabla 5 y en la Fig. 27. Todas las especies estudiadas presentaron una alta fertilidad del polen superando el 90% de granos de polen coloreados. Se detectó la presencia de macrogranos (granos de polen no reducidos) en muy bajo porcentaje en las especies estudiadas.

En general los granos de polen son más fértiles en las especies diploides que en las poliploides. En *Stemodia hyptoides* se analizó la fertilidad del polen en individuos de localidades con citotipos diploides, tetraploides y hexaploides. En las diploides de *S. hyptoides* la fertilidad fue menor que en las restantes especies diploides (Tabla 5, Fig. 27). En *S. lobelioides*, especie tetraploide, se observó un 88 % de polen coloreado.

Tabla 5. Fertilidad del polen de las especies de *Stemodia*

Especies	2n	Total de granos	Coloreados (%)			
			Normales		Macrogranos	
			X	Rango	X	Rango
<i>S. ericifolia</i>	22	10860	92,88	91,57- 94,2	2,7	1,74-3,66
<i>S. hassleriana</i>	22	10060	89,07	85,5- 92,64	0,88	0,18-1,59
<i>S. hyptoides</i>	22	9960	65,35	44,25- 87,67	0,84	0,50-2,99
<i>S. hyptoides</i>	44	10240	94,69	92,68-98,66	0,82	0,17-1,23
<i>S. hyptoides</i>	66	10000	95,44	93,69-96,91	0,92	0,29-1,1
<i>S. lanceolata</i>	22	10055	97,69	96,4-99,05	0,18	0,15- 0,2
<i>S. lobelioides</i>	44	15140	88,82	64,44-89,2	0,26	0,12- 0,35
<i>S. palustris</i>	22	10680	97,84	96,4-98,4	0,3	0,18-0,4
<i>S. stricta</i>	22	9840	95,7	94,5- 98,43	0,55	0,2-1,2
<i>S. verticillata</i>	22	11360	98,15	96,8- 98,45	0,91	0,6-1,1

Figura 27. Porcentaje de fertilidad del polen en las diferentes especies de *Stemodia* estudiadas.



Los resultados obtenidos del análisis de las esporadas en 27 localidades con tres citotipos diferentes de *S. hyptoides* se muestran en la Tabla 6 y Fig. 28. El análisis demostró que la mayoría producen, además de tétradas normales, mónadas, tríadas, pentadas y héxadas. Las tríadas tienen dos microsporas normales (n) y una microspora no reducida ($2n$); y las mónadas una microspora duplicada ($4n$).

En los diploides se halló más del 95 % de tétradas normales, además se observaron tríadas, pentadas, héxadas, tétradas con una minimicrospora, tétradas con una microspora con un micronúcleo, y tétradas con una, dos y tres microsporas colapsadas (Figs. 29 y 30).

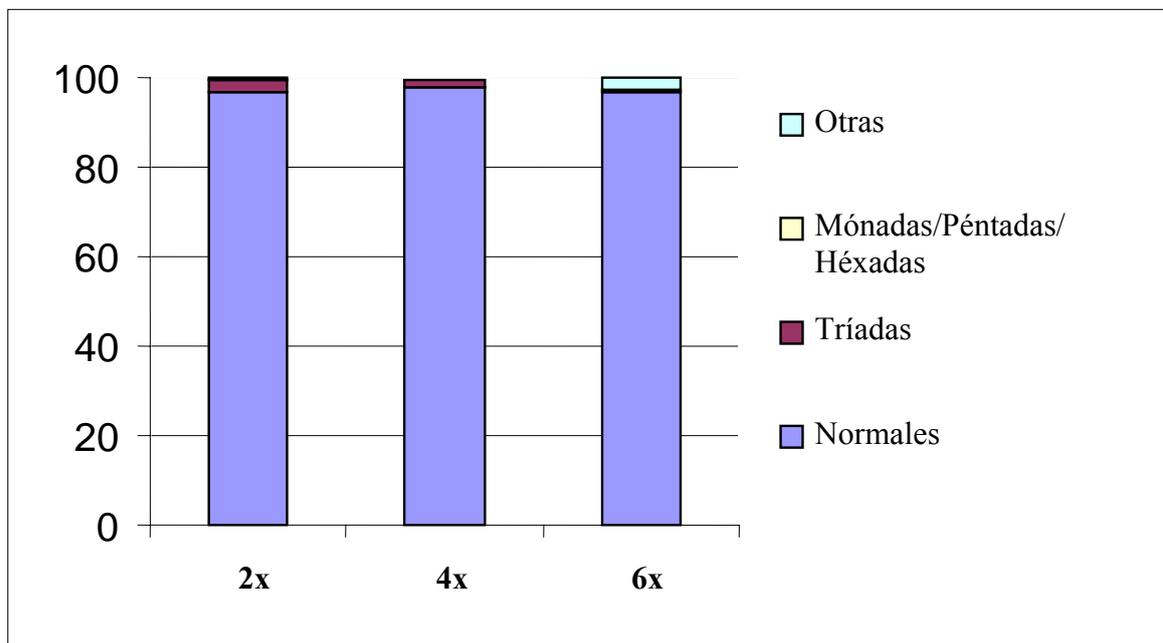
En los tetraploides se encontró casi un 99 % de tétradas normales, se encontraron además mónadas, tríadas, tétradas con una minimicrospora, y tétradas con una, dos y tres microsporas colapsadas (Figs. 29 y 30).

En los hexaploides los resultados obtenidos indicaron que el 96% fueron tétradas normales, pero además se encontraron tríadas, tétradas con una microspora colapsada y tétradas con dos y con tres microsporas colapsadas (Figs. 29 y 30).

Tabla 6. Análisis de las esporadas en citotipos de *Stemodia hyptoides*.

Nivel de ploidía	Total de esporadas	Normales	Tríadas	Mónadas/ Péntadas/ Héxadas	Otras
2x	3096	96,685	2,81	0,25	0,08
4x	3373	97,9	1,388	0,12	0,02
6x	3428	96,98	0,53		2,5

Figura 28. Gráfico de barras donde se observa el análisis de las esporadas en *Stemodia hyptoides* de acuerdo a su nivel de ploidía.



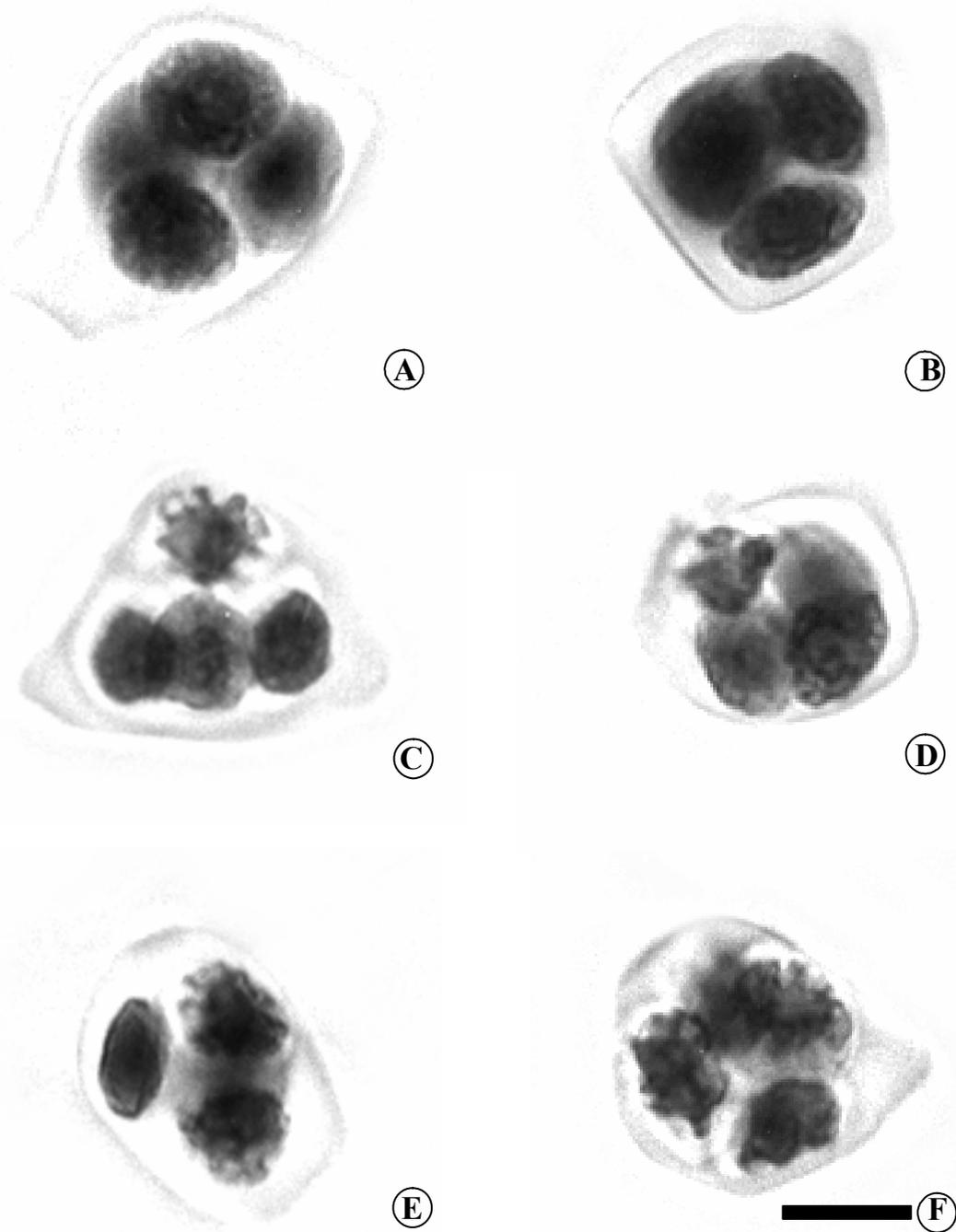


Figura 29. Esporadas de *Stemodia hyptoides*. **A:** tétrada normal ($2n=22$). **B:** tétrada normal ($2n=66$). **C:** tétrada con una microspora colapsada ($2n=22$). **D:** tétrada con una microspora colapsada ($2n=66$). **E:** tétrada con dos microsporas colapsadas ($2n=22$). **F:** tétrada con tres microsporas colapsadas ($2n=44$). Escala: 10 μ m.

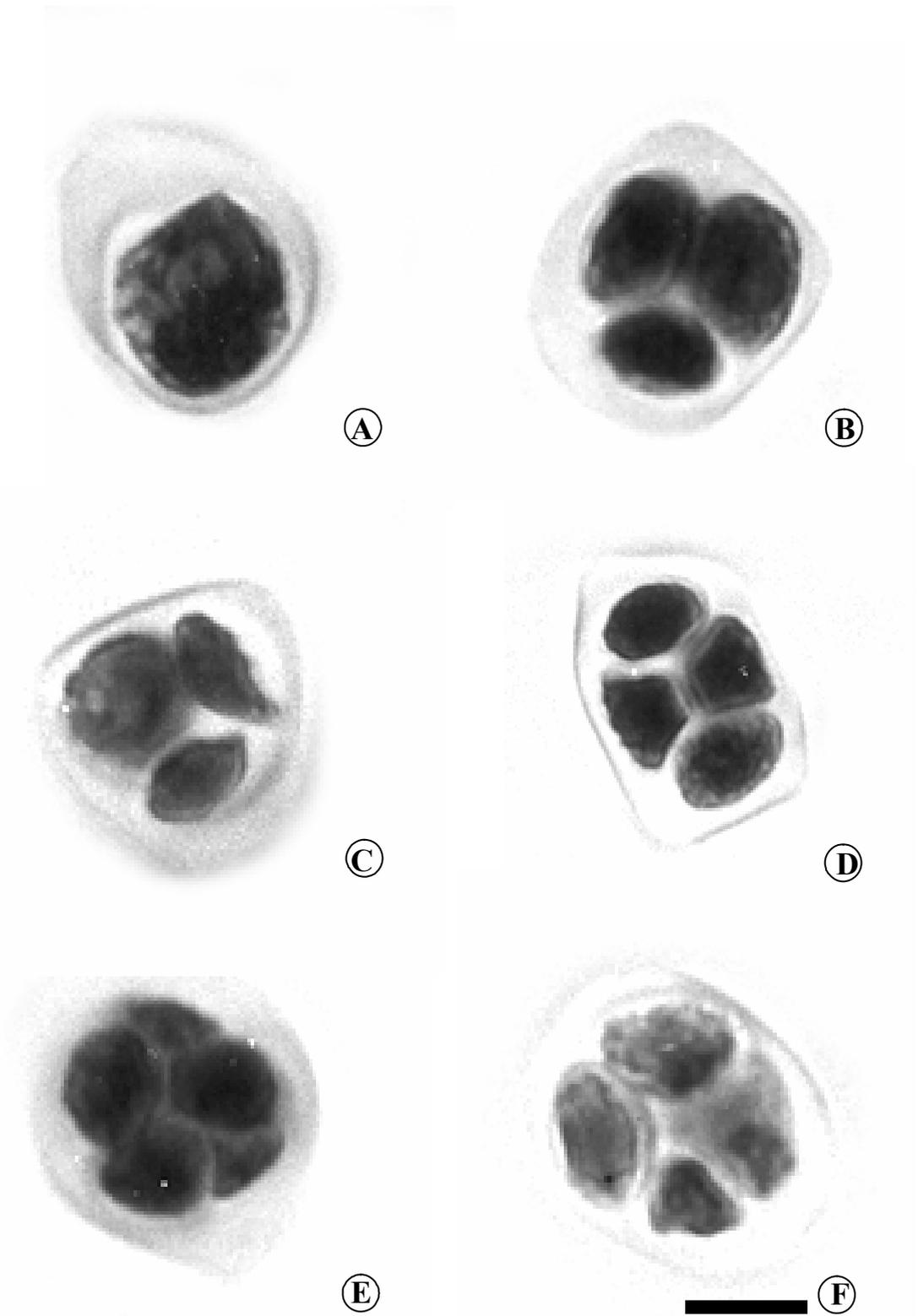


Figura 30. Esporas de *Stemodia hptoides* A: mónada ($2n=44$). B: tríada ($2n=22$). C: tríada con una microspora colapsada ($2n=44$). D: tetráda normal ($2n=66$). E: péntada ($2n=22$). F: tetráda con una microspora con un micronúcleo ($2n=22$). Escala: $1\mu\text{m}$.

3. Cariotipos

Se describen por primera vez los cariotipos de cinco especies (Figs. 31, 32 y 33, Tabla 7). Se ilustran los idiogramas de *Stemodia lanceolata* y *S. verticillata*, cuyos cariogramas ya fueron publicados en Sosa & Seijo (2002). En *S. hyptoides* se analizó el cariotipo de individuos con citotipo diploide, tetraploide y hexaploide.

Las medidas de los cromosomas en micras (μm) de todas las especies analizadas se detallan en el Apéndice (Tablas 25-32).

En la Fig. 31 se ilustran los idiogramas haploides de *S. ericifolia*, *S. hassleriana* y *S. lanceolata* con $2n=22$. En la Fig. 32 se representan los idiogramas haploides de *S. stricta* y de *S. verticillata* con $2n=22$ y el de *S. lobelioides* con $2n=44$. Los idiogramas de *S. hyptoides* con $2n=22$ y $2n=44$ se ilustran en la Fig. 33.

Todas las especies diploides estudiadas tienen 20 cromosomas metacéntricos y 2 submetacéntricos. Los complementos de los individuos con citotipo tetraploide tienen la fórmula 40 metacéntricos + 4 submetacéntricos, es decir que se repiten 4 veces los metacéntricos y los submetacéntricos. En todas las especies predominan los cromosomas metacéntricos.

La longitud promedio de los cromosomas de las especies es de $1,42 \mu\text{m}$ variando desde $0,77 \mu\text{m}$ en *S. hyptoides* ($2n=66$) hasta $2,10 \mu\text{m}$ en *S. lanceolata*. La longitud total del complemento haploide (LTCH) varía de $10,54 \mu\text{m}$ en *S. hyptoides* ($2n=66$) hasta $21,4 \mu\text{m}$ en *S. lanceolata*. El índice centromérico promedio para las especies es de 45,09 y corresponde a la categoría metacéntrico, el mayor índice se halló en *S. lanceolata* y el menor en *S. verticillata* (Tabla 7).

Los valores de los índices de asimetría intracromosómica e intercromosómica (Romero Zarco, 1986) indicaron que los cariotipos en general son simétricos y en el diagrama de

dispersión (Fig. 35) se puede observar que *S. lanceolata* es la que posee cariotipo más simétrico; en cambio *S. lobelioides* es la especie que presenta cariotipo más asimétrico.

De acuerdo a la categoría de asimetría de Stebbins (1971) *S. ericifolia*, *S. hassleriana* y *S. hyptoides* (2n=22) pertenecen a la categoría 1A; en cambio *S. hyptoides* (2n=44), *S. hyptoides* (2n=66), *S. lanceolata*, *S. lobelioides*, *S. stricta* y *S. verticillata* pertenecen a la categoría 2A.

Los valores del índice de asimetría de Paszko (2006) indicaron que *S. stricta* es el más asimétrico, y *S. lanceolata* es el más simétrico (Tabla 8).

Del análisis cariotípico de los citotipos diploides y poliploides de *Stemodia hyptoides* se observó que la longitud del complemento haploide es mayor en los diploides (18,52 μm) que en los poliploides (12,5 μm en los tetraploides y 10,54 μm en los hexaploides).

Comparando la longitud cromosómica promedio y la longitud del complemento haploide entre las especies diploides, *S. lanceolata* sería la especie con mayor tamaño, y *S. hassleriana* es la del menor tamaño.

Análisis estadístico

La comparación de los datos analizados estadísticamente con la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis demostró que hay diferencias significativas entre las diferentes especies en relación a las longitudes del brazo corto ($H=15,507$; $p < 0.0001$), del brazo largo ($H=15,507$; $p < 0.0001$) y total ($H=15,507$; $p < 0.0001$).

El fenograma UPGMA obtenido se muestra en la Fig. 35, el coeficiente de correlación cofenético obtenido es $r = 0,735$, e indica una buena correlación entre la matriz de los valores cofenéticos y la matriz de distancia taxonómica. En dicho gráfico se pueden observar dos grandes grupos; uno formado por los citotipos tetraploide y hexaploide de *S. hyptoides*, y tres especies diploides *S. hassleriana*, *S. verticillata* y *S. ericifolia*, estas entidades son las que presentan menor tamaño del complemento haploide; y otro grupo que incluye a las demás

especies diploides y a *S. lobelioides* que es tetraploide. En este grupo se destacan *S. lanceolata* y *S. hyptoides* (2x) especies con mayor tamaño del complemento cromosómico haploide.

Para representar gráficamente al Análisis de Componentes Principales se eligieron los dos primeros ejes que representaron el 86 % de la variación total. La proyección bidimensional de los ejes de las dos primeras componentes se muestra en la Fig. 36. La contribución de las variables a la variación representada en los ejes se muestra en la Tabla 10. La disposición de las OTUs se corresponde de manera similar a los grupos establecidos por el análisis de agrupamiento. Las variables que más contribuyen al eje 1 son el tamaño de los cromosomas y el tamaño del complemento cromosómico de manera positiva, mientras que las que más contribuyen con el eje 2 son el índice centromérico promedio y el índice de asimetría intracromosómica.

Del análisis de ambos componentes, las especies tienden a agruparse principalmente por el tamaño de los cromosomas donde las especies diploides son de mayor tamaño. En ese sentido, *S. lanceolata* presenta el tamaño máximo cromosómico y la mayor longitud del complemento cromosómico; en cambio, los citotipos poliploides de *S. hyptoides* (2n=44 y 2n=66), y *S. hassleriana* diploide, son los que se caracterizan por presentar los valores menores para ambos parámetros cromosómicos.

Tabla 7. Número cromosómico, fórmula cariotípica, promedio y error estándar de la longitud total del complemento haploide (LTCH); longitud cromosómica media (LM), rango de variación de la longitud cromosómica; promedio y error estándar del índice centromérico promedio (IC), índice de asimetría intracromosómica e intercromosómica (A₁ y A₂) y categoría de asimetría de Stebbins (ST).

Especie	2n	Fórmula cariotípica	LTCH (µm)	LM (µm)	RANGO (µm)	IC	A₁	A₂	ST
<i>S. ericifolia</i>	2n = 22	20m + 2sm	14,82 (± 0,08)	1,34	1,17-1,55	45,37 (± 1,88)	0,17	0,08	1 A
<i>S. hassleriana</i>	2n = 22	20m + 2sm	11,81 (± 0,05)	1,07	0,97-1,2	45,16 (± 2,21)	0,15	0,06	1 A
<i>S. hyptoides</i>	2n = 22	20m + 2 sm	18,52 (± 0,04)	1,68	1,55-1,89	45,8 (± 1,67)	0,15	0,06	1 A
	2n = 44	40 m + 4 sm	12,50 (± 0,05)	1,13	0,97- 1,47	45,77 (± 1,84)	0,12	0,09	2 A
	2n = 66		10,54 (± 0,03)	0,95	0,77- 1,23	45,12 (± 1,99)	0,16	0,09	2 A
<i>S. lanceolata</i>	2n =22	20 m + 2sm	21,4 (± 0,14)	1,95	1,73-2,10	46,15 (± 1,63)	0,14	0,06	2 A
<i>S. lobelioides</i>	2n = 44	40 m + 4sm	17,94 (± 0,03)	1,63	1,53-1,8	44,13 (± 2,14)	0,19	0,05	2 A
<i>S. stricta</i>	2n = 22	20 m + 2sm	18,33 (± 0,08)	1,66	1,34-2,02	44,38 (± 2,12)	0,15	0,06	2 A
<i>S. verticillata</i>	2n = 22	20 m+2 sm	15,35 (± 0,10)	1,65	1,14-2,09	44,05 (± 2,24)	0,19	0,09	2 A

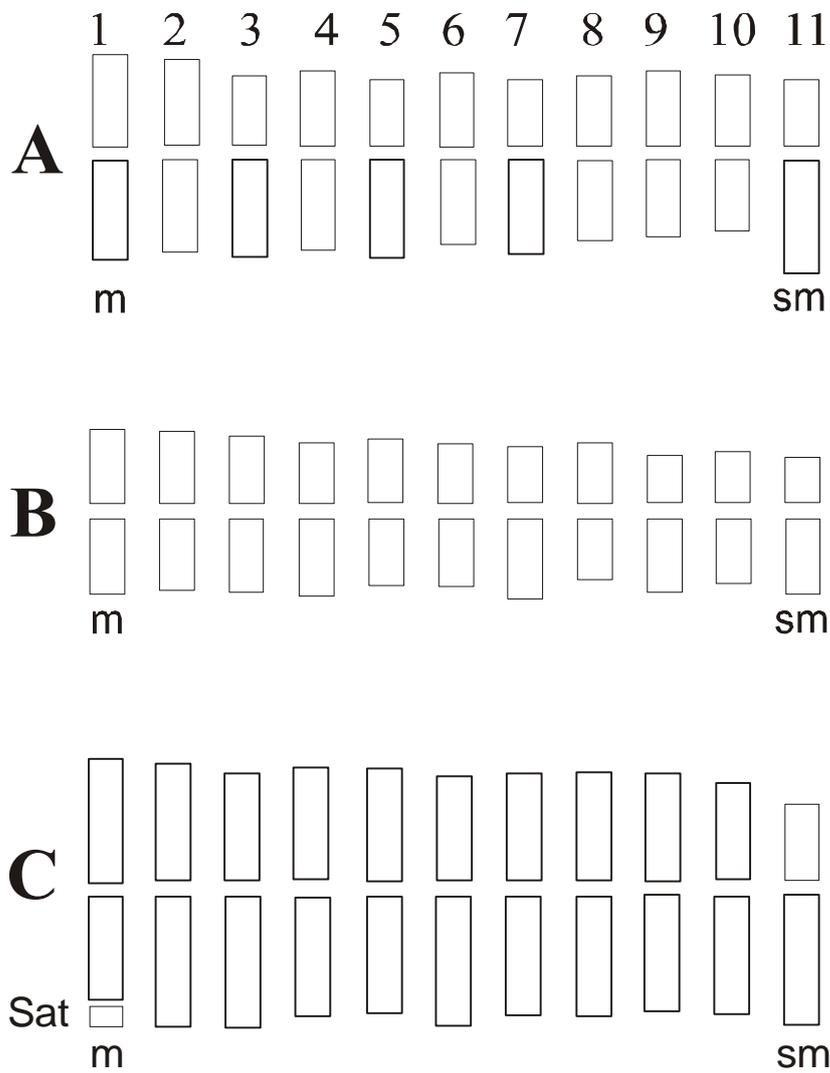


Figura 31. Idiogramas. A: *S. ericifolia* ($2n=22$). **B:** *S. hassleriana* ($2n=22$). **C:** *S. lanceolata* ($2n=22$). Escala $3\mu\text{m}$.

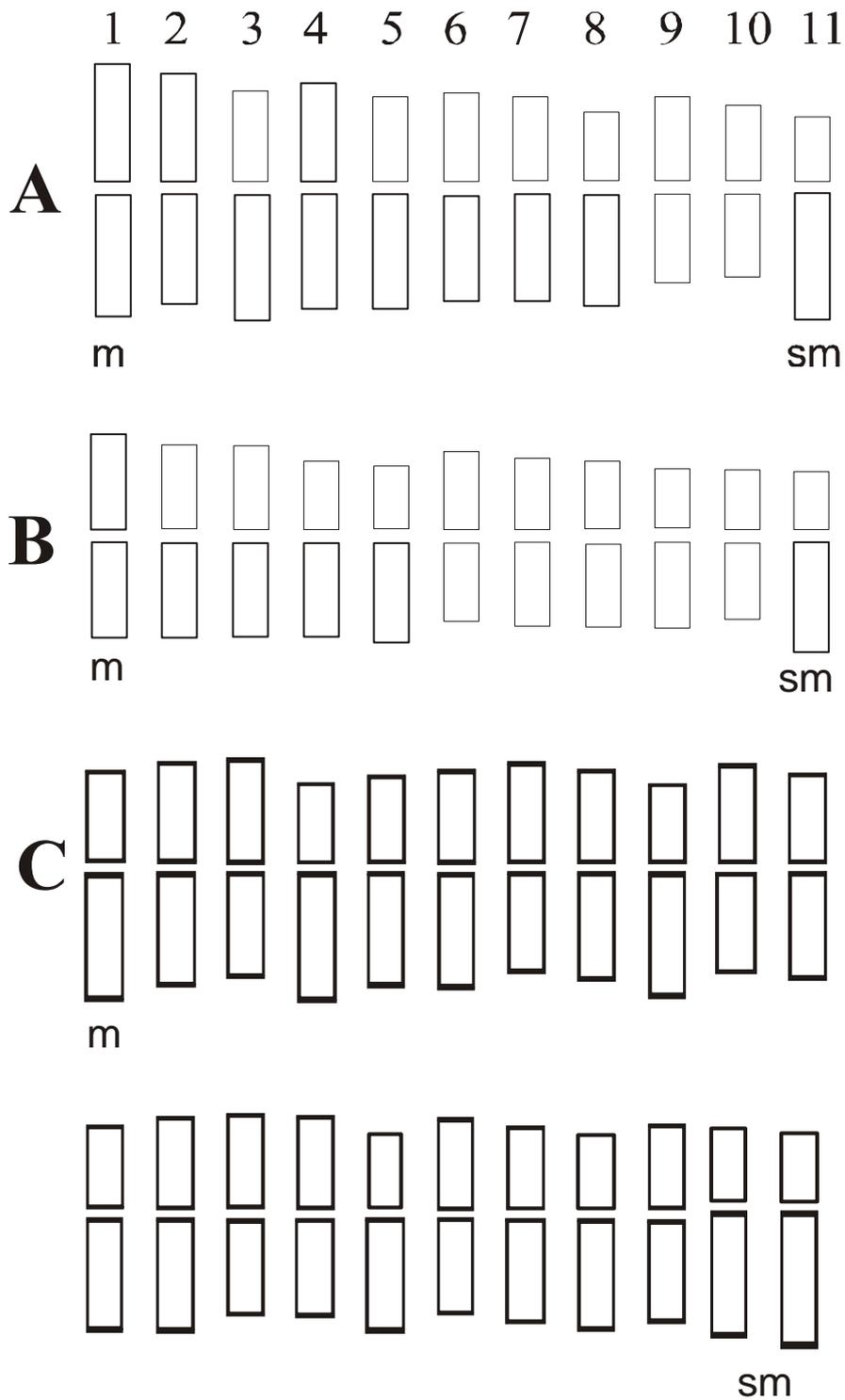


Figura 32. Idiogramas. A: *S. stricta* (2n=22). B: *S. verticillata* (2n=22). C: *S. lobelioides* (2n=44). Escala 3 μ m.

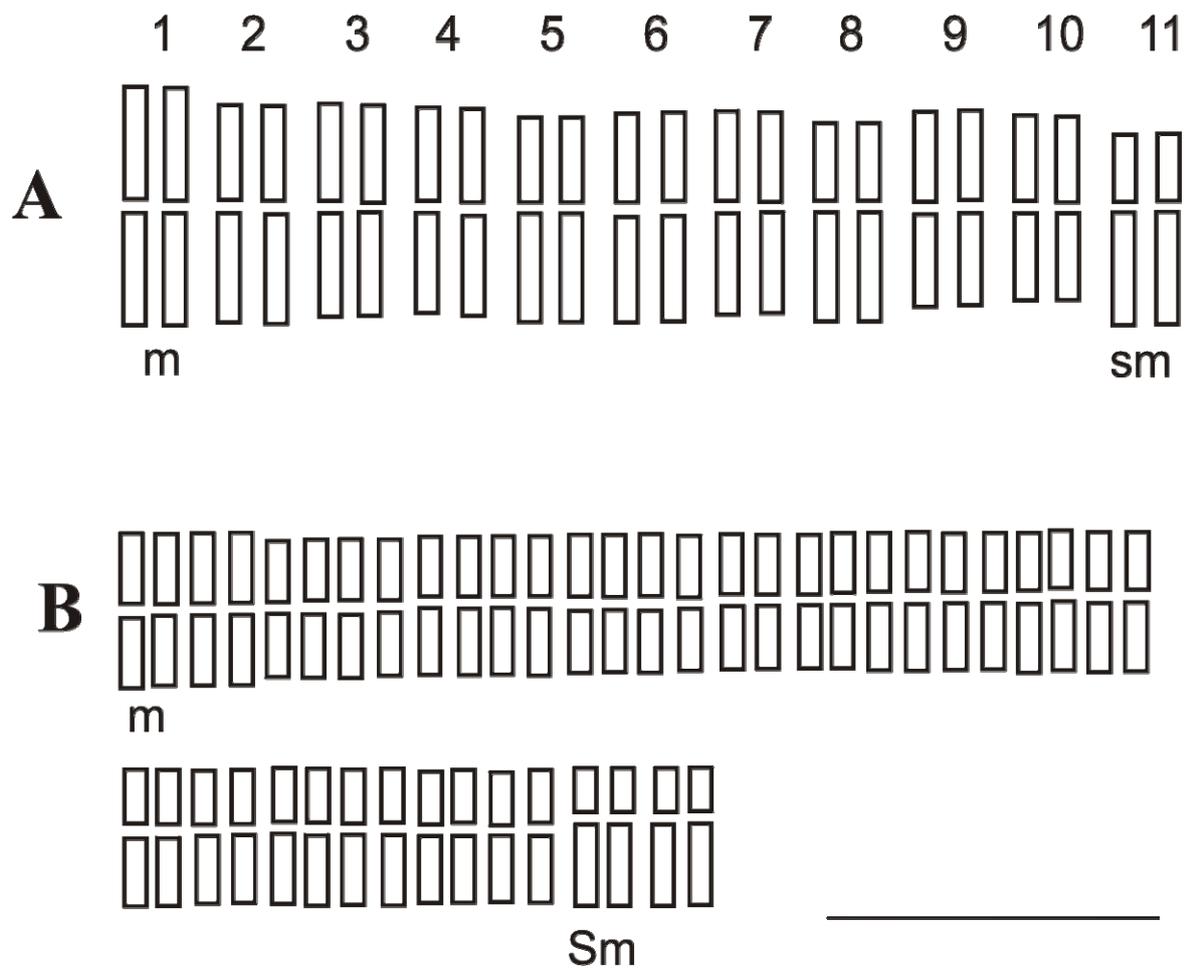


Figura 33. Idiogramas de *S. hyptoides*. A: 2n=22. B: 2n=44. Escala 3µm.

Figura 34. Diagrama de dispersión que representa la asimetría intracromosómica (A_1) y la intercromosómica (A_2).

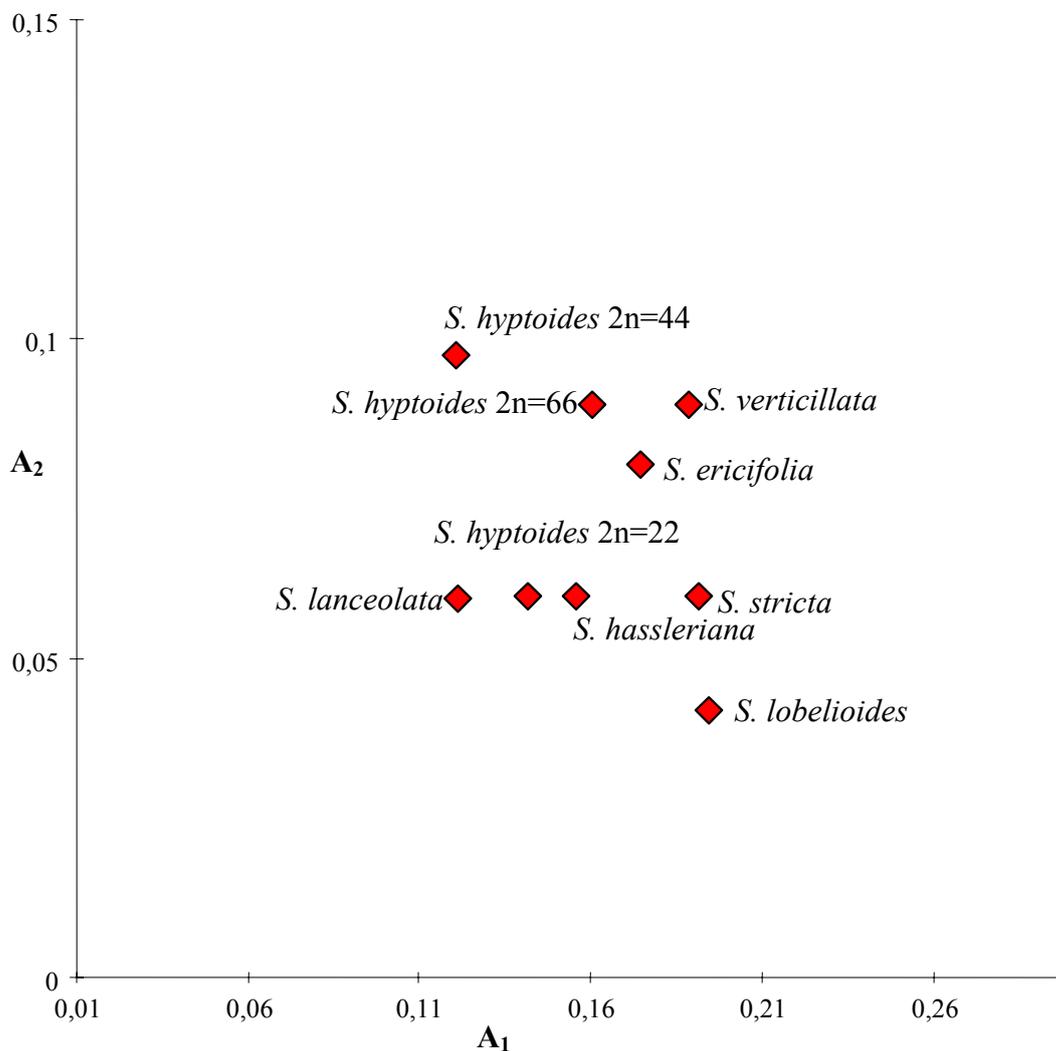


Tabla 8. Coeficiente de variación de la longitud cromosómica media (CV_{CL}), coeficiente de variación del índice centromérico (CV_{CI}) y el índice de asimetría cromosómica (AI).

Especie	Nivel de ploidía	CV_{CL}	CV_{CI}	AI
<i>S. ericifolia</i>	2x	8,48	9,24	0,78
<i>S. hasleriana</i>	2x	6,65	10,85	0,72
<i>S. hyptoides</i>	2x	6,29	7,36	0,46
<i>S. hyptoides</i>	4x	9,75	8,96	0,87
<i>S. hyptoides</i>	6x	8,64	9,83	0,85
<i>S. lanceolata</i>	2x	5,98	7,63	0,45
<i>S. lobelioides</i>	4x	4,98	10,82	0,53
<i>S. stricta</i>	2x	11,58	10,64	1,23
<i>S. verticillata</i>	2x	9,89	10,98	1,08

Tabla 9. Matriz Básica de Datos de 8 OTUs (especies) por 11 caracteres, a partir de la cual se realizó el fenograma y el Análisis de Componentes Principales. Xbc: longitud promedio del brazo corto; Xbl; longitud promedio del brazo largo; Xlt; largo total promedio del cromosoma, bl/bc; relación de la longitud del brazo corto y el brazo largo, LTCH; longitud total del complemento haploide, XIC: índice centromérico promedio, A₁: índice de asimetría intracromosómica; A₂: índice de asimetría intercromosómica; ST: categoría de asimetría de Stebbins.

Especies	Xbc	Xbl	Xlt	bl/bc	LTCH	XIC	A₁	A₂	ST
<i>S. ericifolia</i>	0,61	0,75	1,34	1,24	14,83	45,38	0,17	0,08	A1
<i>S. hassleriana</i>	0,49	0,58	1,07	1,22	11,87	45,12	0,15	0,06	A1
<i>S. hyptoides</i> (2n=22)	0,77	0,92	1,68	1,21	18,52	46,16	0,15	0,06	A1
<i>S. hyptoides</i> (2n=44)	0,51	0,58	1,14	1,14	12,50	45,77	0,12	0,09	A2
<i>S. hyptoides</i> (2n=66)	0,44	0,53	0,95	1,23	10,54	45,12	0,16	0,09	A2
<i>S. lanceolata</i>	0,90	1,05	1,95	1,34	21,40	46,15	0,14	0,06	A2
<i>S. lobelioides</i>	0,72	0,91	1,63	1,28	17,94	44,13	0,19	0,05	A2
<i>S. stricta</i>	0,74	0,93	1,66	1,28	18,33	44,38	0,15	0,06	A2
<i>S. verticillata</i>	0,60	0,76	1,36	1,30	15,35	44,06	0,19	0,09	A2
H	15,50	15,507	15,507			15,507			
p	< 0.0001*	< 0.0001*	< 0.0001*			0,925			

Figura 35. Fenograma resultante del agrupamiento UPGMA de la matriz de distancia. r =coeficiente de correlación cofenético.

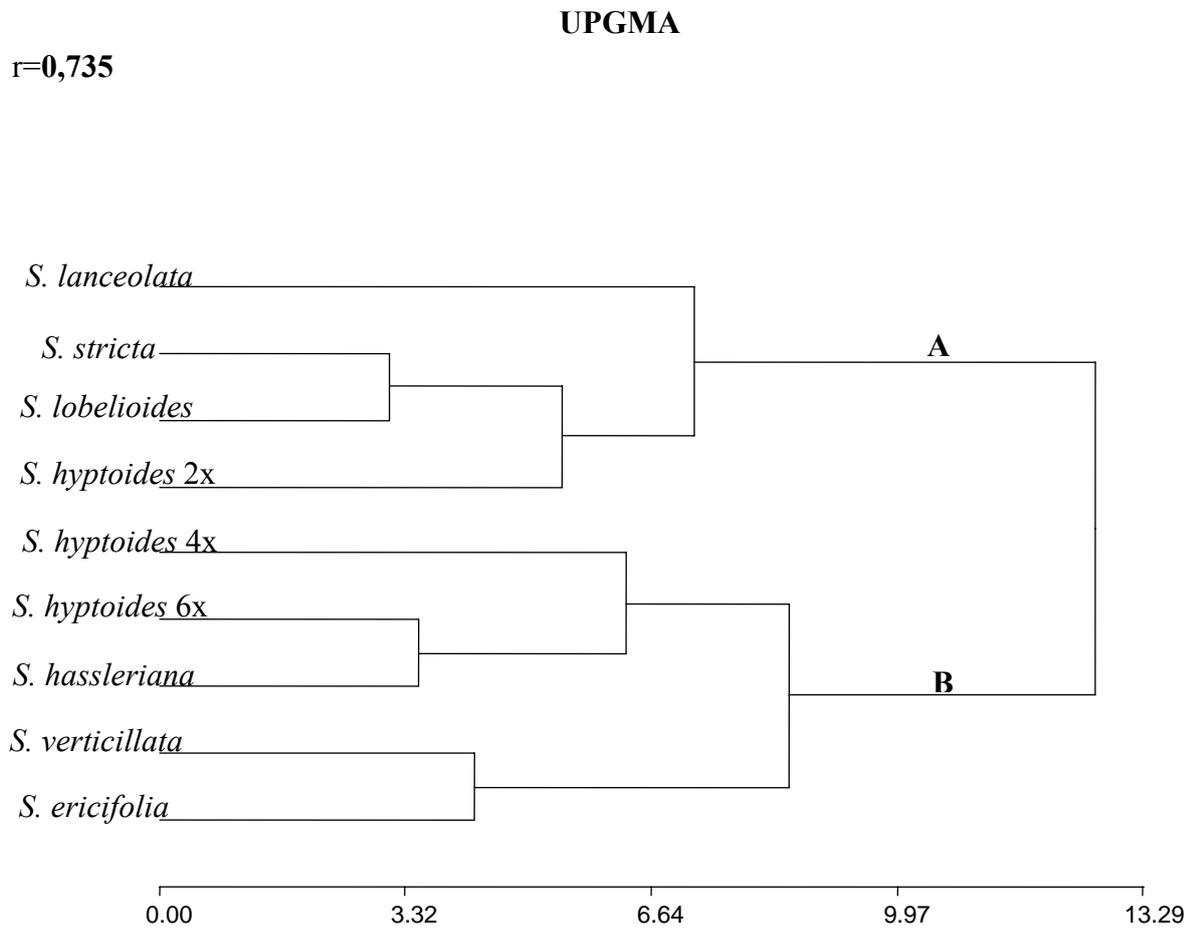
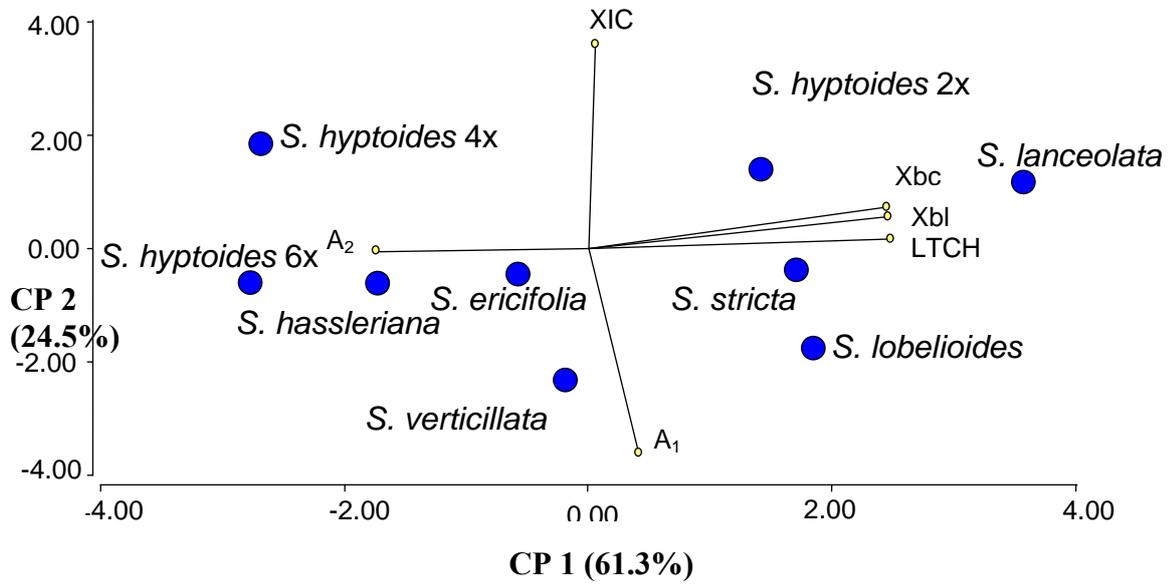


Tabla 10. Contribución de las variables a los Ejes 1 y 2.

Variables	Eje 1	Eje 2
Longitud promedio del brazo corto (Xbc)	0.44	0.13
Longitud promedio del brazo largo (Xbl)	0.45	0.03
Longitud cromosómica media (XC)	0.44	0.10
Longitud total del complemento haploide (LTCH)	0.44	0.08
Índice centromérico promedio (XIC)	0.01	0.65
Índice de asimetría intracromosómica (A_1)	0.07	-0.65
Índice de asimetría intercromosómica (A_2)	-0.31	0.01
Relación brazo largo/brazo corto (BL/BC)	0.33	-0.44
<u>Índice de asimetría de Stebbins</u>	<u>0.07</u>	<u>-0.30</u>

Figura 36. Análisis de Componentes Principales (ejes 1 y 2) de las especies de *Stemodia*.
 Xbc: longitud promedio del brazo corto; Xbl; longitud promedio del brazo largo; LTCH; longitud total del complemento haploide, XIC: índice centromérico promedio, A₁: índice de asimetría intracromosómica.

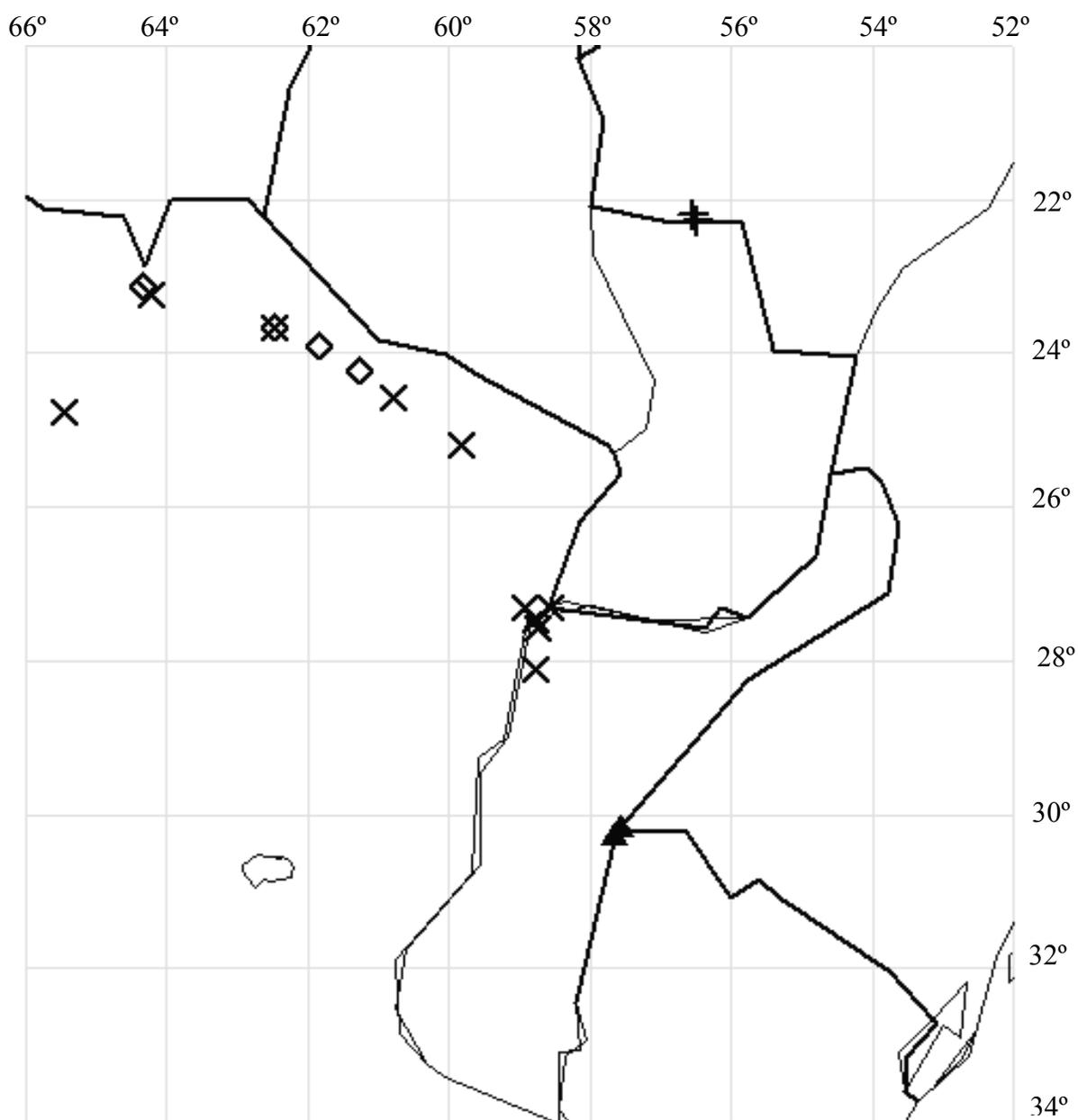


4. Citogeografía

En las Figs. 37, 38 y 39 se muestran los mapas con las localidades de las especies analizadas citológicamente.

En *Stemodia ericifolia* se encontraron solamente diploides de las cuales crecen en el noroeste Argentina, en Formosa y en Salta (Fig. 37). Los individuos de *S. hassleriana* en las que se realizaron recuentos también son todos diploides, pertenecientes a la localidad de Bella Vista (Paraguay) (Fig. 37). Los recuentos de *S. lanceolata* que se dan a conocer en este trabajo son del norte argentino, en localidades de Formosa, Salta, Chaco y Corrientes; todas las procedencias estudiadas son diploides (Fig. 37). Todas las accesiones de *S. lobelioides* son tetraploides y están restringidas al límite entre Uruguay y Argentina (Fig. 37). Las accesiones de *S. palustris* estudiadas son todos diploides, y están distribuidas en el noroeste del Uruguay y en el centro de la provincia de Corrientes (Argentina) (Fig. 38). En *Stemodia stricta* solamente se encontraron diploides los cuales crecen en el noreste de la Argentina (Corrientes y Misiones), y también en el noroeste (Salta y Jujuy); se encontraron además en Uruguay y en Paraguay (Fig. 38). Las accesiones de *S. verticillata* son diploides y se hallan distribuidas en el centro de la Argentina, Uruguay y Paraguay (Fig. 38). Las accesiones de *S. hyptoides* analizadas citológicamente indican que los diploides están restringidos a la provincia de Misiones; los tetraploides, tienen una distribución más amplia, se halló una en el Uruguay, y las otras son de la provincia de Corrientes y de la provincia de Misiones, ya en el límite con Corrientes. Las hexaploides se distribuyen en la provincia de Misiones y en Corrientes (Fig. 39).

Figura 37. Ubicación geográfica de las accesiones analizadas citológicamente de *Stemodia ericifolia* (◊), *S. hassleriana* (+), *S. lanceolata* (X) y *S. lobelioides* (▲).



DISCUSIÓN

1. Números cromosómicos

Todas las especies de *Stemodia* analizadas tienen el número básico $x = 11$, que coincide con los resultados obtenidos previamente para las especies del Nuevo Mundo (Fedorov, 1974; Turner & Cowan, 1993a, Sosa & Seijo, 2002). Estos resultados demuestran que las especies americanas presentan exclusivamente $x = 11$, mientras que las especies del Viejo Mundo tienen el número básico $x = 7$ y $x = 11$.

Las especies de la familia Scrophulariaceae muestran una amplia gama de números haploides, desde $n = 6$ a $n = 84$ (Darlington & Wylie, 1956; Moore, 1973; Fedorov, 1974; Goldblatt, 1981, 1984, 1985, 1988; Goldblatt & Johnson, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003, 2006). El número más común en la familia es $n = 8$, por ello se ha propuesto que éste puede ser el número original de la familia, mientras que $n = 10, 11, 12, 13, 14$, etc., serían derivados de series aneuploides seguidas por poliploidía (Subramanian & Pondmudi, 1987). De acuerdo a esto, puede asumirse que el número básico $x = 11$ de las especies americanas de *Stemodia* sería un derivado de $n = 8$.

Los números cromosómicos de *S. hassleriana*, *S. lobelioides*, *S. palustris* y *S. stricta* son novedades para la ciencia, mientras que los que se encontraron en *S. ericifolia*, *S. lanceolata* y *S. verticillata* coinciden con los datos citados con anterioridad (Fedorov 1974, Sosa & Seijo 2002). Los niveles diploide y tetraploide detectados en *S. hyptoides* constituyen nuevos citotipos para la especie; y el citotipo hexaploide, citado en Sosa & Seijo (2002), fue confirmado en nuevas localidades.

La poliploidía, conocida como la existencia de más de dos genomios en el mismo núcleo, ha sido reconocida como una de las principales fuentes de evolución y diversificación en plantas, algunos lo consideran como uno de los más importantes mecanismos de adaptación y especiación (Grant, 1989; Lumaret, 1988; Ramsey & Schemske, 1998; Stebbins, 1947, 1971;

Soltis *et al.* 2003; Otto & Whitton, 2000). Recientes estimaciones sugieren que el 80% de las angiospermas, incluidas numerosas especies cultivadas, serían de origen poliploide, mientras que en la pteridófitas esta frecuencia alcanzaría el 95% (Masterson, 1994; Leitch & Bennett, 1997; Soltis & Soltis, 1999).

La existencia de una serie poliploide en *S. hyptoides* con $2n= 22, 44, 66$ y; *S. lobelioides*, un tetraploide; pone en evidencia que la poliploidía es un fenómeno frecuente en el género. El 25% de las especies son poliploides, y, además, en *S. hyptoides* los citotipos poliploides (57%) son más frecuentes que los diploides. Estos hechos sugieren que la poliploidía ha sido uno de los mecanismos que han contribuido a la evolución del género *Stemodia*.

La información de la existencia de poliploidía en el género *Stemodia* se suma a otros géneros de la familia Scrophulariaceae como *Diascia*, *Digitalis*, *Castilleja*, *Collinsia*, *Gratiola*, *Lindernia*, *Hebe*, *Mecardonia*, *Mimulus*, *Verónica*, que fueron citados con distintos niveles de ploidía (Heckard, 1968; Lewis, 1980; Subramanian & Pondmudi, 1987; Chuang & Heckard, 1992; Steiner, 1996).

En *S. lanceolata* se ha confirmado la presencia de satélites que mostró macrosatélites en el brazo largo del cromosoma del par 1, ya citado para la especie por Sosa & Seijo (2002).

Los cromosomas de todas las especies analizadas en el género *Stemodia* pertenecen a la categoría pequeña de acuerdo a la clasificación de Lima de Faría (1980), teniendo en cuenta que la longitud cromosómica promedio de las especies estudiadas es de 1,42 μm .

2. Fertilidad de los granos de polen y análisis de tétradas

Con respecto a la fertilidad del polen, en todas las especies estudiadas se observó un alto porcentaje de polen fértil; el valor más alto se observó en *S. verticillata* (98%), y el más bajo en *S. hyptoides* con citotipo diploide (52,35 %). Los macrogranos presentes en las especies de *Stemodia* se tratan de granos de polen no reducidos.

La poliploidización sexual, como resultado de la fusión de gametos no reducidos, es considerada como uno de los principales mecanismos de origen de nuevos poliploides. La frecuencia de gametos no reducidos también determinaría la tasa de formación y establecimiento de nuevos poliploides, así como el tipo de poliploide que se origina (Maceira *et al.* 1993, Bretagnolle & Thompson 1995; Ramsey & Schemske 1998, Bretagnolle, 2001). El análisis de las esporadas en individuos pertenecientes a localidades con citotipo diploide de *Stemodia hyptoides* mostró la presencia de tríadas y mónadas, lo que constituye una prueba de que estas plantas producen granos $2n$; y las mónadas evidencian la formación de polen $4n$. En este sentido la unión de gametos no reducidos sería uno de los mecanismos citológicos que originarían a los citotipos poliploides en el género *Stemodia*.

3. Cariotipos

Los cariotipos de *S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. hyptoides*, *S. lobelioides* y *S. stricta* son presentados por primera vez en esta tesis. Los resultados encontrados en los cariotipos de *S. lanceolata* y *S. verticillata*, mostraron algunas diferencias con respecto al tamaño y a la fórmula cariotípica, estudiados previamente por Sosa & Seijo (2002); en ambas especies se encontraron $16 m+6 sm$ y el complemento cromosómico fue de mayor tamaño. Estas diferencias encontradas se deben a que en Sosa & Seijo (2002), se presentaron cariogramas, resultado del análisis de una metafase, en cambio en esta tesis se analizaron diez metafases para disminuir el error.

La constancia de las fórmulas cariotípicas ($20 m + 2 sm$) encontradas en las especies diploides sugiere que no habrían ocurrido grandes cambios estructurales durante la evolución del género. En el citotipo tetraploide de *Stemodia hyptoides* y en *S. lobelioides* ($40m+4sm$) se duplicó la fórmula del diploide.

El incremento o la disminución del contenido del ADN en el genoma por célula ha sido considerado como uno de los mecanismos de la diversificación genómica por varios autores (Narayan & Durrant, 1983; Bennett, 1987; Naranjo *et al.* 1998). Existe una correlación positiva entre contenido de ADN y el volumen o tamaño de los cromosomas (Poggio & Naranjo, 1990). Según Poggio & Naranjo (1990), se ha señalado que el contenido de ADN estaría relacionado con la perennidad, tendiendo las plantas perennes a presentar un genomio de mayor tamaño que las anuales. Esta relación se observa en *Stemodia lanceolata*, hierba perenne con LTCH de $21,4 \mu m$, y *S. verticillata*, hierba anual con $15,35 \mu m$ de LTCH.

Varios autores han demostrado que el aumento de los niveles de ploidía no siempre es proporcional al tamaño del complemento cromosómico (Lewis, 1980; Poggio *et al.* 1989; Solís Neffa, 1996; Negrón Ortiz, 2007). En los citotipos tetraploides y hexaploides de *Stemodia hyptoides* se observó una leve reducción en el tamaño de los cromosomas por genomio. Esta reducción podría ser una adaptación necesaria para el establecimiento y estabilización de los genomas poliploides (Negrón Ortiz, 2007).

Además los incrementos de los niveles de ploidía en este caso son acompañados por el incremento del tamaño de la planta. *Stemodia verticillata* y *S. ericifolia* ambas diploides, son plantas anuales, decumbentes, pequeñas de 5 a 30 cm de altura; los tetraploides, *S. hyptoides* y *S. lobelioides* son hierbas rizomatosas erguidas de 40 a 60 cm de altura, mientras que las plantas con citotipo hexaploide de *S. hyptoides* son hierbas perennes robustas de 80 a 150 cm. Por lo tanto, el aumento del nivel de ploidía en *Stemodia* iría acompañado con el incremento del tamaño de la planta.

4. Citogeografía

El análisis citogeográfico brinda información básica y contribuye al conocimiento de la naturaleza de la diversificación de las especies, dado que los diferentes citotipos de las especies poliploides o de los complejos poliploides muestran, frecuentemente, marcadas diferencias en su distribución geográfica (Lewis, 1980).

En general las áreas de distribución de las especies diploides se solapan parcialmente. A pesar de este hecho, hasta el momento no se observaron individuos con caracteres intermedios. Esto indicaría que existe un alto grado de aislamiento reproductivo entre estas especies.

Stemodia lobelioides, especie tetraploide, se restringe a la Provincia Pampeana y crece en las riberas del río Uruguay. Esta especie es morfológicamente similar a *S. palustris*. Esto, sumado al hecho de que ambas entidades se encuentran geográficamente muy cerca, permite pensar que tal vez pertenezcan al mismo linaje evolutivo. *Stemodia hyptoides* tiene una distribución amplia a lo largo de las Provincias del Espinal y del Chaco, nordeste de la Provincia Pampeana y el sudoeste de la Provincia Paranaense todas del Dominio Amazónico. Las diploides de esta especie se encontraron en Misiones a lo largo de Alto Paraná, por encima de los 27° S, en cambio las tetraploides se distribuyen al sur del área de distribución de esta especie, mientras que las hexaploides son más restringidas al sur de Misiones y Mburucuyá (Corrientes).

MORFO-ANATOMÍA

Y

POLIPLOIDÍA

INTRODUCCIÓN

Algunos autores han demostrado que la variación morfológica que presentan algunas especies puede, al menos en parte, atribuirse a factores relacionados con la poliploidía (Stebbins, 1971; Soltis & Soltis, 1999). Uno de los efectos más generalizados de la poliploidía es el incremento en el tamaño de las células conocido como "efecto *gigas*" o "gigantismo" que se manifiesta particularmente en hojas, flores, frutos y semillas (Stebbins, 1971; Lewis, 1980; Grant, 1989; Lacadena, 1996; Otto & Whitton, 2000). Los caracteres clásicos empleados para distinguir los citotipos diploides y poliploides son el polen y las células epidérmicas, especialmente las células oclusivas de los estomas; las diferencias son, en muchos casos, muy evidentes, de manera que es posible la determinación del nivel de ploidía a partir de material del cual se desconoce el número cromosómico (Stebbins, 1971; Grant, 1989; Lewis, 1980; Bartoli *et al.* 1990; Beck *et al.* 2003; Oliveira *et al.* 2004).

Los diploides y poliploides de una especie también pueden ser diferentes en cuanto a su distribución geográfica y sus preferencias ecológicas como también en el sistema de reproducción (Lumaret, 1988; Otto & Whitton, 2000; Amirouche & Misset, 2007).

Stemodia hyptoides es una especie que exhibe una gran variación morfológica que puede llegar a hacer difícil su identificación. Esta variación morfológica observada podría deberse a la poliploidía, ya que estudios previos evidenciaron citotipos diploides, tetraploides y hexaploides (Sosa & Seijo, 2002; Sosa, ined.).

Con el objetivo de analizar si los diferentes caracteres morfo-anatómicos varían en relación con los diferentes niveles de ploidía, se realizaron estudios comparativos en diploides, tetraploides y hexaploides de *Stemodia hyptoides*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó la variación de caracteres morfo-anatómicos en 23 localidades de *Stemodia hyptoides*, de las cuales 9 son diploides ($2n=22$), 9 tetraploides ($2n=44$) y 4 hexaploides ($2n=66$) utilizando el método de estadística univariado y multivariado. El material estudiado se detalla en la Tabla 11.

Se consideraron 32 caracteres, de los cuales 25 fueron cuantitativos y 7 cualitativos (5 doble estado y 2 multiestado) (Tabla 12).

En las poblaciones naturales se tomaron datos de los caracteres exomorfológicos relacionados con el aspecto general de la planta, tales como la altura y el porte, el diámetro del tallo y la longitud de los entrenudos, el número de ramas floríferas y longitud de la inflorescencia, el tamaño y la forma de las hojas, utilizando reglas milimetradas y calibre. En cada población se analizaron al menos 5 individuos. Los caracteres cuantitativos fueron medidos en plantas que crecen bajo condiciones ambientales homogéneas cultivadas en el invernáculo del IBONE.

Con los datos del ancho y la longitud de la hoja se calculó el área foliar, de acuerdo a la fórmula $= 0,25\pi p e$, donde e: ancho y p: longitud, la misma se expresa en mm^2 .

Los caracteres florales fueron medidos en al menos 5 flores por individuo y 5 individuos por población. Las longitudes del cáliz, la corola, las anteras y el ovario fueron medidas en un microscopio estereoscópico Leica Wild M3C. Los datos referidos al tamaño y número de óvulos, tamaño y fertilidad de los granos de polen se obtuvieron en base a preparados transitorios, los mismos se realizaron a partir de anteras y ovarios abiertos coloreados con carmín glicerina (1:1). Se consideraron fértiles aquellos granos de polen totalmente coloreados e infértiles a aquellos cuya coloración es baja o nula. Para determinar el tamaño de los granos de polen se midió el diámetro polar de 50 granos que presentaron coloración completa. El número de óvulos se consideró contando el total obtenido de un ovario abierto y

se midió la longitud y el ancho de 50 óvulos por preparado. Las mediciones del tamaño de los óvulos y de los granos de polen se realizaron por medio de un microscopio óptico con ocular milimetrado.

Con los valores de la longitud y el ancho de los óvulos se obtuvo el volumen de los óvulos, mediante la fórmula $=1/6\pi e^2 p$, donde e: ancho y p: longitud, medida expresada en μm^3 (Buchmann & O'Rourke, 1991).

Para el estudio de los caracteres anatómicos, se diafanizaron 5 hojas por individuo provenientes del tercer y cuarto nudo, según la técnica de Dizeo de Strittmater (1973). Las epidermis foliares tanto del haz como del envés fueron coloreadas con safranina acuosa y montadas en agua glicerizada. Las variables referidas a la longitud y el ancho de los estomas, paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo, tipo de estomas y el índice estomático tanto del haz como del envés fueron examinadas al microscopio óptico, dibujadas con cámara clara y fotografiadas. Se tomaron aproximadamente 20 mediciones de los estomas a través de un ocular milimetrado.

El índice estomático foliar se obtuvo en un área de 0,2 mm x 0,2 mm con la siguiente fórmula:

$$\frac{\text{Número de estomas} \times 100}{\text{Número total de células}} =$$

Análisis estadístico

Para cada una de las variables mencionadas se obtuvieron los valores promedio, desvío estándar y valores mínimo y máximo por población (Tablas 13, 14 y 15).

Las variables cualitativas multiestados como forma de la hoja y el tipo de estomas fueron transformadas a variables "dummy", que consiste en transformar los estados posibles de cada variable en variables de doble estado (presencia/ausencia).

Se realizó un análisis de correlación de Pearson a fin de determinar si la longitud de la antera larga y longitud de la antera corta, el diámetro basal y el diámetro medio del tallo, y la longitud del entrenudo basal y la longitud del entrenudo medio, están correlacionadas entre sí.

El tamaño de los estomas del epifilo y del hipofilo fue comparado empleando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar si existen diferencias significativas entre el tamaño de los estomas de ambas epidermis foliares.

Estos análisis se realizaron con el propósito de reducir el número de variables para los siguientes análisis.

Para determinar el grado de significancia estadística de las variables morfo-anatómicas entre los tres citotipos de *Stemodia hyptoides* los datos fueron normalizados mediante la transformación logarítmica en base 10. Con estos datos se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) considerando a todas las variables.

Además, los valores promedios de las variables cuantitativas estudiadas por citotipo fueron comparados mediante una análisis de varianza (ANOVA). Las diferencias entre cada par de medias fueron estimadas mediante el test de Tukey a 0,05, ver Tabla 16.

Los promedios de las variables analizadas fueron empleados para construir una matriz de 23 localidades, consideradas como unidades taxonómicas operativas (OTUs) por 23 caracteres (Tabla 17). A partir de esta matriz se obtuvo una matriz de similitud empleando el índice de distancia Euclideana. Las OTUs se agruparon utilizando el método de pares no ponderados usando medias aritméticas (UPGMA) y se calculó el coeficiente de correlación cofenético.

Para poder evaluar el ordenamiento de las localidades y determinar cuáles son las variables que más influyen en dicho ordenamiento se realizó un análisis de componentes principales (ACP).

Los análisis se llevaron a cabo con el programa Infostat versión 2008 (2008).

Tabla 11. Números cromosómicos, coleccionistas y localidades del material de *Stemodia hyptoides* estudiado.

2n	Coleccionista	Localidad
22	Sosa & Keller 121	Argentina. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.
22	Sosa & Keller 123	Argentina. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.
22	Sosa <i>et al.</i> 131	Argentina. Misiones, Dpto. Iguazú, Parque Nacional Iguazú.
22	Sosa <i>et al.</i> 133	Argentina. Misiones, Dpto. Iguazú, Isla San Martín.
22	Sosa <i>et al.</i> 247	Argentina. Misiones, Dpto. Eldorado, Eldorado.
22	Sosa & Rodríguez 249	Argentina. Misiones, Dpto. Montecarlo, Puerto Piray.
22	Sosa & Rodríguez 250	Argentina. Misiones, Dpto. Montecarlo, Puerto Montecarlo.
22	Sosa & Rodríguez 251	Argentina. Misiones, Dpto. San Martín, Puerto Rico.
44	Sosa 45	Argentina. Corrientes, Dpto. Saladas, San Lorenzo.
44	Sosa <i>et al.</i> 76	Uruguay. Dpto. Tacuarembó, ruta 5. Arroyo Malo.
44	Sosa 93	Argentina. Corrientes, Dpto. Gral Paz, Caá Catí.
44	Sosa 128	Argentina. Corrientes, Dpto. Saladas, Paso Naranja.
44	Sosa 134	Argentina. Corrientes, Dpto. San Miguel, San Miguel.
44	Sosa 241	Argentina. Corrientes, Dpto. San Roque, río Santa Lucía.
44	Sosa & Rodríguez 243	Argentina. Misiones, Dpto. Capital, arroyo Pindapoy Chico.
44	Sosa & Rodríguez 244	Argentina. Misiones, Dpto. Apóstoles, arroyo Chimiray.
44	Sosa <i>et al.</i> 245	Argentina. Corrientes, Dpto. Mercedes, El Socorro.
66	Sosa 18	Argentina. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre.
66	Sosa 43	Argentina. Corrientes, Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre.
66	Sosa & Rodríguez 136	Argentina. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.
66	Sosa & Rodríguez 138	Argentina. Misiones, Dpto. Capital, Posadas.
66	Sosa & Rodríguez 252	Argentina. Misiones, Dpto. San Ignacio, arroyo Santo Pipó.

Tabla 12. Caracteres morfológicos y anatómicos utilizados y su codificación.

<i>Caracteres</i>	<i>Codificación</i>
1. Altura de la planta	cm
2. Porte de la planta	0: erecta, 1: semirrecta
3. Diámetro del tallo en su región media	mm
4. Diámetro del tallo en su región basal	mm
5. Longitud del entrenudo basal	mm
6. Longitud del entrenudo en su región media	mm
7. Inserción de la hoja al tallo	0: no auriculada, 1: auriculada
8. Forma de la hoja	0: oblonga, 1: ovada- elíptica, 2: elíptica, 3: angostamente elíptica
9. Longitud de la hoja	mm
10. Ancho de la hoja	mm
11. Pubescencia de la hoja	0: poco pubescente, 1: muy pubescente
12. Margen de la hoja	0: irregularmente aserrado, 1: muy serrado
13. N° de ramas floríferas por planta	números
14. Longitud de la inflorescencia	cm
15. Longitud del cáliz	mm
16. Longitud de la corola	mm
17. Longitud del estambre corto	mm
18. Longitud del estambre largo	mm
19. Longitud del ovario	mm
20. Longitud de los óvulos	µm
21. Ancho de los óvulos	µm
22. Cantidad de óvulos	números
23. Fertilidad del polen	%

24. Tamaño del polen	μm
25. Paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo	0: sinuosas, 1: más o menos rectas, 2: rectas
26. Tipo de estomas del epifilo	0: diacítico, 1: dia y anisocítico, 2: anomocítico.
27. Longitud de los estomas del epifilo	μm
28. Longitud de los estomas del hipofilo	μm
29. Ancho de los estomas del epifilo	μm
30. Ancho de los estomas del hipofilo	μm
31. Índice estomático del epifilo	%
32. Índice estomático del hipofilo	%

RESULTADOS y DISCUSIÓN

Los resultados del análisis de la varianza (ANOVA) mostraron que los datos exomorfológicos obtenidos en el campo y en el invernáculo no difieren significativamente (número de ramas floríferas ($F=0,019$; $p=0,890$), altura de la planta ($F=0,645$; $p=0,426$), longitud de la inflorescencia ($F=0,179$; $p=0,674$), diámetro basal ($F=0,660$; $p=0,421$), entrenudo basal ($F=0,021$; $p=0,887$), área de la hoja ($F=0,260$; $p=0,613$). Estos resultados sugieren que la variación de dichos caracteres es genética y no ambiental.

En las Tablas 13, 14 y 15 se presentan los valores promedio, desvíos estándar, y los valores mínimos y máximos de los caracteres cuantitativos morfo-anatómicos de cada una de las localidades analizadas. En la Tabla 16 se presentan los valores promedio, el desvío estándar, y los valores mínimos y máximos de los caracteres cuantitativos analizados por citotipo.

El análisis de correlación de Pearson fue significativo para la longitud de la antera corta y de la antera larga ($r=0,552$); el diámetro del tallo en su región basal y en su región media ($r=0,885$), la longitud del entrenudo en su región basal y del entrenudo en la región media del tallo ($r=0,617$). Con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se determinó que no existen diferencias significativas entre el tamaño de los estomas del epifilo y del hipofilo ($H=3,841$; $p=0,392$).

Los resultados del análisis multivariado de la varianza (MANOVA) indican que las diferencias observadas entre los tres citotipos de *Stemodia hyptoides* son significativas (WILKS' $\lambda = 0,011$; $F=33,16$; $p<0,0001$). Los resultados del análisis de la varianza (ANOVA) mostraron diferencias significativas para las variables: diámetro de la parte basal del tallo ($F=10,137$; $p=0,001$), longitud del entrenudo basal ($F=5,647$; $p=0,011$), área de la hoja ($F=13,802$; $p=0,001$), longitud ($F=53,083$; $p<0,0001$) y ancho de los estomas ($F=65,927$; $p<0,0001$), longitud de la corola ($F=5,307$; $p=0,014$), tamaño del polen

($F=4,545$; $p=0,024$), volumen de los óvulos ($F=97,832$; $p<0,0001$), número de óvulos ($F=44,72$; $p<0,0001$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 16.

El diámetro de la parte basal del tallo, la longitud del entrenudo basal, el área de la hoja, la longitud y ancho de los estomas y el tamaño de los granos de polen son variables que se incrementan con el aumento de los niveles de ploidía. El tamaño de los óvulos en relación con los distintos niveles de ploidía, resultó ser otro carácter de valor, ya que los promedios más altos se registraron para los poliploides. Otra variable cuyo valor fue altamente significativo en los tres citotipos fue la longitud de la corola.

Tabla 13. Media aritmética (X), desvío estándar (DE), valores máximos y mínimos de los caracteres morfológicos vegetativos cuantitativos analizados en las localidades de *Stemodia hyptoides*. So: Sosa.

Caracteres exomorfológicos		So 18	So 43	So 44	So 45	So 76	So 93	So 121	So 123	So 128	So 131	So 133	So 134
Altura (cm)	X	142,4	125,4	49,2	69,3	69,8	62	68,8	123,4	101,4	60	80,4	136,6
	DE	13,39	17,02	8,58	9,09	7,49	6,48	5,35	30,36	14,65	3,80	9,91	15,61
	Mínimo	126	98	40	60	60	56	65	89	85	55	65	112
	Máximo	157	140	63	80	78	70	78	160	120	65	92	152
Nº de ramas floríferas	X	13	15	5,8	12	6	6	5,4	10,2	4,8	6	15,4	20,8
	DE	3,31	3	1,48	3,16	1,41	1,41	0,89	7,29	1,30	0,70	1,51	3,34
	Mínimo	18	12	4	8	4	4	4	4	3	5	13	16
	Máximo	10	20	8	16	8	8	6	20	6	7	17	24
Longitud de la inflorescencia (cm)	X	60,6	48,2	14,6	36,8	31,6	13	44,4	54,2	3,8	30,8	26,2	40
	DE	6,61	5,31	2,60	5,93	1,67	2,12	7,89	4,38	1,48	4,60	2,28	3,08
	Mínimo	50	42	12	30	30	10	38	48	2	26	24	36
	Máximo	68	56	18	46	34	15	53	60	6	38	30	43
Diámetro de la región basal del tallo (mm)	X	6,22	6,27	2,34	4,34	5,074	4,594	4,176	3,89	8,142	3,232	3,372	4,594
	DE	1,26	1,35	0,22	0,22	0,21	0,51	0,24	0,61	0,46	0,16	0,13	0,51
	Mínimo	4,8	4,8	2,1	4,1	4,8	4	3,76	2,8	7,45	3	3,2	4
	Máximo	8	8,25	2,7	4,7	5,32	5,25	4,4	4,25	8,7	3,46	3,56	5,25
Diámetro de la región media del tallo (mm)	X	5,52	5,78	3,24	3,27	4,24	3,17	3,62	5,1	7,4	3,01	2,546	4,208
	DE	1,04	1,01	0,19	0,15	0,24	0,48	0,35	1,024	0,26	0,15	0,34	0,222
	Mínimo	4,5	4,8	3	3,12	3,85	2,34	3,25	3,5	7,12	2,8	2,23	3,9
	Máximo	7,2	7,5	3,5	3,5	4,52	3,52	4	6	7,8	3,25	3	4,52

Tabla 13. Continuación

Longitud del entrenudo basal (mm)	X	51,02	62,22	34,4	31,2	23	29	40,4	41,6	40,6	14,8	34,8	32,6
	DE	4,59	5,31	6,50	3,56	2,23	5,38	4,82	12,75	2,96	1,09	1,09	2,88
	Mínimo	44,5	56,5	28	28	20	25	35	23	38	13	33	28
	Máximo	56,6	68	43	35	26	38	46	55	45	16	36	35
Longitud del entrenudo medio (mm)	X	64	76,6	41,6	35,2	32,6	33,4	58,6	57,2	55,0	30,6	55,2	61,4
	DE	7,87	16,19	5,77	2,16	2,79	2,40	4,61	2,58	2,66	3,84	1,92	2,88
	Mínimo	55	58	35	32	28	30	55	55	52	26	53	58
	Máximo	75	98	48	38	35	36	65	60	58,9	35	58	65
Longitud de la hoja (mm)	X	84,96	80,16	32,2	60,4	50,2	52,2	48,6	52,8	71,6	30,6	34,6	70,6
	DE	7,13	8,81	7,36	7,26	5,21	4,60	9,15	9,36	3,64	3,28	2,88	3,57
	Mínimo	75,8	68	25	52	45	46	35	43	68	26	30	68
	Máximo	94	90	42	68	58	58	60	65	76	35	38	75
Ancho de la hoja (mm)	X	26,2	26,2	11,6	24,6	14,4	13,6	17,4	19,8	30	10,8	14,2	23,8
	DE	2,28	2,28	2,60	3,84	1,67	1,67	6,54	5,40	3,16	1,78	2,04	1,78
	Mínimo	24	24	10	20	12	12	12	14	26	8	12	22
	Máximo	30	30	16	30	16	16	25	25	34	12	16	26

Tabla 13. Continuación

Caracteres exomorfológicos		So 136	So 138	So 243	So 241	So 244	So 245	So 247	So 249	So 250	So 251	So 252
Altura (cm)	X	149,6	149,60	79,6	92,6	62	70,2	42,2	52,4	78,2	79,2	179,8
	DE	9,93	12,60	9,07	3,44	4,06	3,34	2,28	2,60	6,09	8,07	7,82
	Mínimo	136	136,0	67	88,00	56	65	40	50	69	70	172
	Máximo	162	162,0	90	96,0	66	74	45	56	86	88	189
Nº de ramas floríferas	X	14,6	15,00	13	10	12	3,8	12,8	2,1	2,2	4	4,6
	DE	2,70	1,80	2,34	1,41	2,44	0,83	0,83	0,54	0,44	0,70	0,54
	Mínimo	10	12,0	9	8,00	8	3	12	1,5	2	3	4
	Máximo	17	17,0	15	12,0	14	5	14	3	3	5	5
Longitud de la inflorescencia (cm)	X	34	35,60	20,4	21,6	23,8	3,1	24	13,8	32,4	30,4	16,8
	DE	3,08	2,07	2,07	2,70	1,78	0,54	1	1,30	1,67	2,60	2,16
	Mínimo	30	33,0	19	18,00	22	2,5	23	12	30	28	15
	Máximo	38	38,0	24	25,0	26	4	25	15	34	34	20
Diámetro del tallo en su región basal (mm)	X	5,524	31,00	2,12	4,48	3,76	4,674	2,674	1,674	3,106	1,846	9,65
	DE	0,49	2,65	0,13	0,38	0,67	0,22	0,22	0,22	0,627	0,38	0,31
	Mínimo	5	28,0	2	4,00	3	4,32	2,32	1,32	2,48	1,48	9,2
	Máximo	6,32	35,0	2,32	5,0	4,4	4,9	2,9	1,9	3,8	2,3	10

Tabla 13. Continuación

Diámetro del tallo en su región media (mm)	X	8,474	2,62	2,384	3,244	3,986	5,186	2,17	1,52	3	1,77	9,17
	DE	0,89	0,46	0,213	0,41	0,48	0,33	0,16	0,29	0,61	0,39	0,43
	Mínimo	7,13	2,1	2,2	2,58	3,35	4,68	2	1,3	2	1,4	8,5
	Máximo	9,24	3,3	2,65	3,7	4,5	5,5	2,35	2	3,6	2,35	9,6
Longitud del entrenudo basal (mm)	X	42	3,64	24,4	34	34,6	25,6	18,8	34,2	45,2	21,4	61,2
	DE	2,54	0,20	4,61	2,55	1,67	1,94	4,54	2,77	1,92	2,40	2,77
	Mínimo	38	3,32	20	32,00	33	23	15	30	42	18	57
	Máximo	45	3,85	32	38,0	37	28	26	37	47	24	64
Longitud del entrenudo medio (mm)	X	68,4	56,40	59,2	52,8	55,4	34,4	55,8	62,2	80,2	55,4	65,4
	DE	6,804	7,30	5,11	1,92	3,57	2,50	1,92	2,28	1,78	3,28	3,28
	Mínimo	62	50	53	50,00	52	32	53	60	78	52	62
	Máximo	79	68	65	55,0	60	38	58	65	82	59	69
Longitud de la hoja (mm)	X	90,4	64,20	43	53,8	55	37	30,6	30,6	46,4	31,2	95,2
	DE	9,769	7,36	5,56	3,63	4,58	2,64	3,13	1,94	4,33	2,28	12,45
	Mínimo	74	56	35	50,00	48	33	26	28	42	28	78
	Máximo	98	74	48	58,0	60	40	34	33	52	34	112
Ancho de la hoja (mm)	X	24,8	22,60	15	15,8	24,6	15,2	14,8	13,8	16,4	10	52,6
	DE	0,836	1,67	0,70	1,48	1,14	1,92	1,30	1,30	1,67	1,58	4,33
	Mínimo	24	20	14	14,00	23	13	13	12	15	8	48
	Máximo	26	24	16	18,0	26	18	16	15	19	12	58

Tabla 14. Media aritmética (X), desvío estándar (DE), valores máximos y mínimos de los caracteres morfológicos reproductivos cuantitativos analizados en las localidades de *Stemodia hyptoides*. So: Sosa.

Caracteres florales		So 18	So 43	So 44	So 45	So 76	So 93	So 121	So 123	So 128	So 131	So 133	So 134
Fertilidad del polen (%)	X	94,34	94,92	97,30	96,93	95,32	96,47	61,44	56,73	95,68	93,50	66,66	96,16
	DE	2,68	2,27	1,14	1,26	0,93	1,45	6,98	5,64	0,98	2,24	6,56	1,16
	Mínimo	90,18	91,66	96,20	95,44	94,12	95,00	49,62	51,65	94,15	90,09	60,04	95,15
	Máximo	96,44	96,59	98,66	98,39	96,47	98,52	66,82	63,48	96,65	95,60	74,75	98,02
Tamaño polen (µm)	X	18,30	18,70	19,41	19,22	18,82	18,84	17,85	16,26	18,58	15,31	15,72	19,24
	DE	1,89	2,24	1,75	1,64	1,76	1,76	0,47	1,67	1,02	0,31	0,57	1,49
	Mínimo	15,68	15,68	17,64	17,64	17,64	17,64	17,64	13,64	17,64	14,97	15,08	17,64
	Máximo	20,56	21,56	21,56	21,56	21,56	21,56	18,70	17,64	19,68	15,64	16,64	21,56
Longitud del cáliz (mm)	X	4,97	5,01	4,93	4,97	5,07	4,87	3,60	3,94	4,64	4,80	4,20	4,12
	DE	0,36	0,28	0,31	0,30	0,16	0,21	0,42	0,13	0,42	0,27	0,27	0,27
	Mínimo	4,50	4,60	4,50	4,50	5,00	4,60	3,00	3,70	4,00	4,50	4,00	4,00
	Máximo	5,32	5,25	5,35	5,35	5,35	5,15	4,00	4,00	5,00	5,00	4,50	4,60
Longitud de la corola (mm)	X	8,52	8,23	8,08	8,39	8,25	7,60	9,80	9,90	8,40	9,10	9,90	8,20
	DE	0,79	0,15	0,11	0,24	0,18	0,55	0,27	0,22	0,65	0,74	0,22	0,27
	Mínimo	7,52	8,12	8,00	8,00	8,00	7,00	9,50	9,50	8,00	8,00	9,50	8,00
	Máximo	9,46	8,50	8,20	8,65	8,45	8,00	10,00	10,00	9,50	10,00	10,00	8,50
Longitud de la antera corta (mm)	X	1,90	1,86	1,94	1,94	1,98	1,95	2,00	1,70	1,80	2,00	2,00	1,95
	DE	0,16	0,17	0,09	0,09	0,04	0,05	0,01	0,27	0,27	0,00	0,00	0,05
	Mínimo	1,69	1,60	1,80	1,80	1,90	1,89	1,98	1,50	1,50	2,00	2,00	1,89
	Máximo	2,10	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00	2,00

Tabla 14. Continuación

Longitud de la antera larga (mm)	X	3,32	3,31	3,11	3,06	2,99	3,23	3,13	3,00	3,00	3,00	3,10	3,00
	DE	0,22	0,21	0,15	0,13	0,19	0,45	0,25	0,35	0,35	0,00	0,22	0,07
	Mínimo	3,00	2,98	3,00	3,00	2,79	2,89	2,89	2,50	2,50	3,00	3,00	2,89
	Máximo	3,55	3,50	3,30	3,30	3,25	4,00	3,50	3,50	3,50	3,00	3,50	3,10
Longitud del ovario (mm)	X	6,10	6,06	6,86	6,98	6,35	6,06	6,08	6,80	6,20	6,00	6,00	6,06
	DE	0,18	0,21	0,36	0,33	0,66	0,69	0,40	0,27	0,27	0,00	0,35	0,69
	Mínimo	5,98	5,89	6,50	6,50	5,42	5,00	5,50	6,50	6,00	6,00	5,50	5,00
	Máximo	6,40	6,40	7,32	7,42	7,00	6,87	6,50	7,00	6,50	6,00	6,50	6,87
Longitud de los óvulos (µm)	X	134,8	139,3	124,3	122,6	122,6	126,9	108,1	110,1	132,9	106,4	109,20	125,62
	DE	3,90	4,94	2,86	2,61	2,61	2,62	1,86	3,16	15,02	2,84	4,49	2,03
	Mínimo	130	132	120,5	120	120	122,3	105,4	107,8	115,4	103,5	104,5	122,3
	Máximo	139,2	145	128	126,2	126,2	130	110,5	115,4	148,8	110,5	115	128
Ancho del ovulo (µm)	X	74,55	75,11	71,23	70,68	70,68	70,68	58,46	60,06	73,54	58,06	58,46	74,64
	DE	1,44	1,31	1,27	0,97	0,97	0,97	2,44	3,59	4,16	4,82	4,24	3,17
	Mínimo	72	73,00	70,0	70,00	70,00	70,00	55,50	55,50	68,30	52,00	54,00	70,25
	Máximo	75,55	76,38	73,0	72,25	72,25	72,25	62,00	65,00	78,00	65,00	65,00	78,98
N° de óvulos	X	182,2	170,8	191,6	180,2	182,2	197,2	300,8	316,2	226,0	306	265,8	235,2
	DE	14,43	9,09	16,7	11,23	18,44	12,56	31,98	28,18	23,15	17,94	18,58	20,71
	Mínimo	166	160	176	166	163	186	262	286	198	286	246	208
	Máximo	198	185	220	194	210	218	350	350	258	326	296	256

Tabla 14. Continuación

Caracteres florales		So 136	So 138	So 241	So 243	So 244	So 245	So 247	So 249	So 250	So 251	So 252
Fertilidad del polen (%)	X	96,53	96,68	97,96	98,18	96,58	97,03	61,73	64,51	68,31	56,31	93,38
	DE	1,52	1,13	1,52	1,16	1,65	1,49	3,83	3,60	3,31	7,39	3,44
	Mínimo	94,53	95,53	95,53	96,53	94,35	95,53	55,48	59,95	64,69	45,48	89,14
	Máximo	98,81	98,56	99,38	99,48	98,48	98,58	65,89	68,65	72,78	64,69	96,58
Tamaño polen (µm)	X	18,50	18,13	17,53	18,53	19,04	18,21	16,86	17,06	15,86	16,26	19,50
	DE	1,58	1,17	1,29	1,38	1,62	1,31	1,92	1,66	1,09	1,33	2,02
	Mínimo	16,68	16,68	16,24	16,68	16,68	16,68	14,64	15,64	14,64	15,64	16,68
	Máximo	20,56	19,60	19,60	19,68	21,04	19,64	19,64	19,64	17,64	18,64	21,56
Longitud del cáliz (mm)	X	5,07	5,07	4,42	5,02	5,22	4,62	4,18	4,46	4,58	3,90	4,37
	DE	0,26	0,26	0,71	0,24	0,27	0,61	0,25	0,30	0,15	0,55	0,21
	Mínimo	4,65	4,65	3,65	4,65	5,00	4,00	4,00	4,00	4,40	3,50	4,12
	Máximo	5,32	5,32	5,32	5,32	5,65	5,32	4,50	4,80	4,80	4,60	4,65
Longitud de la corola (mm)	X	8,00	8,50	8,50	8,64	9,00	8,10	9,90	9,50	9,80	9,20	8,32
	DE	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,74	0,22	0,35	0,27	0,27	0,60
	Mínimo	7,52	8,00	8,00	8,20	8,50	7,00	9,50	9,00	9,50	9,00	7,52
	Máximo	8,50	9,00	9,00	9,00	9,50	9,00	10,00	10,00	10,00	9,50	9,12
Longitud de la antera corta (mm)	X	1,92	1,98	1,98	2,22	2,02	2,00	1,94	2,04	1,96	1,70	1,78
	DE	0,17	0,11	0,11	0,18	0,15	0,14	0,26	0,09	0,17	0,27	0,19
	Mínimo	1,69	1,80	1,80	2,00	1,80	1,80	1,50	2,00	1,80	1,50	1,50
	Máximo	2,10	2,10	2,10	2,40	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,00	2,00

Tabla 14. Continuación

Longitud de la antera larga (mm)	X	3,21	3,11	3,02	3,39	3,44	3,04	2,80	2,90	3,00	2,70	2,77
	DE	0,21	0,15	0,08	0,16	0,09	0,22	0,27	0,22	0,00	0,27	0,36
	Mínimo	3,00	3,00	2,93	3,15	3,40	2,80	2,50	2,50	3,00	2,50	2,50
Longitud del ovario (mm)	Máximo	3,50	3,30	3,15	3,60	3,60	3,40	3,00	3,00	3,00	3,00	3,30
	X	6,20	5,72	5,72	6,12	5,94	5,70	6,80	6,20	6,16	6,30	5,78
	DE	0,24	0,68	0,68	0,22	0,26	0,45	0,27	0,27	0,23	0,27	0,30
	Mínimo	5,98	5,00	5,00	6,00	5,50	5,00	6,50	6,00	6,00	6,00	5,40
	Máximo	6,50	6,50	6,50	6,50	6,21	6,00	7,00	6,50	6,50	6,50	6,00
Longitud de los óvulos (µm)	X	135,59	136,19	128,43	129,03	132,63	129,53	108,70	118,10	117,82	114,82	138,23
	DE	3,40	2,82	4,49	3,51	3,79	3,14	2,24	8,80	9,22	7,55	4,35
	Mínimo	132,00	132,00	122,00	125,00	128,00	126,70	106,50	107,90	106,50	106,50	133,90
	Máximo	139,24	139,24	134,20	134,20	136,70	134,20	112,40	127,80	127,80	125,70	143,00
Ancho del ovulo (µm)	X	75,75	74,71	73,87	70,75	76,75	73,35	60,06	59,38	66,32	59,64	73,95
	DE	1,46	1,81	2,53	5,99	4,76	3,63	3,59	3,02	7,10	4,27	1,79
	Mínimo	74,00	72,00	70,40	60,80	70,20	70,20	55,50	55,50	58,80	55,80	72,00
	Máximo	78,00	76,80	76,20	75,55	82,00	78,80	65,00	62,80	77,80	65,50	75,55
Nº de óvulos	X	151,60	156,20	216,20	223,80	238,00	241,80	316,20	275,00	341,80	322,60	134,00
	DE	18,88	14,77	30,05	29,79	30,45	16,86	28,18	35,43	19,66	23,75	19,43
	Mínimo	122,00	132	186	186	189	218	286	234	315	289	118
	Máximo	168,00	170	256	256	268	258	350	315	369	346	166

Tabla 15. Media aritmética (X), desvío estándar (DE), valores máximos y mínimos de los caracteres anatómicos cuantitativos analizados en las localidades de *Stemodia hyptoides*. So: Sosa.

Caracteres anatómicos		So 18	So 43	So 44	So 45	So 76	So 93	So 121	So 123	So 128	So 131	So 133	So 134
Longitud de estomas del epifilo (μm)	X	42,48	41,02	38,48	38,58	40,02	36,49	30,26	31,06	41,72	30,72	29,28	36,09
	DE	2,01	0,82	3,50	1,01	3,42	1,88	1,33	1,43	2,67	2,01	2,63	1,54
	Mínimo	40,80	39,80	32,52	37,00	35,20	34,20	28,80	28,80	38,40	28,80	26,40	34,20
	Máximo	45,60	42,00	41,28	39,80	42,90	38,46	31,28	32,80	45,40	33,60	33,60	38,40
Ancho de estomas del epifilo (μm)	X	28,88	29,08	21,38	22,50	27,10	21,60	16,30	16,61	21,68	17,32	17,29	21,70
	DE	1,10	0,88	2,19	1,80	1,67	2,40	1,99	2,11	2,50	1,41	1,07	2,53
	Mínimo	27,60	27,80	19,50	19,60	24,50	19,20	14,00	14,50	19,20	15,56	16,80	19,20
	Máximo	30,00	30,00	24,50	24,50	28,60	24,00	18,20	19,20	24,40	19,20	19,20	24,50
Longitud de estomas hipofilo (μm)	X	40,55	40,88	37,18	37,08	38,68	35,52	29,28	29,44	40,32	29,52	28,32	35,29
	DE	0,89	1,04	1,53	2,91	1,74	2,01	2,01	2,20	2,63	2,04	3,56	2,32
	Mínimo	40,00	40,00	35,80	32,52	36,32	33,60	26,40	26,00	36,00	26,40	24,00	32,46
	Máximo	42,12	42,52	39,80	40,28	40,52	38,40	31,20	31,40	43,20	31,40	33,60	38,40
Ancho de estomas del hipofilo (μm)	X	26,94	27,19	24,99	21,59	22,27	21,40	15,92	16,03	21,20	15,83	14,87	20,90
	DE	1,00	0,90	2,66	1,19	1,16	1,75	1,79	1,65	2,09	1,35	1,95	1,65
	Mínimo	26,00	26,30	21,50	19,70	20,60	19,20	14,00	14,20	18,20	14,20	12,00	18,20
	Máximo	28,60	28,60	27,60	22,84	23,50	24,00	18,20	18,20	24,00	17,20	16,80	22,50
Índice estomático de epifilo (%)	X	9,79	10,40	10,44	10,81	14,21	11,54	10,70	10,86	11,98	12,19	12,74	11,55
	DE	2,63	2,07	1,61	1,09	2,41	0,71	1,21	0,91	1,60	1,91	2,63	0,81
	Mínimo	7,25	8,50	8,70	9,50	11,50	10,52	8,69	9,45	9,90	10,52	10,52	10,38
	Máximo	13,30	13,30	12,50	11,70	16,50	12,50	11,70	11,70	14,28	15,37	15,79	12,67
Índice estomático del hipofilo (%)	X	14,28	15,41	18,01	17,58	20,18	18,96	18,52	17,72	22,98	20,60	23,05	19,16
	DE	3,68	2,46	1,46	1,78	1,91	1,94	2,36	1,56	2,82	4,28	3,26	1,91
	Mínimo	10,33	12,71	15,71	15,67	18,33	16,60	16,00	16,00	20,00	16,60	18,33	16,60
	Máximo	18,75	18,75	19,60	19,46	22,71	21,67	21,67	20,00	26,80	25,92	26,47	21,67

Tabla 15. Continuación

Caracteres anatómicos		So 136	So 138	So 241	So 243	So 244	So 245	So 247	So 249	So 250	So 251	So 252
Longitud de estomas del epifilo (μm)	X	41,54	40,83	36,09	42,25	42,60	39,27	29,08	28,68	27,62	29,68	44,64
	DE	2,01	1,71	1,54	2,50	2,28	3,05	1,61	2,21	2,45	1,47	1,31
	Mínimo	38,43	38,43	34,20	38,84	40,16	35,60	26,80	26,80	24,80	28,80	43,20
	Máximo	43,28	43,28	38,40	44,60	45,60	43,20	31,20	32,20	31,20	32,20	45,60
Ancho de estomas del epifilo (μm)	X	28,02	26,90	22,60	25,76	25,32	24,16	16,08	16,34	16,16	16,74	27,78
	DE	1,19	1,83	2,32	3,26	2,97	1,95	1,54	1,93	1,58	0,88	1,40
	Mínimo	26,40	24,00	19,20	21,20	21,00	21,80	14,50	14,65	14,65	15,65	26,40
	Máximo	29,50	28,80	24,60	28,80	28,80	26,40	18,32	19,43	18,54	17,80	29,50
Longitud de estomas hipofilo (μm)	X	40,53	40,22	34,97	41,77	39,81	36,81	28,60	26,60	25,64	27,00	40,06
	DE	1,85	1,99	1,68	2,86	1,91	1,53	1,37	2,21	2,05	1,70	0,99
	Mínimo	38,00	38,40	33,60	38,00	38,00	34,80	26,40	23,80	23,80	25,20	38,40
	Máximo	43,20	43,20	37,40	44,26	42,60	38,40	30,20	28,80	28,80	28,80	40,80
Ancho de estomas del hipofilo (μm)	X	26,54	25,56	21,08	21,68	23,28	22,93	15,61	15,65	15,85	15,69	26,82
	DE	1,65	1,44	1,23	0,70	1,72	1,63	1,38	1,32	1,56	1,27	1,03
	Mínimo	24,00	24,00	19,20	20,60	21,60	20,86	14,00	14,20	14,20	14,20	26,00
	Máximo	28,60	27,00	22,40	22,40	25,60	24,60	16,65	16,65	17,60	16,65	28,60
Índice estomático de epifilo (%)	X	10,82	11,00	11,89	14,29	14,23	12,43	12,56	13,56	11,96	14,33	15,39
	DE	2,70	1,84	0,91	2,70	2,23	1,86	1,93	1,35	1,12	1,67	2,89
	Mínimo	6,62	8,52	11,25	11,25	11,25	10,50	9,98	11,98	10,70	12,50	11,76
	Máximo	12,91	12,50	13,50	16,70	16,50	15,38	15,11	15,11	13,52	16,52	18,90
Índice estomático del hipofilo (%)	X	19,81	19,45	18,87	18,86	21,62	22,07	17,77	21,57	23,97	22,00	21,28
	DE	1,55	1,14	1,79	2,95	4,74	4,22	1,42	3,85	3,30	3,95	2,00
	Mínimo	18,18	18,18	16,60	14,56	16,60	17,64	16,60	18,21	18,21	16,13	18,75
	Máximo	21,74	21,11	21,24	22,00	28,33	28,33	20,00	26,60	26,60	25,86	23,60

Análisis de agrupamiento: el fenograma resultante del análisis de agrupamiento se muestra en la Fig. 40. El coeficiente de correlación cofenética ($r=0,88$) indicó una buena correspondencia entre la matriz cofenética y la matriz de distancia. El análisis de agrupamiento reveló 2 grandes grupos: el grupo “A” donde se encuentran las diploides y el grupo “B” donde están las poliploides. El grupo “A”, incluye al núcleo “C”, formado por dos sitios diploides muy cercanas geográficamente (al norte de Misiones, cercanas a las Cataratas del Iguazú); y al subgrupo “D” que comprende a todas las otras localidades diploides que crecen en el centro de Misiones. El grupo “B” incluye al subgrupo “F” que comprende a todas las localidades tetraploides y hexaploides; y al sitio hexaploide 252 (E) que quedó aislado porque tiene algunos caracteres morfológicos diferentes a las restantes con el mismo citotipo.

Análisis de componentes principales: los tres primeros componentes resumen el 60% de la variación total. Los ejes que representan a los componentes 1 y 2 (38,0 % y 11,6 % de la variación total, respectivamente) se muestran en la Fig. 41, y los ejes que representan los componentes 1 y 3 (10,4 % adicional a la variación total) se pueden ver en la Fig. 42. La contribución de las variables a los tres primeros ejes se expresan en la Tabla 18.

El Eje 1 está más relacionado con los siguientes caracteres: tamaño de los óvulos, tamaño de los estomas, tipo de estomas y fertilidad del polen. Dicho eje permite separar a las diploides de las poliploides, dentro de este último grupo está bien definido dos subgrupos, el de las tetraploides y el de las hexaploides.

Tabla 16. Media aritmética (X), desvío estándar (DE), valores máximos (Máx.) y mínimos (Mín.) de los caracteres cuantitativos analizados en los tres citotipos de *Stemodia hyptoides*.

Variables cuantitativas	diploide				tetraploide				hexaploide				ANOVA	
	X	DE	Mín.	Máx.	X	DE	Mín.	Máx.	X	DE	Mín.	Máx.	F	p ($\alpha=0,05$)
Altura	106,5	41,48	52	179,8	73,23	28,41	42,2	149,6	119,52	40,60	70,2	180	3,338	0,056
Nº de ramas floríferas	7,27	6,32	2	20,8	8,13	4,90	2,1	15,4	9,96	4,61	3,8	15	0,665	0,525
Longitud de la inflorescencia	26,87	13,07	3,8	44,4	25,84	8,67	13	36,8	29,66	21,35	3,1	60,6	0,124	0,884
Diametro basal	2,99	0,83	1,674	4,176	4,4118	1,56	2,12	8,142	11,734	9,74	5,524	31	10,137	0,001*
Entrenudo basal	31,4	10,78	14,8	45,2	30,94	5,19	23	40,6	50,488	10,34	36	62,22	5,647	0,011*
Área hoja	457,6	196,91	245,04	821,0	827,09	430,65	293,3	1687,04	2046,2	970,5	1139,6	3932,91	13,802	0,001*
Longitud estomas	29,44	1,29	27,4	32	38,037	3,36	33,6	44,56	42,61	0,72	41,28	43,2	53,083	<0,0001*
Ancho estomas	17,50	0,72	16,8	19,2	23,47	2,41	21,12	27,36	28,356	0,82	27	29,4	65,927	<0,0001*
Indice estomático epifilo	13,22	1,44	11,11	15,79	12,61	1,64	10,52	15,38	13,4548	4,08	9,794	21,42	0,194	0,825
Indice estomático hipofilo	21,74	3,83	17	27,27	20,399	2,68	17,5	25,92	18,2452	2,65	14,276	22,14	1,69	0,21
Tamaño del polen	16,73	1,21	15,14	17,94	18,847	0,69	17,68	19,84	18,12	0,95	16,75	19,6	4,545	0,024*
Longitud del caliz	4,16	0,30	3,7	4,6	4,66	0,50	3,8	5,2	4,78	0,34	4,2	5,1	1,927	0,172
Longitud de la corola	9,63	0,42	9	10	8,39	0,63	7,4	9,8	8,3	0,22	8	8,6	5,307	0,014*
Longitud de la antera corta	1,87	0,16	1,5	2	2	0,14	1,9	2,4	1,812	0,16	1,56	2	1,594	0,228
Longitud del ovario	6,33	0,33	6	6,8	6,13	0,47	5,6	7	5,88	0,22	5,5	6,1	0,841	0,446
Volumen de los óvulos	206700	28138	171525	273668	347646	24461	309994	385587	407305	17992	388432	433800	97,832	<0,0001*
Nº de óvulos	313,25	31,13	262	341	226,2	28,56	187	282	156,2	20,77	120	182	44,72	<0,0001*

Tabla 17. Matriz de las 23 localidades (consideradas como OTUs) por 27 caracteres, a partir de la cual se realizó el fenograma y el Análisis de Componentes Principales.

Población	2n	Altura	N° de ramas floríferas	Longitud de la inflorescencia	Porte	Diámetro basal	Entrenudo basal	Área de hoja	Forma de hoja	Pubescencia de las hojas	Inserción de la hoja al tallo	Margen foliar
Sosa 18	66	142	13	60,6	0	6,22	51,02	1748,2627	3	1	1	1
Sosa 43	66	125	15	48,2	0	6,27	62,22	1649,4908	3	1	1	1
Sosa 44	44	49,2	5,8	14,6	0	2,34	34,4	293,36261	3	1	1	1
Sosa 45	44	69,3	12	36,8	0	4,34	31,2	1166,9787	2	1	1	1
Sosa 76	44	69,8	6	31,6	0	5,074	23	567,74995	3	1	1	1
Sosa 93	44	62	6	13	0	4,594	29	557,57117	3	1	1	1
Sosa 121	22	68,8	5,4	44,4	1	4,176	40,4	664,16566	2	0	1	1
Sosa 123	22	101	4,8	3,8	0	3,89	41,6	821,08858	2	0	1	1
Sosa 128	44	80,4	15,4	26,2	0	8,142	40,6	1687,0392	2	1	1	1
Sosa 131	22	137	20,8	40	0	3,232	14,8	259,55899	2	0	0	0
Sosa 133	22	150	14,6	34	1	3,372	34,8	385,88273	2	0	0	1
Sosa 134	44	150	15	35,6	0	4,594	32,6	1319,6919	3	1	1	1
Sosa 136	66	79,6	13	20,4	0	5,524	42	1760,804	3	1	1	1
Sosa 138	66	70,2	3,8	3,1	0	31	36	1139,5526	3	1	1	1
Sosa 241	44	42,2	12,8	24	1	4,48	34	667,62142	3	1	1	1
Sosa 243	44	52,4	2,1	13,8	1	2,12	24,4	506,583	2	1	1	1
Sosa 244	44	78,2	2,2	32,4	1	3,76	34,6	1062,6462	2	1	2	1
Sosa 245	44	79,2	4	30,4	1	4,674	25,6	441,70896	2	1	1	1
Sosa 247	22	180	4,6	16,8	1	2,674	18,8	355,69195	2	1	0	1
Sosa 49	22	52	2	14	1	1,674	34,2	331,65871	2	0	0	1
Sosa 50	22	84	2	32	1	3,106	45,2	597,65798	2	0	1	1
Sosa 251	22	80	4	30	1	1,846	21,4	245,0448	1	1	1	1
Sosa 252	66	180	5	16	1	9,656	61,2	3932,9062	2	1	1	1

Tabla 17. Continuación. IEE: índice estomático epifilo. IEH: índice estomático hipofilo.

Población	2n	Ancho estomas epifilo	Tipo estomas epifilo	IEE	IEH	Longitud del caliz	Longitud de la corola	Longitud de la antera	Longitud del ovario	Volumen de los óvulos	N° de ovulos	Fertilidad del polen	Tamaño del polen
Sosa 18	66	28,8	1	9,794	14,27	4,6	8,6	1,9	6,1	388431	182	94,34	17,64
Sosa 43	66	29,4	1	11,76	16,6	5	8,2	1,9	5,9	433799	168	94,928	18,032
Sosa 44	44	21,6	1	10,52	19	5	8	2	7	328478	192	97,43	19,47
Sosa 45	44	22,4	1	11,34	17,5	5	8,4	1,9	7	317765	187	96,912	19,01
Sosa 76	44	27,22	1	15,38	20,31	5,1	8,2	2	5,9	340896	260	95,2	18,45
Sosa 93	44	21,2	1	11,65	19,09	4,8	7,8	1,9	5,8	334184	197	96,498	18,83
Sosa 121	22	16,8	2	13,26	17,21	4,04	10	1,96	6,8	194712	341	61,876	17,94
Sosa 123	22	17,02	2	12	17	4	10	1,8	6,5	206032	337	58,38	17,5
Sosa 128	44	21,12	1	11,24	23,12	4,7	8,5	2	6	358739	227	95,68	18,53
Sosa 131	22	17,52	2	11,85	23,95	4,3	9	2	6	190097	305	87,67	15,164
Sosa 133	22	19,2	2	14,35	24,49	4	9,7	1,9	6	171525	262	66,57	15,368
Sosa 134	44	21,2	1	11,65	19,09	4	8,2	1,9	6	373729	230	96,04	19,84
Sosa 136	66	28,6	1	12,5	19,23	5,1	8	1,7	6,1	421543	151	96,912	18,6
Sosa 138	66	27,98	1	11,8	18,98	5	8,5	2	5,5	404080	160	96,35	16,75
Sosa 241	44	24,48	1	12,5	18,8	3,8	9,8	1,9	5,7	385587	215	98,6	17,68
Sosa 243	44	27,36	0	15,38	17,64	5	8,6	2,4	6,3	309994	234	98,66	19,43
Sosa 244	44	25,92	0	13,94	25,92	5,2	9	2	6	376399	238	96,57	19,43
Sosa 245	44	22,2	1	12,5	23,52	4	7,4	2	5,6	350679	282	97,14	17,8
Sosa 247	22	16,8	2	13,26	17,21	4,04	10	1,96	6,8	194712	341	61,876	17,94
Sosa 249	22	17,5	2	14,2	27,27	4,6	9,4	2	6	212807	265	64,49	16,98
Sosa 250	22	17,76	2	11,11	25	4,6	10	1,9	6,1	273668	338	68,57	15,14
Sosa 251	22	17,42	2	15,79	21,81	3,7	9	1,5	6,5	210045	317	54,89	17,83
Sosa 252	66	27	1	21,42	22,14	4,2	8,2	1,56	5,8	388669	120	93,69	19,6

Tabla 18. Contribución de las variables a los Ejes 1, 2 y 3

Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Fertilidad del polen	0.27	0.09	-0.08
Altura de la planta	-0.04	0.21	0.39
Número de ramas floríferas	0.05	0.49	0.06
Longitud de la inflorescencia	0.01	0.26	0.06
Porte de la planta	-0.16	-0.30	0.18
Diámetro basal	0.14	0.04	0.08
Longitud del entrenudo basal	0.12	-0.01	0.35
Área foliar	0.17	-0.03	0.45
Pubescencia de la hoja	0.25	-0.12	-0.05
Inserción al tallo	0.18	-0.26	-0.05
Margen foliar	0.10	-0.36	0.03
Paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo	0.14	-0.32	-0.13
Longitud de los estomas epifilo	0.28	-0.01	0.08
Ancho estomas epifilo	0.27	2.8E-03	0.08
Índice estomático epifilo	-0.02	-0.26	0.38
Índice estomático hipofilo	-0.12	-0.05	0.13
Tamaño del polen	0.19	-0.27	-0.04
Longitud del cáliz	0.18	-0.04	-0.20
Longitud de la corola	-0.24	-0.04	0.04
Longitud de la antera corta	5.7E-04	-0.01	-0.35
Longitud del ovario	-0.10	-0.11	-0.18
Volumen de los óvulos	0.30	-0.01	0.05
Nº de óvulos	-0.27	-0.06	-0.14
Forma de la hoja 2.00	-0.19	-0.13	0.14
Forma de la hoja 3.00	0.22	0.18	-0.15
Tipo de estoma 1.00	0.27	0.11	0.01
Tipo de estoma 2.00	-0.30	0.04	0.05

Figura 40. Fenograma resultante del agrupamiento UPGMA de la matriz de distancia ($r=0,88$) de las localidades de *Stemodia hyptoides* con diferentes niveles de ploidía. En negro el citotipo diploide, en rojo el citotipo tetraploide y en azul, el citotipo hexaploide.

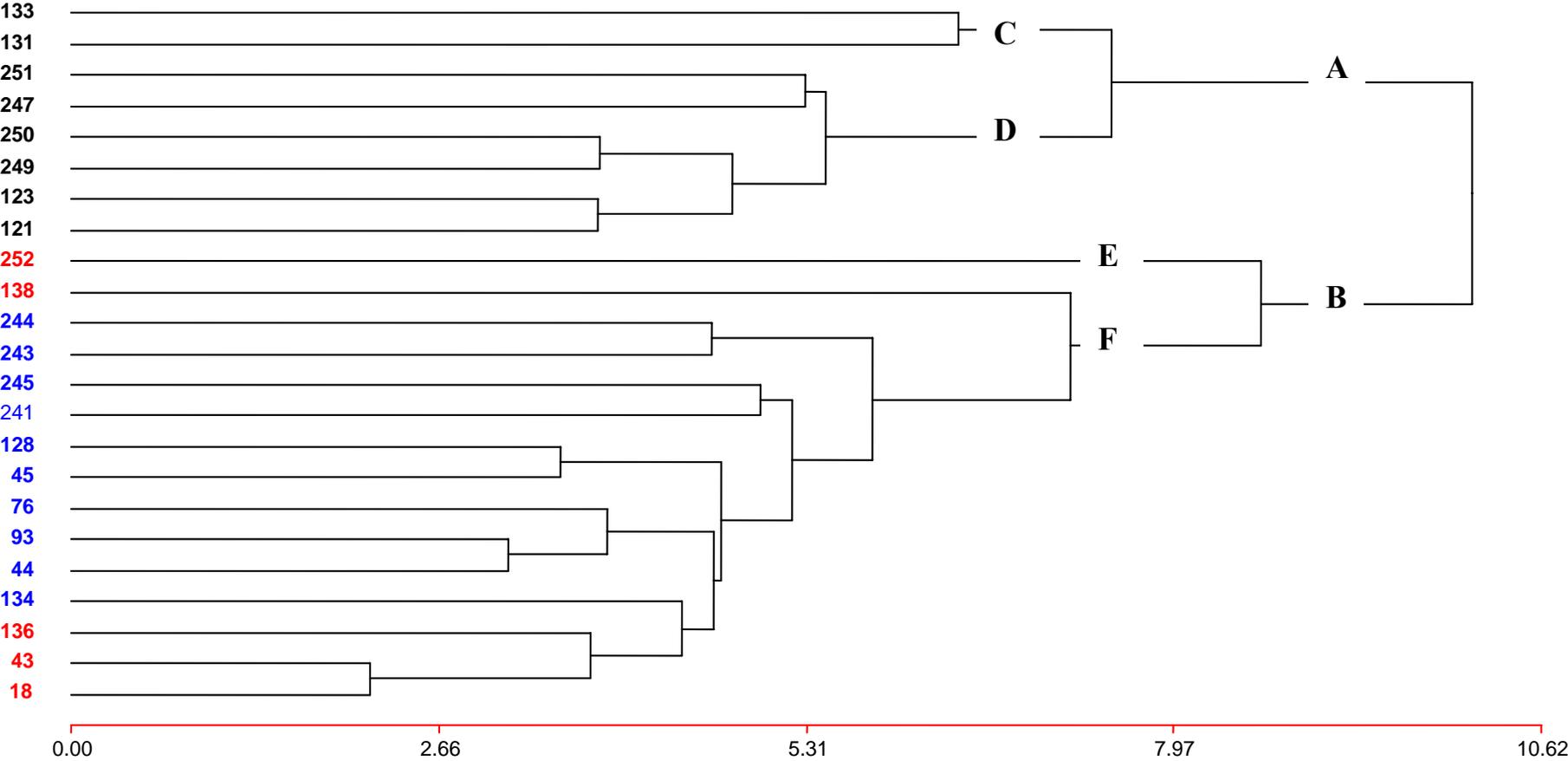


Figura 41. Diagrama de ordenamiento de las localidades según ACP, de los Ejes 1 y 2. Los citotipos a los que pertenecen están representadas con los siguientes símbolos: ○ diploide; ● tetraploide; ● hexaploide.

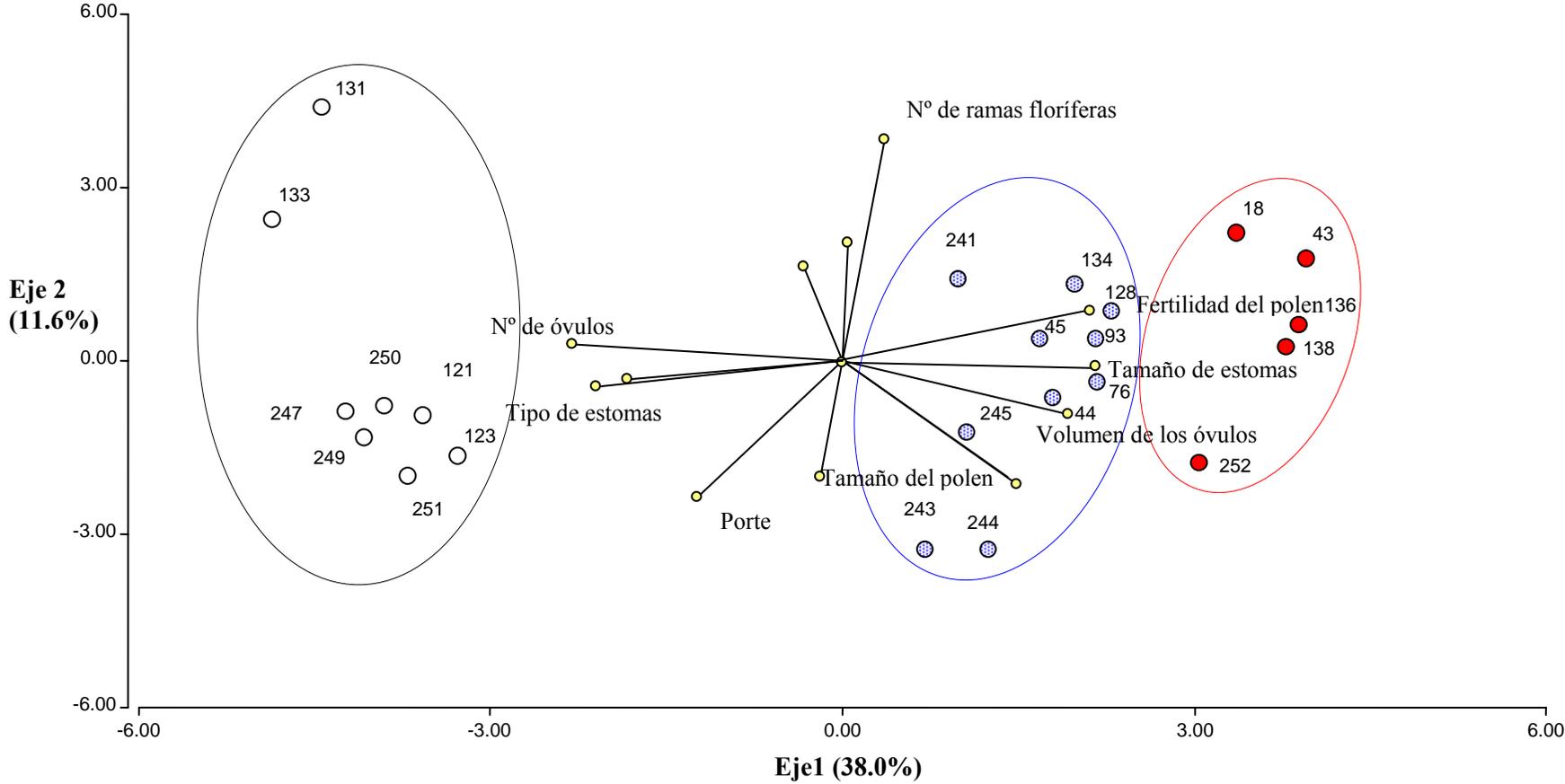
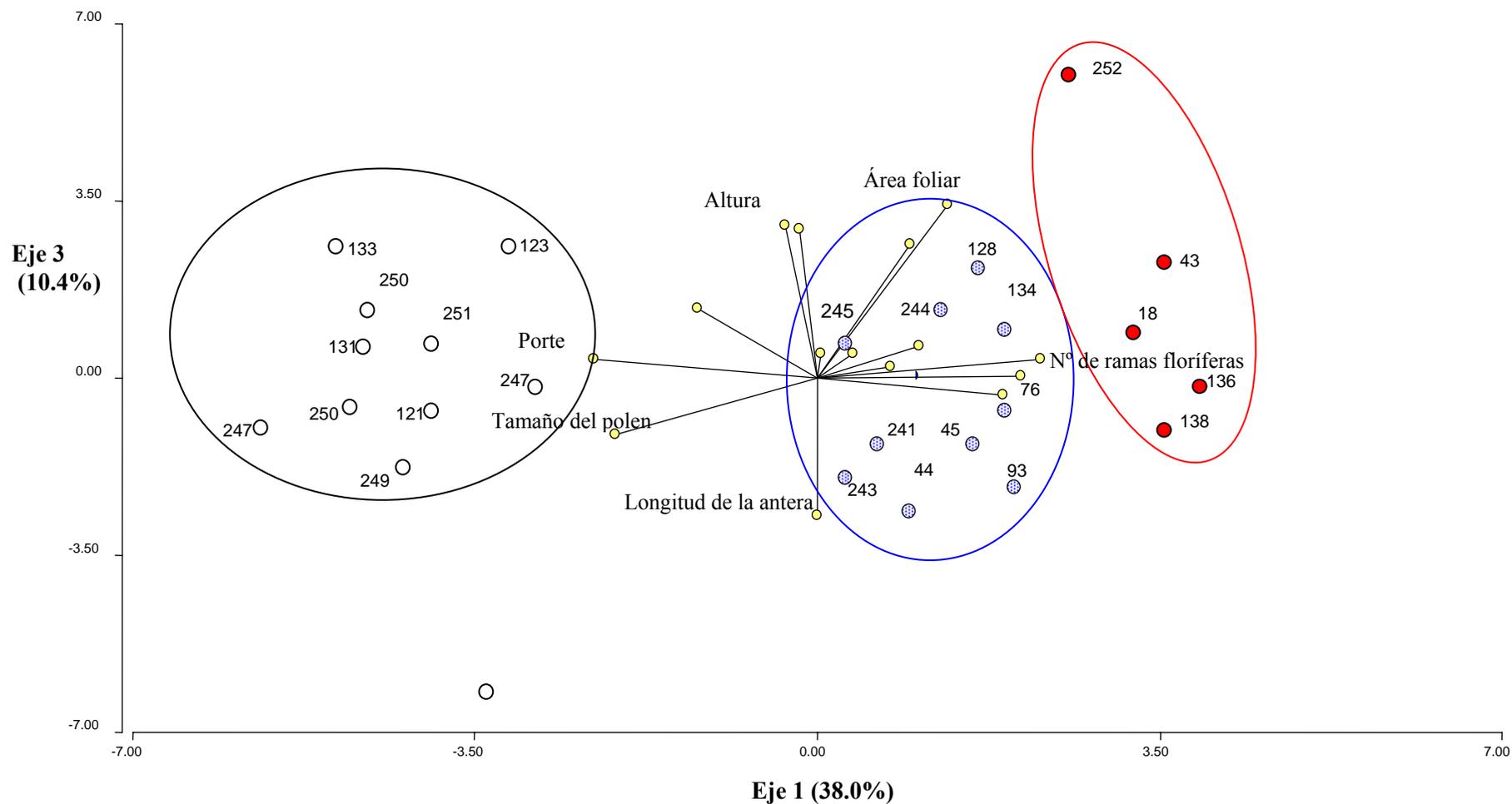


Figura 42. Diagrama de ordenamiento según ACP, de los ejes 1 y 3. Los citotipos a los que pertenecen las localidades analizadas están representadas con los siguientes símbolos: ○ diploide; ● tetraploide; ● hexaploide.



Las variables que contribuyen con el Eje 2 son: el número de ramas floríferas, el margen foliar, el porte de la planta y las paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo; las tres últimas variables intervienen negativamente.

Las variables que más contribuyen con el Eje 3 son la altura de la planta, el área foliar y el índice estomático del epifilo (Fig. 42).

Con respecto a las variables morfológicas vegetativas los caracteres que más contribuyen a diferenciar a los tres citotipos son, la altura de la planta, forma y pubescencia de las hojas, y el área foliar. En general *Stemodia hyptoides* es una especie cuya altura varía desde 50 cm hasta casi 200 cm. Las plantas estudiadas que tienen menor altura son diploides, en cambio las poliploides, en particular las hexaploides (procedencia 252), son plantas de mayor altura. La forma de las hojas de esta especie varía desde oblonga, ovado-elíptica, elíptica a angostamente elíptica. Las diploides en general tienen hojas ovado-elípticas y en algunas accesiones se observaron de forma oblonga; en las tetraploides se observaron hojas elípticas y en las hexaploides varían de forma elíptica a angostamente elíptica. El área foliar también es un carácter variable en los tres citotipos, en las diploides es menor que en las poliploides. Con respecto a la pubescencia de la hoja, en general las poliploides tienen hojas más pubescentes que las diploides (Fig. 43).

La variación del tamaño de las hojas en relación con los niveles de ploidía ya ha sido citada en trabajos previos (Warner *et al.* 1987; Sugiyama, 2005; Nohra *et al.* 2006). Warner *et al.* (1987) estudiaron la relación existente entre la variación de caracteres fisiológicos, bioquímicos y morfo-anatómicos relacionados con la hoja en plantas de *Panicum* L. con citotipo tetraploide y octoploide, evidenciando que el aumento de tamaño de la hoja, se relaciona con los niveles de ploidía y este modifica a factores fisiológicos y bioquímicos. En *Lolium perenne* y *L. multiflorum*, ambas especies con citotipo diploide y autotetraploide se estudiaron el aumento del tamaño de las hojas, lo cual se produciría por alargamiento de las

células que lo componen (Sugiyama, 2005). Algunos rasgos evaluados en las plantas de *Physalis peruviana L.* parecen estar altamente correlacionados con el nivel de ploidía; esto se evidencia en la altura de las plantas, área foliar, número de estomas por mm² y de cloroplastos; justificando que a mayor número de cromosomas, mayor será la expresión de cada uno de los genes (Norha *et al.* 2006).

De acuerdo a los trabajos de Stebbins (1971), Pringle & Murray (1992) y Segraves & Thompson (1999) el tamaño de la corola se correlaciona con los niveles de ploidía, por el efecto gigas. Si bien la longitud de la corola resultó ser una variable altamente significativa y separa a los tres citotipos en *Stemodia hyptoides*, sin embargo en los diploides la corola es de mayor longitud que en los poliploides (Fig. 43).

El tamaño de los óvulos resultó ser en *Stemodia hyptoides* una variable relacionada con el número de óvulos; ambas aportan un alto porcentaje en la separación de los tres citotipos. La relación entre ambas variables es inversa, ya que el tamaño del óvulo aporta positivamente al Eje 1, es decir que aumenta con los niveles de ploidía, en cambio, la cantidad de óvulos aporta negativamente al Eje 1, ya que a mayor tamaño del óvulo disminuye su cantidad por ovario (Fig.44).

En *Stemodia hyptoides* las paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo es una variable que difiere en los tres citotipos. En general la epidermis foliar de las diploides tienen paredes anticlinales sinuosas, en cambio la epidermis del epifilo de las poliploides son más bien rectas, en particular en las hexaploides. Otra de las variables que varía significativamente entre los tres citotipos es el tipo de estomas. En *S. hyptoides* se pueden observar en el epifilo tres tipos de estomas, anomocíticos, diacíticos y anisocíticos. En las diploides la mayoría de las hojas en la parte superior tienen estomas anomocíticos; en cambio en el epifilo de las poliploides los estomas son diacíticos y anisocíticos (Fig. 46).

La longitud de estomas es una variable muy utilizada para determinar los niveles de ploidía (Pringle & Murrey, 1992; Beck *et al.* 2003; Oliveira *et al.* 2004). En *Stemodia hyptoides*, el tamaño de los estomas resultó ser una importante variable que contribuye a separar a los tres citotipos. En ese sentido, las hojas de las diploides tienen estomas de aproximadamente 30 μm de longitud y 16 μm de ancho, en cambio en las hojas de las poliploides los estomas tienen un promedio de 40 μm de longitud y 25 μm de ancho (Fig. 46).

En algunas especies el tamaño y la viabilidad del polen manifiestan una correlación positiva con los niveles de ploidía (Pringle & Murray, 1992; Oliveira *et al.* 2004; Almada *et al.* 2006). Los granos de polen de *Stemodia hyptoides* son granos pequeños, tricolporados, cuyo diámetro varía de 15 a 20 micras, los resultados obtenidos permiten diferenciar a las diploides que tienen granos de polen de aproximadamente 16,5 μm , de las poliploides que tienen un promedio de 18,84 μm (Figs. 44 y 45). Si bien los poliploides poseen los granos de polen de mayor tamaño, se observa una tendencia a la reducción del tamaño de los granos de polen en las hexaploides, es decir el promedio del tamaño del polen es mayor en los tetraploides. Además se observaron algunas irregularidades en las poliploides, como la presencia de granos de polen de mayor tamaño, considerados como granos de polen duplicados y algunos granos de polen tetra o hexacolporado, los cuales ya fueron reportados por otros autores (Solís Neffa, 2000).

En conclusión, los análisis estadísticos de los caracteres morfo-anatómicos analizados mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los citotipos diploide, tetraploide y hexaploide de *S. hyptoides*. En los análisis de agrupamiento (UPGMA) y de ordenamiento (ACP) se observó una evidente diferenciación de las diploides de las poliploides, por lo tanto se puede decir que los resultados obtenidos indican que las variables analizadas varían con los niveles de ploidía. En general, dado que las variables cuantitativas como: el volumen de los óvulos, el tamaño de los estomas, y el tamaño de los granos de polen evidencian el efecto

gigas, incrementándose con el aumento del nivel de ploidía, los mismos podrían ser usados de forma indirecta para la identificación de los citotipos.

Si bien se observaron que algunas variables muestran efectos fenotípicos (gigas) debido a la poliploidía, se han detectado además otras variables (cualitativas) que diferencian a los tres citotipos, sobre todo a las diploides de las poliploides.



Ⓐ



Ⓑ



Ⓒ



Ⓓ

Figura 43. A, B: Hoja y flor de *S. hyptoides* ($2n=22$). C, D: Hoja y flor de *S. hyptoides*. ($2n=44$). Escala: 0,5 cm. A-B: Sosa 131, C-D, Sosa 45.

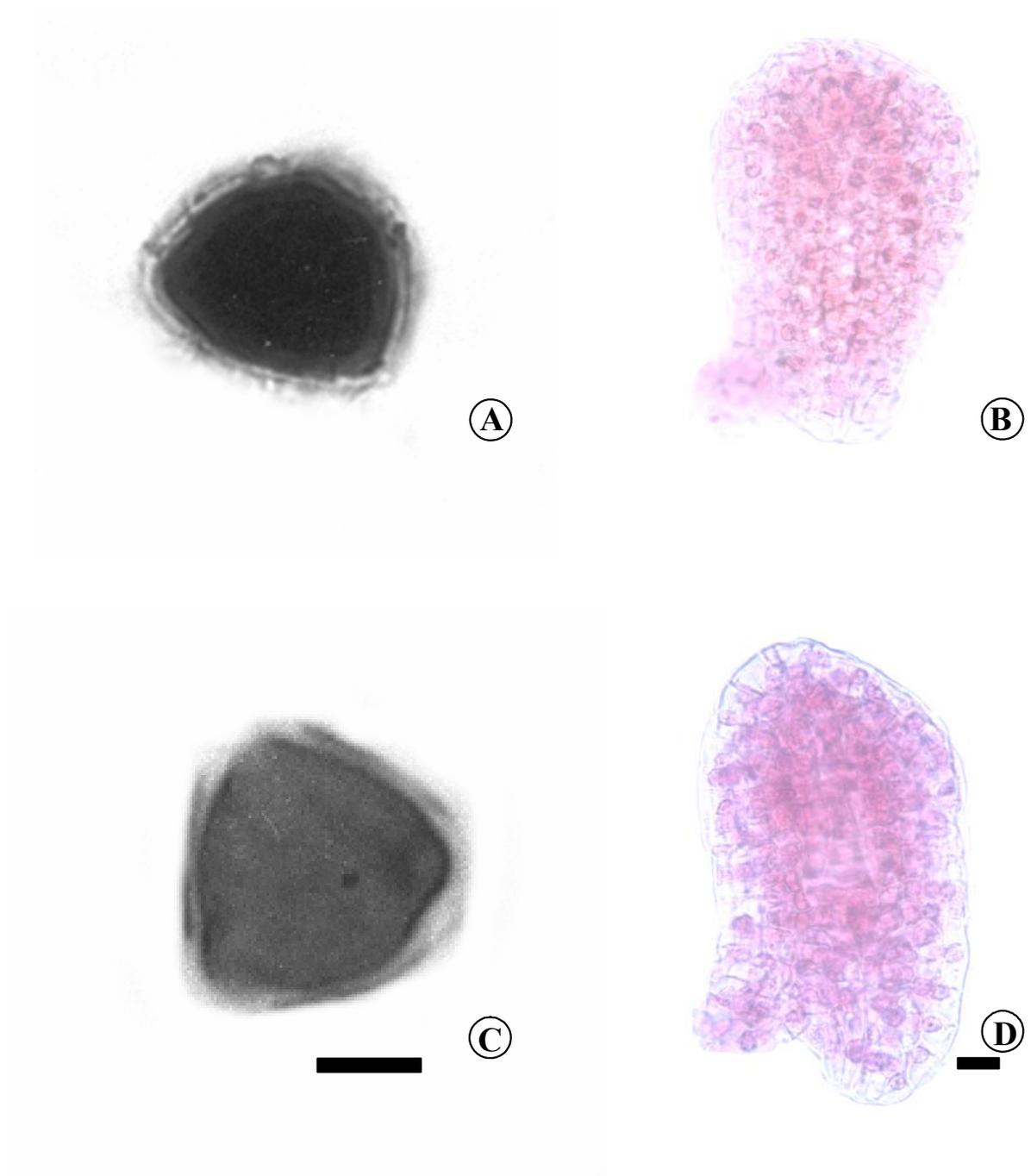
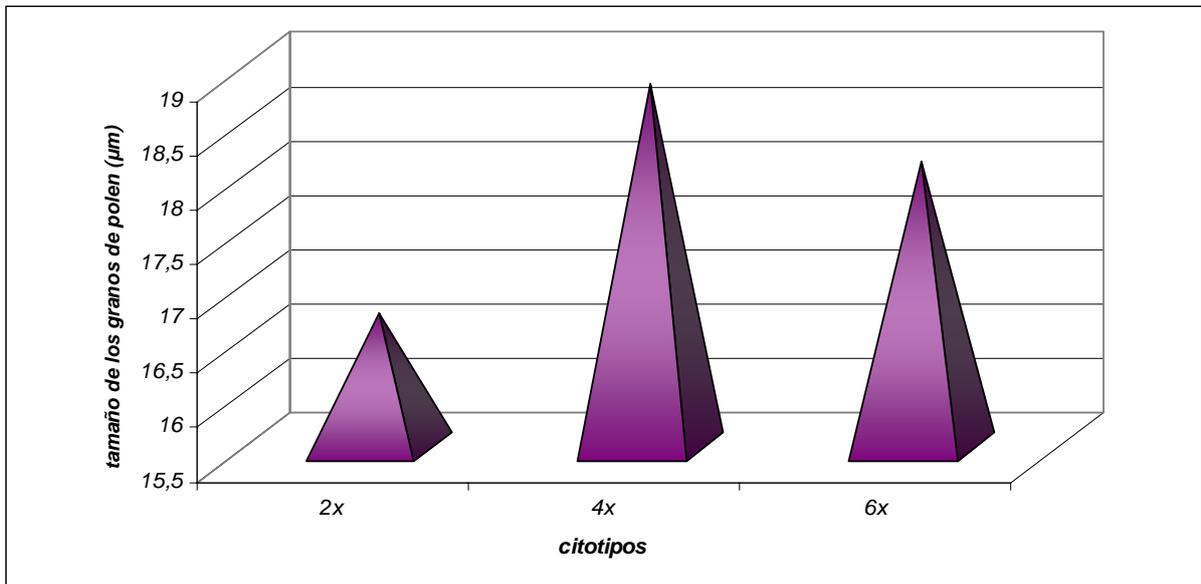


Figura 44. A, B: grano de polen y óvulo de *S. hyptoides* ($2n=22$). C, D: grano de polen y óvulo de *S. hyptoides* ($2n=66$). Escala: 10 μm . A-B, Sosa 131, C-D, Sosa 138.

Figura 45. Gráfico de columnas de forma piramidal donde se observa la variación en los tamaños del polen de los tres citotipos de *Stemodia hyptoides*



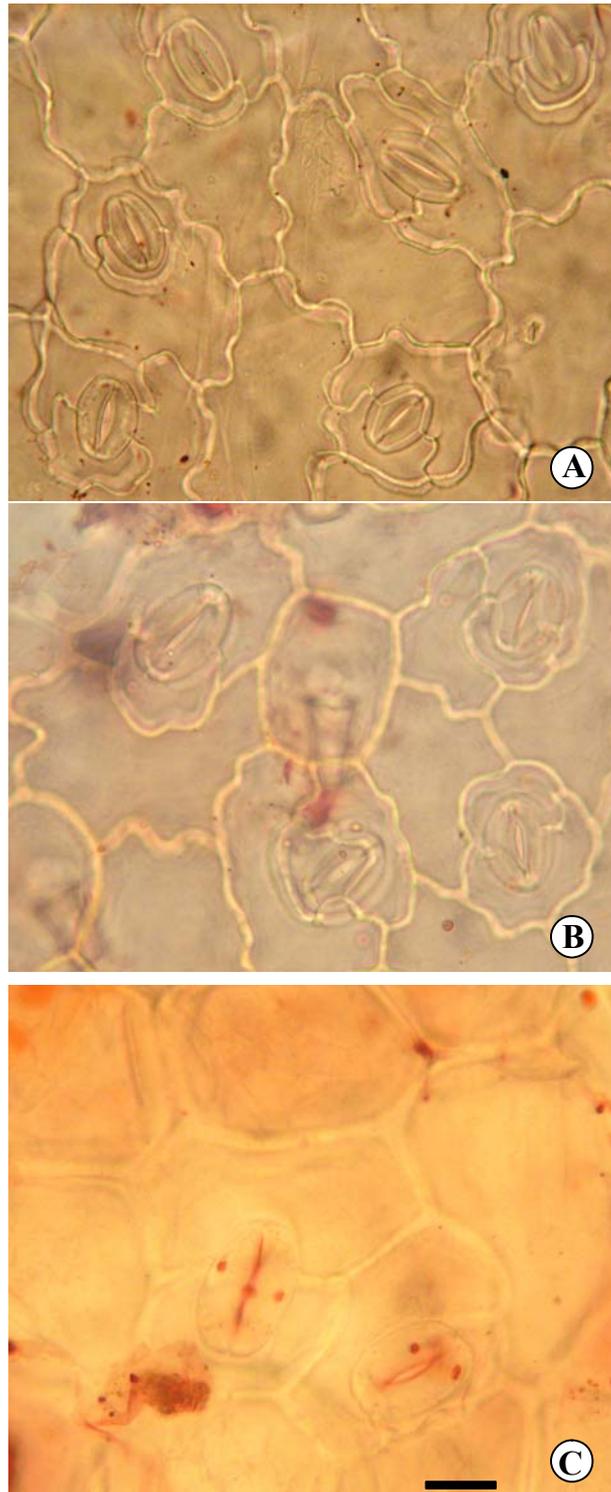


Figura 46. Epidermis del epifilo de *Stemodia hyptoides*. A: $2n=22$. B: $2n=44$. C: $2n=66$. Escala: 20 μm . A, Sosa 131; B, Sosa 45; C, Sosa 43.

**MORFOLOGÍA Y
TAXONOMÍA
EN *STEMODIA*
HYPTOIDES Y *S. STRICTA***

INTRODUCCIÓN

Stemodia hyptoides y *S. stricta* son especies morfológicamente semejantes, y en algunos ejemplares de herbario resulta difícil su identificación. En ese sentido, Dawson (1979) trató a *Stemodia stricta* como una variedad de *S. hyptoides*, debido a que las únicas diferencias que observó fue su época de floración y el aspecto de la planta, menos hojosa y alta. En cambio, Turner & Cowan (1993b), en su revisión taxonómica de las especies sudamericanas, trataron a *S. stricta* como una especie diferente, pero señalaron que algunas especies de Sudamérica exhiben una gran variación morfológica tanto a nivel inter como intra-específico, y que en algunos casos se hace difícil identificarlas. Estos autores señalaron que *S. stricta*, *S. hyptoides* y *S. lanceolata*, son especies parcialmente simpátricas y en algunas áreas, como en la Argentina, se han encontrado ocasionales híbridos; considerando que un “*typus intermedius*” hallado por Minod (1918), es probablemente un híbrido entre *S. stricta* y *S. hyptoides*.

De los análisis realizados, se pudo observar que algunos ejemplares presentan caracteres intermedios entre ambas especies, sobre todo comparando las entidades diploides de *Stemodia hyptoides* y *S. stricta*. Con el propósito de ver si existen caracteres válidos para separar ambas especies, se realizó un análisis comparativo de caracteres morfo-anatómicos en localidades diploides de *S. hyptoides* y de *S. stricta*.

MATERIALES Y METODOS

Se analizó la variación de caracteres morfo-anatómicos en 19 localidades de *Stemodia hyptoides* y de *S. stricta*, utilizando el método de estadística univariado y multivariado. El material estudiado se detalla en la Tabla 19.

Se consideraron 32 caracteres morfológicos y anatómicos (Tabla 12). Los datos de las variables aquí analizadas fueron tomados de acuerdo a la metodología descrita en la sección anterior.

Análisis estadístico

Para cada una de las variables mencionadas se obtuvieron los valores promedio, desvío estándar y valores mínimo y máximo por especie (Tabla 20).

Para determinar el grado de significancia estadística de las variables morfo-anatómicas entre el citotipo diploide de *S. hyptoides* y *S. stricta*, se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA). Previamente los datos fueron normalizados con la transformación logarítmica en base 10.

Además los valores promedios de las variables cualitativas estudiadas por especie fueron comparados mediante un análisis de varianza (ANOVA). Las diferencias entre cada par de medias fueron estimadas mediante el test de Tukey a 0,05 (Tabla 20).

Los promedios de las variables analizadas fueron empleados para construir una matriz de 19 localidades, consideradas como unidad taxonómica operativa (OTUs) por 23 caracteres (Tabla 21). A partir de esta matriz se obtuvo una matriz de similitud empleando el índice de distancia Euclídeana. Las OTUs se agruparon utilizando el método de pares no ponderados usando medias aritméticas (UPGMA) y se calculó el coeficiente de correlación cofenético.

Para poder evaluar el ordenamiento de las localidades y determinar cuáles son las variables que más influyen en dicho ordenamiento se realizó un análisis de componentes principales (ACP).

Los análisis se llevaron a cabo con el programa Infostat versión 2008 (2008).

Tabla 19. Coleccionistas y localidades del material estudiado.

Especie	Coleccionista	Localidad	
<i>S. hyptoides</i>	Sosa & Keller 121	ARGENTINA. Misiones, Dep. Eldorado, Eldorado.	
	Sosa & Keller 123	ARGENTINA. Misiones, Dep. Eldorado, Eldorado.	
	Sosa <i>et al.</i> 131	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú, Parque Nacional Iguazú.	
	Sosa <i>et al.</i> 133	ARGENTINA. Misiones, Dep. Iguazú, Isla San Martín.	
	Sosa <i>et al.</i> 247	ARGENTINA. Misiones, Dep. Eldorado, Eldorado.	
	Sosa & Rodríguez 249	ARGENTINA. Misiones, Dep. Montecarlo, Puerto Piray.	
	Sosa & Rodríguez 250	ARGENTINA. Misiones, Dep. Montecarlo, Puerto Montecarlo.	
	Sosa & Rodríguez 251	ARGENTINA. Misiones, Dep. San Martín, Puerto Rico.	
	<i>S. stricta</i>	Sosa 8	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Saladas, San Lorenzo.
		Sosa <i>et al.</i> 74	URUGUAY. Dep. Artigas, Cañada Brem. El Catalán.
Sosa <i>et al.</i> 75		URUGUAY. Dep. Artigas, Cañada Brem.	
Sosa <i>et al.</i> 79		URUGUAY. Dpto. Paysandú, Ruta 3, Ayo. Chapicuy Chico.	
Sosa 92		ARGENTINA. Corrientes, Dep. San Miguel, Curuzú Laurel.	
Sosa 130		ARGENTINA. Corrientes, Dep. Mburucuyá, P.N. Mburucuyá.	
Sosa <i>et al.</i> 216		PARAGUAY. Dep. Cordillera, San Bernardino.	
Sosa <i>et al.</i> 226		ARGENTINA. Salta, Dep. San Martín, río Carapaí.	
Sosa <i>et al.</i> 227	ARGENTINA. Salta, Dep. Orán, Aguas Blancas.,		
Sosa <i>et al.</i> 230	ARGENTINA. Jujuy, Dep. Ledesma, río Zapla.		
Sosa <i>et al.</i> 246	ARGENTINA. Corrientes, Dep. Alvear, ruta 36.		

RESULTADOS y DISCUSIÓN

En la Tabla 20 se presentan los valores promedio, desvío estándar, y los valores mínimos y máximos de los caracteres cuantitativos morfo-anatómicos analizados por especie.

El análisis de la varianza multivariado (MANOVA) con datos normalizados entre las localidades de *S. stricta* 2n=22 y de *S. hyptoides* 2n=22 dio significativo (WILKS' $\lambda = 0,011$; $F= 20.52$; $p<0.0001$).

El análisis de la varianza (ANOVA) mostró diferencias significativas entre las especies analizadas para las siguientes variables: altura ($F=43,63$; $p=< 0,0001$), tamaño de los estomas ($F=10,55$; $p=<0,005$), índice estomático del epifilo ($F=18,97$; $p=0,000$), longitud del cáliz ($F=6,576$; $p=0,020$); longitud de la corola ($F=5,571$; $p=0,030$), volúmen de los óvulos ($F=15,79$; $p=<0,001$), número de óvulos ($F=214,7$; $p=<0,0001$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 20.

Análisis de agrupamiento: el fenograma resultante del análisis de agrupamiento se muestra en la Fig. 47. El coeficiente de correlación cofenética (0,9) indicó una buena correspondencia entre la matriz cofenética y la matriz de distancia. El análisis de agrupamiento reveló 2 grandes grupos: el grupo A incluye a todas las accesiones con citotipo diploide de *S. hyptoides* y el grupo B, comprende a las accesiones de *S. stricta*.

Análisis de componentes principales: los tres primeros ejes del análisis de los componentes principales representaron un 61 % de la varianza total. En la Tabla 22 se presentan las contribuciones de cada una de las variables a los componentes 1, 2 y 3. En la Fig. 48 se representan las dos primeras componentes. Las variables relacionadas con el Eje 1 son: la altura de la planta, la forma de la hoja, el margen foliar, la forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo, los tipos de estomas, longitud de la antera corta y el número de óvulos. Las variables que contribuyen con el Eje 2 son: el número de ramas floríferas, la inserción de la hoja al tallo, el índice estomático del hipofilo y la longitud del

ovario. Las variables que contribuyen con el Eje 3 son: el diámetro basal, el área de la hoja y la longitud de los estomas.

La representación gráfica de los dos primeros ejes se puede observar en la Fig. 48, donde se detectan claramente el grupo que incluye a individuos pertenecientes a localidades de *Stemodia stricta*, y el grupo de individuos pertenecientes a localidades de *S. hyptoides*.

Las variables morfológicas más importantes que diferencian a ambas especies son la altura de la planta, el diámetro basal y la forma, tamaño y margen de las hojas. La altura de las plantas de *Stemodia hyptoides* es de aproximadamente 100 cm, en cambio las plantas de *S. stricta* no superan los 50 cm. Turner & Cowan (1993b) separan a estas dos especies por su altura, las que tienen hasta 50 cm se reconocen como *S. stricta* y las que superan 50 cm como *S. hyptoides*.

La hoja es un carácter bastante útil para diferenciar a ambas especies, los diploides de *S. hyptoides* tienen hojas de mayor tamaño (457 mm²), de forma ovado-elíptica a elíptica y con el margen serrado, con más de 20 dientes por cada hemilámina. En cambio *S. stricta* tienen hojas de menor tamaño (414 mm²) y de forma ovado-elíptica, su margen es irregularmente serrado, con menos de 20 dientes por hemilámina.

Un carácter válido que se pudo detectar entre ambas especie es la inserción de la hoja al tallo. Es común que las hojas de la parte basal y media de las plantas de *S. hyptoides* desarrollen aurículas a nivel del nudo, en cambio las hojas de *S. stricta* no son auriculadas. Este carácter ya fue citado por Chamisso & Schlechtendal (1828), en la descripción original de ambas especies, quienes describen a *S. hyptoides* con hojas con base amplexicaule auriculada.

El número de ramas floríferas varía en las dos especies estudiadas, *S. hyptoides* con citotipo diploide tienen mayor cantidad de ramas floríferas que las de *S. stricta*.

Las diferencias observadas en la longitud del cáliz y de la corola entre ambas especies, fueron significativas. Las flores de *S. stricta* tienen cáliz y corola de menor longitud que las flores de *S. hyptoides*, estos datos coinciden con la descripción original de las especies, ya que Chamisso & Schlechtendal (1828), determinaron que *S. stricta* tiene una corola menor a 7 mm y la corola de *S. hyptoides* es de 8,7 mm o más de longitud. Los resultados obtenidos no coinciden con los valores señalados por Turner & Cowan (1993b), 7 a 11 mm para la corola de *S. stricta* y menos de 7 mm para la de *S. hyptoides*.

Otras variables reproductivas que difieren en ambas especies analizadas son la longitud de las anteras, del ovario y el número de óvulos por ovario. En general las anteras son más cortas en *S. stricta* que en *S. hyptoides*. *Stemodia stricta* presenta ovarios de menor longitud y óvulos de mayor volumen que en *S. hyptoides*. Esta combinación de variables explicaría en parte la presencia de menor cantidad de óvulos por ovario en *S. stricta*.

Entre las variables anatómicas analizadas, la forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo, los tipos de estomas y el índice estomático de hipofilo fueron válidos para separar a ambas especies. Las paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo pueden ser sinuosas, más o menos rectas o rectas; en *S. stricta* las paredes son muy sinuosas, las diploides de *S. hyptoides* tienen los tres tipos de paredes. Los estomas pueden ser diacíticos, anisocíticos con algunos diacíticos y anomocíticos. *Stemodia stricta* se caracteriza por tener estomas anomocíticos, en cambio en *S. hyptoides* los estomas son anomocíticos con algunos diacíticos. El índice estomático del hipofilo también muestra diferencias, las hojas de *S. hyptoides* tienen mayor densidad de estomas en el envés que la otra especie.

Los resultados obtenidos permiten comprobar que, si bien *S. hyptoides* ($2n=22$) y *S. stricta* son semejantes morfológicamente, existe un conjunto de caracteres válidos para separar ambas especies. En esta tesis, se aporta la validez de la forma y el tamaño de la hoja, el número de ramas floríferas y la longitud de las anteras y del ovario.

Tabla 20. Media aritmética (X), desvío estándar (DE), valores máximos y mínimos de los caracteres cuantitativos analizados en *Stemodia stricta* y en *Stemodia hyptoides* con citotipo diploide.

Variables cuantitativas	<i>S. hyptoides</i> (diploide)				<i>S. stricta</i> (diploide)				ANOVA	
	X	DE	Mínimo	Máximo	X	DE	Mínimo	Máximo	F	p ($\alpha=0,05$)
Altura de la planta	106,5	41,48	52	179,8	35,73	9,94	24	50	43,638	< 0,0001*
Nº de ramas floríferas	7,27	6,32	2	20,8	4,82	5,64	1	12	1,686	0,211
Longitud de la inflorescencia	26,87	13,07	3,8	44,4	17,45	9,2	6	36	1,311	0,268
Diametro basal	2,99	0,83	1,674	4,176	2,59	0,57	1,85	3,5	0,957	0,342
Entrenudo basal	31,4	10,78	14,8	45,2	24,45	12,34	10	55	1,832	0,194
Área de las hojas	457,6	196,91	245,04	821,0	414,55	273,75	106,03	981,75	0,600	0,449
Longitud estomas	29,44	1,29	27,4	32	29,48	1,39	27,6	32	0,004	0,951
Ancho estomas	17,50	0,72	16,8	19,2	23,65	5,39	16,8	29,8	10,555	0,005*
Indice estomatico epifilo	13,22	1,44	11,11	15,79	9,55	1,84	7,2	12	18,970	0,000*
Indice estomatico hipofilo	21,74	3,83	17	27,27	20,91	3,49	16,56	25	0,183	0,674
Tamaño del polen	16,73	1,21	15,14	17,94	15,1	0,66	13,8	16,4	1,895	0,187
Longitud del caliz	4,16	0,30	3,7	4,6	3,5	0,5	3	4	6,576	0,020*
Longitud de la corola	9,63	0,42	9	10	8,77	0,75	8	10	5,571	0,030*
Longitud de la antera corta	1,87	0,16	1,5	2	1,13	0,1	1	1,2	3,057	0,098
Longitud del ovario	6,35	0,33	6	6,8	6	0,59	5	7	0,424	0,524
Volumen de los óvulos	206700	28138	171525	273668	292980	55585	173020	378325	15,790	0,001*
Nº de óvulos	313,25	31,13	262	341	163	13,25	138	180	214,787	< 0,0001*

Tabla 21. Matriz de las 19 localidades (consideradas como OTUs) por 23 caracteres, a partir de la cual se realizó el fenograma y el Análisis de Componentes Principales.

Localidad	2n	Altura (cm)	Nº de ramas floríferas	Longitud de la inflorescencia (cm)	Porte	Diametro basal (mm)	Entrenudo basal (mm)	Área hoja (mm ²)	Forma hoja	Pubescencia de la hoja	Inserción de la hoja al tallo	Margen foliar
Sosa 8	22	34	1	16	1	3,3	22	351,8592	1	0	0	0
Sosa 74	22	50	8	36	0	2,4	23	596,904	1	0	0	0
Sosa 75	22	35	4	22	1	3,5	20	376,992	1	0	0	0
Sosa 79	22	30	3	17	0	2,5	30	106,029	1	0	0	0
Sosa 92	22	50	8	25	0	3,5	55	735,1344	1	0	0	0
Sosa 121	22	68,8	5,4	44,4	1	4,176	40,4	664,16566	2	0	1	1
Sosa 123	22	101	4,8	3,8	0	3,89	41,6	821,08858	2	0	1	1
Sosa 130	22	24	1	6	0	2,25	17	188,496	1	0	0	0
Sosa 131	22	137	20,8	40	0	3,232	14,8	259,55899	2	0	0	0
Sosa 133	22	150	14,6	34	1	3,372	34,8	385,88273	2	0	0	1
Sosa 216	22	30	1	12	1	2,5	32	311,0184	1	0	1	0
Sosa 226	22	36	3	16	1	1,85	15	190,0668	1	0	1	0
Sosa 227	22	24	2	10	1	2,2	10	981,75	1	0	0	0
Sosa 230	22	30	20	26	1	2,25	15	552,1362	1	0	0	0
Sosa 246	22	50	2	6	0	2,25	30	169,6464	1	0	0	0
Sosa 247	22	180	4,6	16,8	1	2,674	18,8	355,69195	2	1	0	1
Sosa 249	22	52	2	14	1	1,674	34,2	331,65871	2	0	0	1
Sosa 250	22	84	2	32	1	3,106	45,2	597,65798	2	0	1	1
Sosa 251	22	80	4	30	1	1,846	21,4	245,0448	1	1	1	1

Tabla 21. Continuación

Localidad	2n	Paredes anticlinales epidermis epifilo	Longitud estomas (µm)	Ancho estomas (µm)	Tipo estomas epifilo	Índice estomático hipofilo	Tamaño del polen (µm)	Longitud del caliz (mm)	Longitud de la corola (mm)	Longitud de la antera (mm)	Longitud del ovario (mm)	Volumen de los óvulos (µm ³)	Nº de ovulos
Sosa 8	22	0	29	19,2	0	16,6	15,68	4	8	1	5	265517	150
Sosa 74	22	0	28,6	18,5	0	18,18	14,7	4	9	1	6	279885	165
Sosa 75	22	0	30	19	0	16,56	15,4	3	10	1,2	6,5	257497	170
Sosa 79	22	0	27,6	17,2	0	25	15,26	3	10	1	6,5	324366	180
Sosa 92	22	0	32	29	0	22,6	14,8	3	8	1,2	6	298216	165
Sosa 121	22	2	29,52	16,8	2	17,21	17,94	4,04	10	1,96	6,8	194712	341
Sosa 123	22	2	30,48	17,02	2	17	17,5	4	10	1,8	6,5	206032	337
Sosa 130	22	0	28,2	16,8	0	24,2	16,4	3	8	1,2	6	173020	178
Sosa 131	22	1	29	17,52	2	23,95	15,164	4,3	9	2	6	190097	305
Sosa 133	22	0	32	19,2	2	24,49	15,368	4	9,7	1,9	6	171525	262
Sosa 216	22	0	29,7	28,8	0	18,2	15,36	4	9	1	6	378325	156
Sosa 226	22	0	30,8	29,8	0	17,8	14,8	3	8	1,2	6	347296	138
Sosa 227	22	0	31,2	27,6	0	21,5	15,2	4	9	1,2	7	326857	149
Sosa 230	22	0	29	27,8	0	25	14,7	4	8,5	1,2	5	255665	168
Sosa 246	22	0	28,2	26,5	0	24,4	13,8	3,5	9	1,2	6	316140	174
Sosa 247	22	2	29,52	16,8	2	17,21	17,94	4,04	10	1,96	6,8	194712	341
Sosa 249	22	2	28,32	17,5	2	27,27	16,98	4,6	9,4	2	6	212807	265
Sosa 250	22	2	27,4	17,76	2	25	15,14	4,6	10	1,9	6,1	273668	338
Sosa 251	22	2	29,28	17,42	2	21,81	17,83	3,7	9	1,5	6,5	210045	317

Tabla 22. Contribución de las variables a los Ejes 1, 2 y 3

Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Altura de la planta	0.25	0.15	4.8E-03
Número de ramas floríferas	0.05	0.51	0.10
Longitud de la inflorescencia	0.13	0.27	0.14
Porte de la planta	0.07	-0.18	-0.02
Diámetro basal	0.11	0.06	0.47
Entrenudo basal	0.10	-0.02	0.34
Área de la hoja	0.05	-0.06	0.46
Pubescencia de la hoja	0.14	-0.21	-0.31
Inserción de hoja al tallo	0.10	-0.34	0.13
Margen foliar	0.30	-0.11	-0.01
Paredes anticlinales de las células epidérmicas del epifilo	0.29	-0.15	-0.08
Longitud de los estomas epifilo	-0.01	-0.04	0.40
Ancho estomas epifilo	-0.21	-0.03	0.19
Índice estomático hipofilo	4.7E-03	0.35	-0.24
Tamaño del polen	0.24	-0.27	-0.11
Longitud del cáliz	0.19	0.14	0.02
Longitud de la corola	0.21	-0.10	0.07
Longitud de la antera corta	0.30	0.12	0.02
Longitud del ovario	0.13	-0.33	0.06
Volumen de los óvulos	-0.23	-0.20	0.11
Nº de óvulos	0.32	-0.01	-0.02
Forma de la hoja 2.00	0.29	0.13	0.09
Forma de la hoja 3.00	0.00	0.00	0.00
Tipo de estoma 1.00	0.00	0.00	0.00
Tipo de estoma 2.00	0.32	0.05	-0.03

Figura 47. Fenograma resultante del agrupamiento UPGMA de la matriz de distancia ($r=0,90$) de *Stemodia hyptoides* con citotipo diploide (A) y de *S. stricta* (B).

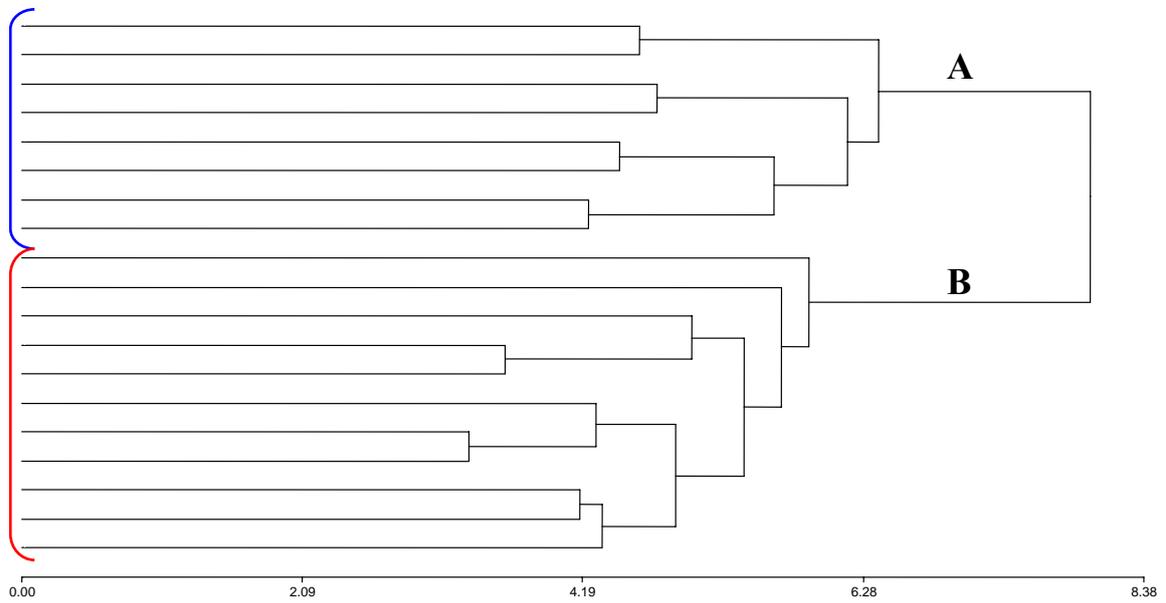
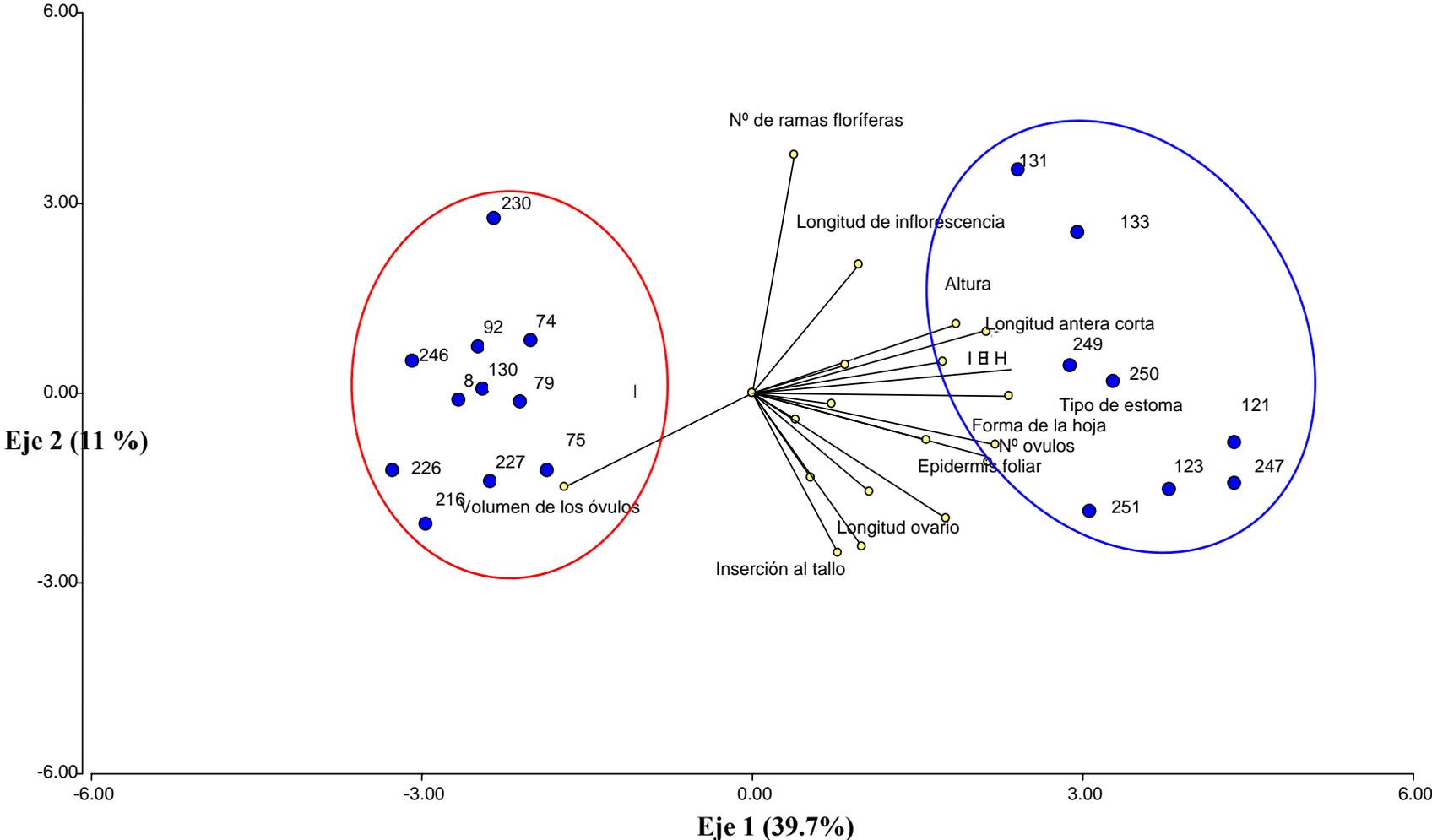


Figura 48. Diagrama de ordenamiento según ACP, de *Stemodia stricta* y de *S. hyptoides* con citotipo diploide. El círculo rojo reúne a las localidades de *S. stricta* y el círculo azul reúne a las localidades de *S. hyptoides*.



PALINOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

Los estudios palinológicos son una herramienta valiosa; en muchas familias de plantas la morfología polínica aporta información útil para la delimitación de grupos taxonómicos o incluso de especies. En este sentido, varios autores han realizado contribuciones en varias tribus de la familia Scrophulariaceae. Entre ellos se pueden citar a los trabajos de Argue (1985, 1986) y Correa *et al.* (1995) que analizaron los granos de polen de representantes de la tribu Gratioleae. Argue (1980, 1981, 1984) estudió la morfología polínica de los géneros *Dodartia*, *Lancea*, *Leucocarpus*, *Mazus* y *Mimulus*. Karim & El-Oqlah (1989), Kheiri & Khayami (2006), estudiaron la morfología polínica de especies de los géneros *Celsia* y *Verbascum* pertenecientes a la tribu Verbasceae. Karim & El-Oqlah (1989), Bigazzi & Tardelli (1990), describieron la morfología polínica de los géneros *Anarrhinum*, *Anthirrinum*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Kickia*, *Linaria*, *Misopates*, todos pertenecientes a la tribu Anthirrineae. Karim & El-Oqlah (1989), Hong (1984), Fernández *et al.* (1997), Martínez-Ortega *et al.* (2000) y Saeidi-Mehrvarz & Zarrei (2006), estudiaron los granos de polen de representantes de la tribu Veroniceae. Santos & Melhem (1999, 2000) analizaron los granos de polen de los géneros *Capraria*, *Agalinis*, *Esterhazyia*, *Melasma* y *Physocalix*. Inceoglu (1982), Wang *et al.* (2003) describieron la morfología polínica de varios géneros que pertenecen a la tribu Rhinanthaeae.

El género *Stemodia* sólo fue tratado por Varghese (1968), quien estudió una sola especie, *S. viscosa* Roxb. Debido a los escasos estudios palinológicos en el género *Stemodia*, en este capítulo se presenta la morfología polínica de las especies más australes de Sudamérica, no descriptas hasta el momento, a fin de aportar información que contribuya a la taxonomía del género.

MATERIALES y METODOS

El material de estudio proviene de ejemplares que se encuentran depositados en el Herbario CTES y de plantas cultivadas en invernáculo.

Se estudiaron 19 especímenes pertenecientes a 8 especies del género *Stemodia*. Los botones florales fueron extraídos de ejemplares de herbario y de las plantas cultivadas en invernáculo, estos últimos fueron previamente fijados en FAA (formol-ácido acético-alcohol 96°). Todas las muestras fueron sometidas a la técnica de acetólisis (Erdtman, 1960) que se describe a continuación.

Se colocaron las flores en un vaso de precipitado con agua, se hirvieron durante 5 minutos para ablandar las anteras. Luego, bajo lupa, se separaron en una caja de Petri las anteras y con una varilla y agujas se procedió a romperlas para que liberen los granos de polen. Posteriormente se realizó el lavado de las cajas y el tamizado del material de estudio. Este material fue equilibrado con agua, para ser centrifugado durante 5 minutos, se repitió este proceso hasta concentrar el polen y obtener un sedimento. Posteriormente se lavó con ácido acético dos veces, durante 5 minutos.

Para el proceso de la acetólisis, se eliminó el último lavado con ácido acético, luego se agregó la solución homogénea previamente preparada (19 cc de ácido acético y 1 cc de ácido sulfúrico), se colocó a Baño María durante 3 a 5 minutos, mezclando bien cada tanto. El objetivo de este proceso es eliminar el contenido protoplasmático y limpiar externamente la pared del grano para una mejor observación y estudio al microscopio.

Posteriormente se realizaron 2 lavados durante 5 minutos con ácido acético para quitar el ácido sulfúrico. Luego de desechar el ácido acético, se agregó agua destilada, se equilibró y centrifugó durante 5 minutos, todo este proceso se repitió 3 veces.

Luego de someter los granos de polen al proceso de acetólisis pueden quedar levemente deformados, para que adopten su forma original característica se procedió a hidratarlos con

agua glicerinada (50% de agua destilada, 50% de glicerina y unas gotas de fenol) durante unas horas. Una vez finalizada esta acción se procedió al montaje, para ello se realizaron lavados con agua destilada a fin de eliminar la glicerina de los granos de polen. En el último lavado se colocaron los tubos boca abajo para escurrir la mayor cantidad de agua posible.

Posteriormente se utilizaron trocitos pequeños del medio de montaje (gli-gel) para realizar el preparado permanente, el cubreobjetos se selló con parafina.

Los granos de polen fueron analizados al microscopio óptico (MO), se obtuvieron las siguientes mediciones: eje polar (P), diámetro ecuatorial (E), y espesor de la exina en 30 granos de polen de cada ejemplar. Para cada parámetro medido se obtuvo el promedio, valor mínimo y máximo.

Además se montaron granos de polen sobre láminas de aluminio, metalizados con oro, para la observación con el microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL 5800 LV. Tanto en el estudio al MO como al MEB se tomaron fotografías en vista polar, ecuatorial, detalles de las aperturas y de la exina.

Las descripciones se realizaron siguiendo la terminología sugerida por Punt *et al.* (1994, 2007).

Se obtuvo el volumen de los granos de polen, mediante la fórmula $=1/6\pi p$, para los granos esferoidales; y $1/6\pi e^2 p$ para los granos prolatos, medida expresada en μm^3 (Buchmann & O'Rourke, 1991).

Los valores promedios del volumen de los granos de polen se compararon con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, para determinar si existen diferencias entre las distintas especies analizadas.

Material estudiado:

***S. ericifolia*. ARGENTINA. Prov. Formosa:** Dpto. Matacos, Ruta 39, 6-III-2001, *Schinini et al.* 35286 (CTES). **Prov. Salta:** Dpto. Rivadavia, 1 Km de J. Pagé, 13-XII-2005, *Sosa et al.* 223 (CTES).

***S. hassleriana*. PARAGUAY. Dpto. Amambay:** Bella Vista, 23-XI-2005, *Sosa et al.* 211 (CTES); 7 Km de Bella Vista, 23-XI-2005, *Sosa et al.* 213 (CTES).

***S. hyptoides*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Saladas, Paso Naranjo, *Sosa* 128 (CTES); Dpto. Mburucuyá, Paso Aguirre, 6-V-2001, *Sosa* 43 (CTES). Dpto. Mercedes, El Socorro, 24-II-2006, *Sosa et al.* 245 (CTES). **Prov. Misiones:** Dpto. Capital, Posadas, Bañado del Arroyo Zaimán, 16-II-2005, *Sosa M. & M. Rodríguez* 138 (CTES); Dpto. Montecarlo, Puerto Piray; 12-IV-2006, *Sosa M & M. Rodríguez* 249 (CTES); Dpto. San Martín, Puerto Rico, 12-IV-2006, *Sosa M. & M. Rodríguez* 251 (CTES).

***S. lanceolata*. ARGENTINA. Prov. Chaco:** Dpto. 1° de Mayo, Colonia Benítez, 19-IV-2001, *Sosa M. & Loizaga de Castro* 41 (CTES). **Prov. Salta:** Dpto. Orán, Tabacal, 15-XII-2005, *Sosa et al.* 228 (CTES).

***S. lobelioides*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Monte Caseros, orillas del río Uruguay, 6-V-2005, *Sosa M & A. Schinini* 210 (CTES). **URUGUAY. Dpto. Artigas:** Bella Unión; 25-XI-2001, *Sosa et al.* 70 (CTES).

***S. palustris*. URUGUAY. Dpto. Artigas:** arroyo Yacutuyá Miní, 25-XI-2001, *Sosa et al.* 71 (CTES); arroyo Guabiyú, 5-V-2005, *Sosa M & A. Schinini* 209 (CTES);

***S. stricta*. ARGENTINA. Prov. Jujuy:** Dpto. Ledesma, río Zapla; 16-XII-2005, *Sosa et al.* 230 (CTES). **Prov. Salta:** Dpto. San Martín, río Carapaí; 14-XII-2005, *Sosa et al.* 226 (CTES).

***S. verticillata*. ARGENTINA. Prov. Corrientes:** Dpto. Capital, Corrientes; 12-IV-2001, *Sosa* 38 (CTES). **Prov. Jujuy:** Dpto. Ledesma, río Zapla; 16-XII-2005, *Sosa et al.* 231 (CTES).

RESULTADOS

El estudio de la morfología polínica muestra que las 8 especies de *Stemodia* analizadas: *S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. hyptoides*, *S. lanceolata*, *S. lobelioides*, *S. palustris*, *S. stricta* y *S. verticillata*, presentan una gran uniformidad en sus caracteres polínicos.

Descripción general de los granos de polen

MO: Granos de polen 3 – colporados o a veces 4 – colporados. Colpos largos que llegan a los polos determinando un apocolpio de alrededor de 7 μm de longitud, ora circular o levemente lalongada con márgenes irregulares. Oblato-esferoidales, prolato-esferoidales o a veces prolatos. Pequeños, diámetro polar de 12,6 a 23,2 μm , diámetro ecuatorial de 9,5 a 20,4 μm . Ámbito subcircular o subtriangular. Exina delgada, de 1 μm de grosor uniforme en toda la superficie del grano, sexina y nexina de igual espesor; tectada, foveolada o perforada.

MEB: confirma la presencia de fóveas y perforaciones en la exina.

Caracteres polínicos

Si bien todas las especies estudiadas se pueden reunir dentro de un sólo tipo polínico, se pueden realizar algunos comentarios con respecto a las diferencias observadas. Los resultados obtenidos de las mediciones se resumen en la Tabla 23.

Forma: los granos de polen de las especies estudiadas de *Stemodia* son predominantemente esféricos (Figs. 49 A-F, J-L; 50, A-E; 51 A, D-F) aunque se observaron granos prolato-esferoidales a veces prolatos como en *Stemodia hassleriana* (Fig. 49 G, H).

Tamaño: los granos de polen de las especies descriptas son pequeños y oscilan entre las 15 a 20 μm (Tabla 23).

Aperturas: en todos los casos los granos de polen predominantes son 3-colporados (Figs. 49 C-E, K-L; 50 D-E) a veces pueden presentarse también granos de polen 4-colporados como en *Stemodia lobelioides* y *S. palustris* (Figs. 50 J-K, 51 A)

Exina: en todos los granos es tectada foveolada (Figs. 49 I, 50 F) o perforada (Fig. 51 C). El estudio al MEB confirma la presencia de perforaciones en *S. hyptoides* observadas al MO y revela la presencia de perforaciones en *S. palustris*

La comparación de los datos analizados estadísticamente con la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis demostró que hay diferencias significativas entre las especies respecto al volumen de los granos de polen ($H=221,37$; $p < 0,0001$).

En la Fig. 52 se puede observar un diagrama de cajas que representa los valores de la media, mediana, primer y tercer cuartil y percentiles (5 y 95) de los volúmenes del polen de las distintas especies y sus citotipos. Las distintas letras indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). *Stemodia hyptoides* con $2n=22$ forma un grupo aparte (“A”) con respecto a las demás especies porque es la entidad que tiene menor volumen ($1585 \mu\text{m}^3$). *Stemodia lanceolata* y *S. verticillata*, forman el grupo “B” por tener valores de volúmenes más afines. *Stemodia hyptoides* ($2n=44$) comparte con el grupo “B” y “C”, mientras que *S. hassleriana* comparte con el grupo “C” y “D”. *Stemodia ericifolia*, *S. stricta* y *S. palustris* se ubican en el grupo “D”, también por tener valores similares. Por último, *S. hyptoides* $2n=66$ y *S. lobelioides* forman otro grupo, el “E”, con los valores más altos de volúmenes, entre 3000 y $4000 \mu\text{m}^3$, casi el doble del volumen de las diploides.

Tabla 23. Valores mínimos, media y máximos obtenidos de las mediciones del eje polar (μm), diámetro ecuatorial (μm), relación eje polar/diámetro ecuatorial (P/E), forma, y volumen (μm^3) de los granos de polen. Esf.: esferoidales, pro.: prolatos.

Especie	Material	2n	Diámetro polar	Diámetro Ecuatorial	P/E	Forma	Volumen
	estudiado		(μm)	(μm)			(μm^3)
<i>S. ericifolia</i>	Schi. 35286	2n=22	16,3 (17,7) 19,04	15 (17,34) 19	0,96 (1) 1,27	Esf.	2266 (2921,7) 3599
	Sosa 220	2n=22	13,6 (15) 16,32	13,6 (14,7) 16,3	0,91 (1) 1,2	Esf.	1311 (1754) 2266
<i>S. hassleriana</i>	Sosa 211	2n=22	13,6 (15,8)19,04	9,5 (12,4) 13,6	1 (1,3) 1,78	Pro	1311 (2154,2) 3599
	Sosa 213	2n=22	13,6 (16)17,68	9,5 (13,6) 17,7	1 (1,2) 1,5	Pro-Esf	1311 (2163,8) 2882
<i>S. hyptoides</i>	Sosa 249	2n=22	12,6 (14,3) 14,9	12,9 (14,1) 16,3	1 (1,02) 1,1	Esf.	1043 (1534,4) 1746
	Sosa 251	2n=22	13,6 (14,62) 15	13,6 (14,7) 16,3	0,9 (1) 1,1	Esf.	1311 (1637,1) 1746
	Sosa 128	2n=44	15 (16,4) 19,04	14,9 (16,4) 17,7	0,84 (1) 1,18	Esf.	1746 (2347,5) 3599
	Sosa 42	2n=66	16,3 (18,2) 20,4	16,3 (17,9) 19	0,92 (1) 1,08	Esf.	2266 (3156,7) 4427
	Sosa 138	2n=66	16,3 (17,5) 19,04	16,32 (17,8) 19	0,9 (1) 1,2	Esf.	2266 (2825,5) 3599
<i>S. lanceolata</i>	Sosa 228	2n=22	13,6 (15) 16,3	13,6 (15,6) 16,3	0,9 (1) 1,1	Esf.	1311 (1760,46) 2266
	Sosa 41	2n=22	13,6 (15,3) 17,68	13,6 (15,2) 16,3	0,8 (1) 1,1	Esf.	1311 (1881,7) 2882

<i>S. lobelioides</i>	Sosa 70	2n=44	16,3 (18,7) 23,12	13,6 (17,3) 20,4	0,86 (1) 1,4	Pro-Esf	2266 (3568,6) 6444
	Sosa 210	2n=44	17,68 (20) 23,12	17,7 (19,8) 20,4	0,86 (1) 1,3	Esf.	2882 (4264,09) 6444
<i>S. palustris</i>	Sosa 71	2n=22	14,9 (16,5) 17,7	14,9 (15,6) 17,7	0,84 (1) 1,2	Esf.	1746 (2351,23) 2882
	Sosa 209	2n=22	14,9 (16,5) 17,7	15 (16) 17,7	0,91 (1) 1,2	Esf.	1746 (2357,29) 2882
<i>S. stricta</i>	Sosa 226	2n=22	13,6 (16,2) 17,7	14,9 (16,1) 17,7	0,8 (1) 1,2	Esf.	1311 (2252,1) 2882
	Sosa 230	2n=22	14,96 (16,6) 17,7	14,9 (16,4) 17,7	0,9 (1) 1,2	Esf.	1746 (2410) 2882
<i>S. verticillata</i>	Sosa 38	2n=22	13,6 (14,5) 16,3	13,6 (14,5) 15	0,9 (1) 1,1	Esf.	1311 (1598,4) 2266
	Sosa 231	2n=22	13,6 (15,8) 17,7	13,6 (15,7) 17,7	0,8 (1) 1,2	Esf.	1311 (2120,76) 2882

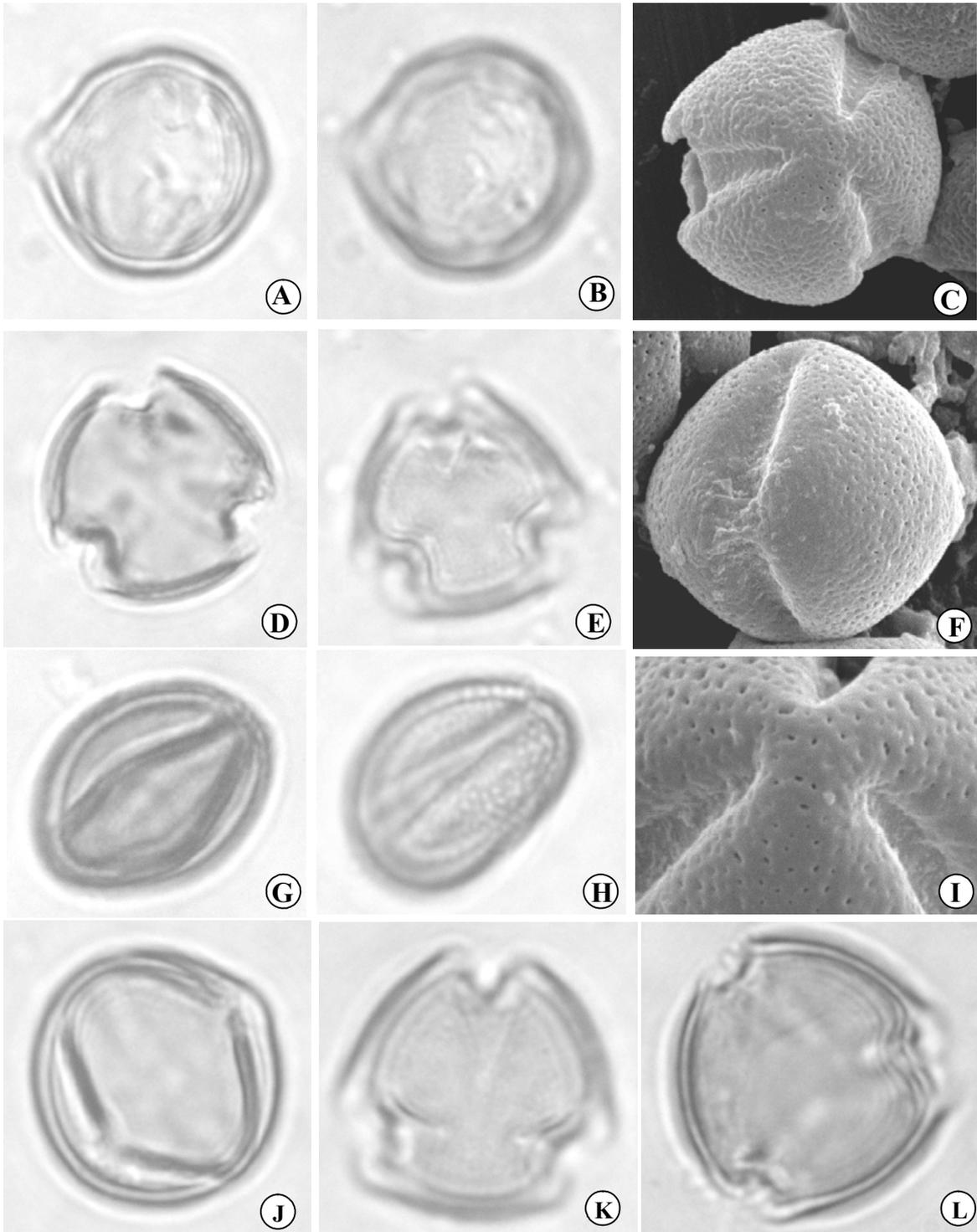


Figura 49. A-B, D-E, *Stemodia ericifolia* MO: vistas ecuatoriales, A, corte óptico; B, foco superior; vistas polares, D, corte óptico; E, foco superior. G-H, *Stemodia hassleriana* MO: vistas ecuatoriales; G, corte óptico; H, foco superior. C, F, I, J-L, *Stemodia hyptoides* MEB: C, vista polar; F, vista ecuatorial; I, detalle del apocolpio; MO: J, vista ecuatorial en corte óptico; vistas polares, K, foco superior; L, corte óptico. A, B, D y E *Schinini* 35286; G-H, *Sosa* 211; C, F, I-L, *Sosa* 138. La escala menor equivale a 1 μm para I. La escala mayor equivale a 10 μm para A-H y J-L.

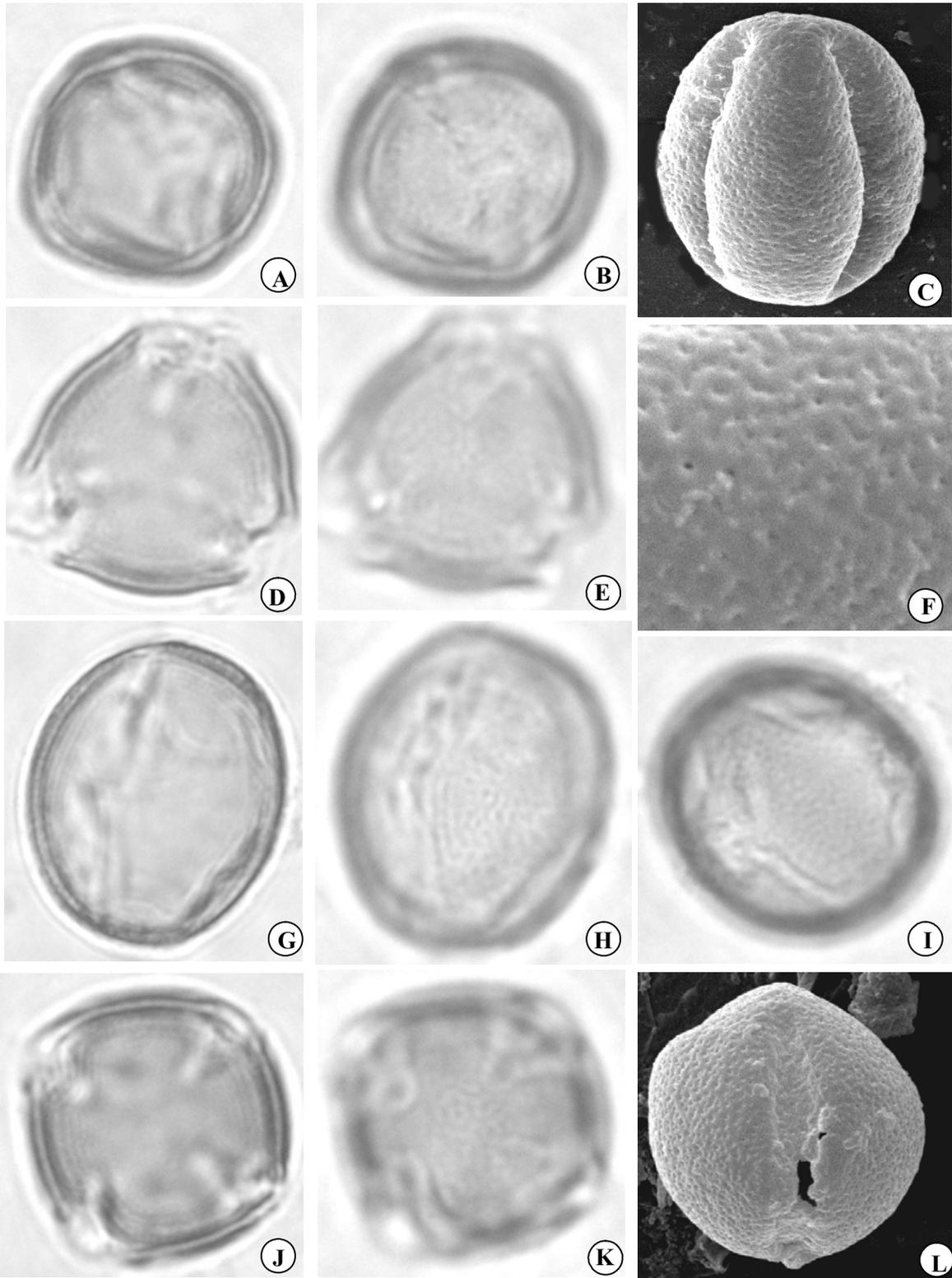


Figura 50. A-F, *Stemodia lanceolata*. MO: vistas ecuatoriales, A, corte óptico; B, foco superior; vistas polares, D, corte óptico; E, foco superior. MEB: C, vista ecuatorial; F, detalle del mesocolpio. G-L, *Stemodia lobelioides*. MO: vistas ecuatoriales, G, corte óptico; H, foco superior; I, mesocolpio en foco superior; vistas polares; J, corte óptico; K, foco superior. MEB: L, vista general mostrando apocolpio y apertura. A-F, *Sosa 228*; G-L, *Sosa 210*. La escala menor equivale a 1 μm para F y la escala mayor equivale a 10 μm para A-E y G-L.

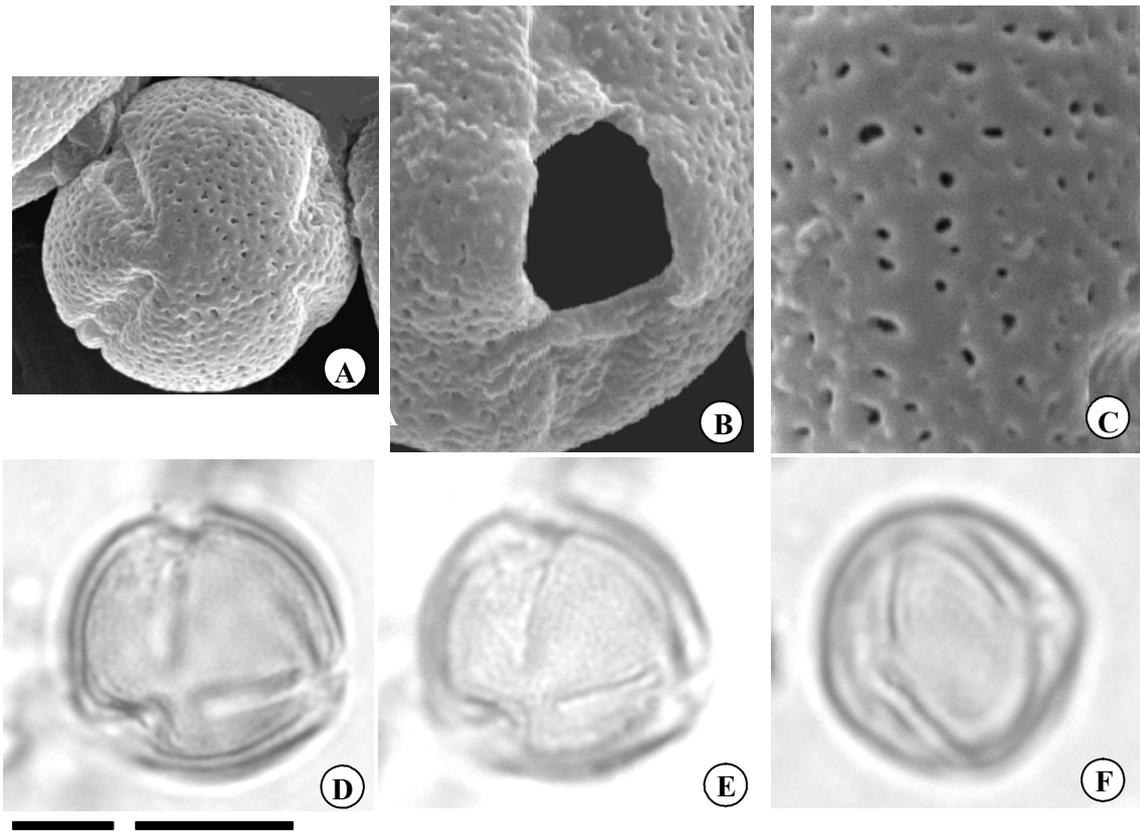


Figura 51. A-C, *Stenodya palustris*. MEB: A, vista polar; B, detalle de la apertura; C, detalle de la exina. D-F, *S. verticillata*. MO: vistas polares; D, corte óptico; E, foco superior; F, vista ecuatorial en foco superior. A-C, *Sosa 209*; D-F, *Sosa 231*. La escala menor equivale a 2 μm para B y 1 μm para C; la escala mayor equivale a 10 μm para A, D-F.

Gráfico de cajas

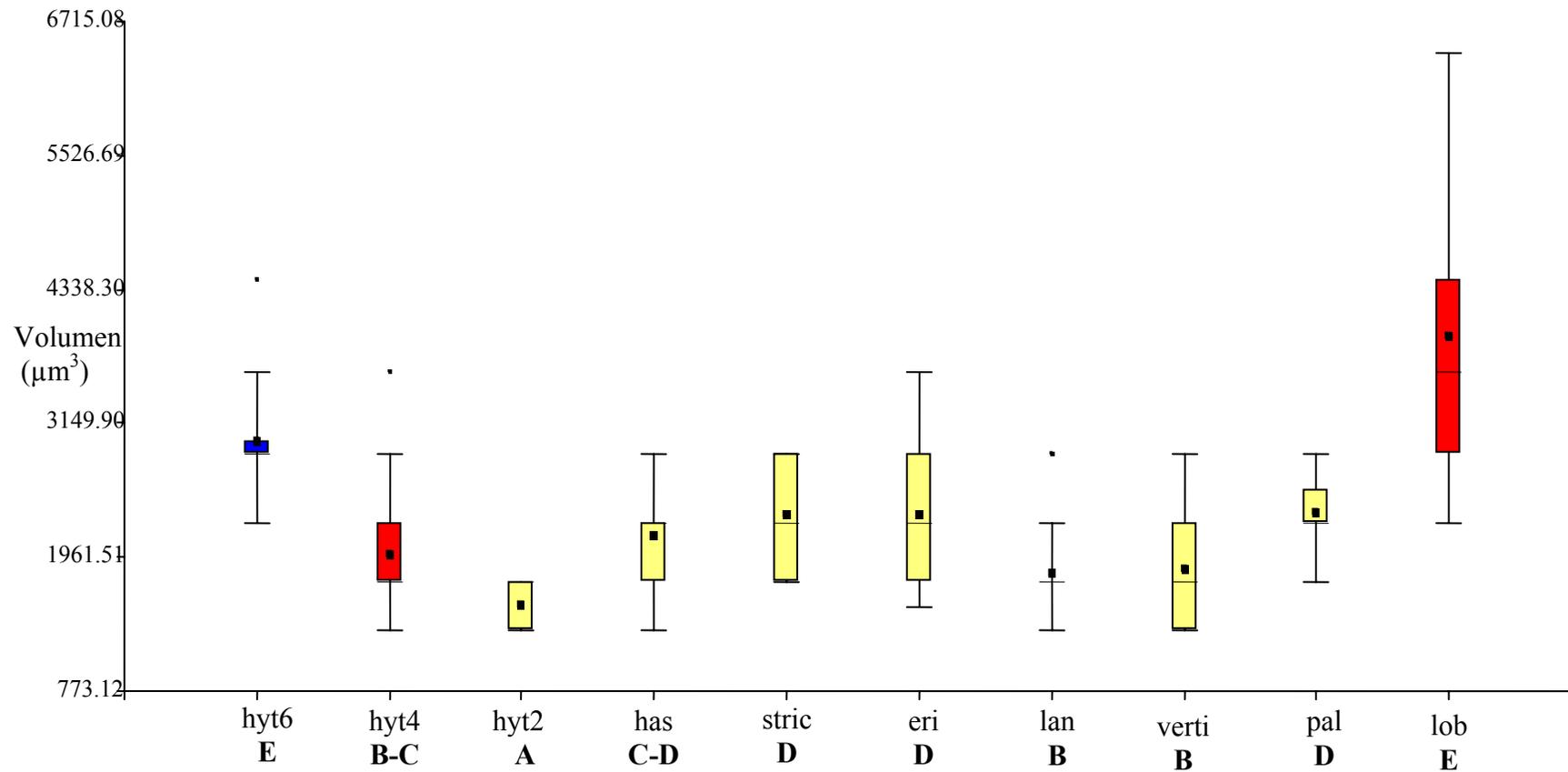


Figura 52. Diagrama de caja representando los valores: media, mediana, 1er. y 3er. cuartil y percentiles (5 y 95) de los volúmenes del polen de las distintas especies y sus citotipos. Las referencias corresponden a: eri, *Stemodia ericifolia*; has, *S. hassleriana*; hyp2, *S. hyptoides* (2n=22); hyp4, *S. hyptoides* (2n=44); hyp6, *S. hyptoides* (2n=66); lan, *S. lanceolata*; lob, *S. lobelioides*; stric, *S. stricta*; verti, *S. verticillata*.

DISCUSIÓN

Los estudios realizados en algunas especies de las Tribus Veroniceae (Karim & El-Oqlah, 1989; Hong, 1984; Fernández *et al.*, 1997; Martínez-Ortega *et al.*, 2000, Saeidi-Mehrvarz & Zarrei, 2006), Buchnereae (Dos Santos y Melhem 2000), Caprarieae (Dos Santos y Melhem 1999), Gratiolleae (Argue, 1985, 1986; Varghese, 1968; Correa *et al.* 1995), Mimuleae (Argue 1980, 1981, 1984), Manuleae (Argue, 1993), Verbasceae (Karim & El-Oqlah, 1989; Kheiri & Khayami, 2006), Anthirrineae (Karim & El-Oqlah, 1989; Bigazzi & Tardelli, 1990), Rhinanthae (Inceoglu, 1982; Wang *et al.*, 2003) revelan que la familia Scrophulariaceae *sensu lato* es euripalínica. Es decir, los géneros estudiados presentan una variada gama de palinomorfos, carácter con valor taxonómico que ya fue destacado por Varghese (1968).

De acuerdo con los aportes de Varghese (1968), Argue (1985, 1986) y Correa *et al.* (1995), la tribu Gratiolleae es considerada euripalínica; ya que se ha encontrado una gran diversidad en la morfología polínica. De todos modos, estos autores consideran que el tipo polínico más frecuente es esferoidal a prolato-esferoidal, 3-colporado (*Bacopa*, *Lindenbergia*, *Scoparia*), reticulados (*Bacopa*, *Lindenbergia*) a foveolados.

Las especies de *Stemodia* estudiadas en esta tesis presentan homogeneidad en cuanto a los caracteres palinológicos, lo cual sugiere que el género es estenopalínico. La morfología polínica responde a los caracteres descritos por Varghese (1968) para el tipo polínico más frecuente.

Con respecto a la forma en las especies estudiadas en general son esferoidales, aunque *Stemodia hassleriana* presenta granos de polen prolatos, y *S. lobeloides* prolato-esferoidales. En lo que se refiere a aperturas todas las especies analizadas son 3-colporadas, aunque en *S. lobeloides* y *S. palustris* se hallaron también granos de polen 4-colporados. En cuanto al tamaño se pudo apreciar que los granos de polen cuyo eje polar es menor de 17µm son diploides y aquellos granos de polen mayores de 17µm son poliploides.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

En el extremo sur de Brasil (que comprende el Estado de Rio Grande do Sul), Paraguay, Uruguay y Argentina viven ocho especies, de las cuales, *S. ericifolia*, *S. hassleriana*, *S. hyptoides*, *S. lanceolata*, *S. lobelioides*, *S. palustris* y *S. stricta* son endémicas de esta zona y seis de ellas son parcialmente simpátricas (*S. ericifolia* con *S. lanceolata*; *S. stricta* con *S. hyptoides* y *S. lanceolata*; y *S. palustris* con *S. lobelioides*). *Stemodia stricta* posee áreas disjuntas y en una de esas áreas se solapa parcialmente con *S. ericifolia*.

El análisis exomorfológico realizado permitió la selección de caracteres de valor taxonómico como forma y tamaño de las hojas, margen foliar, tipo de corola, pubescencia de tallos y hojas, con los que se elaboró una clave para su identificación.

El estudio de la anatomía foliar y caulinar permitió detectar caracteres válidos para la identificación de las especies, constituyendo un carácter complementario de gran valor al aportar diferencias entre las especies estudiadas. Además, se menciona por primera vez la presencia de colénquima bien diferenciado en las costillas de los tallos para las Scrophulariaceae.

Se presentan por primera vez los números cromosómicos de *S. hassleriana*, *S. lobelioides*, *S. palustris* y *S. stricta*, y se confirman los recuentos en nuevas poblaciones de *S. ericifolia*, *S. lanceolata* y *S. verticillata*. En *S. hyptoides* se citan dos nuevos citotipos (diploide y tetraploide) que, junto al citotipo hexaploide ya citado, confirman la existencia de una serie poliploide. Todas las especies estudiadas tienen $x=11$, número que coincide con los resultados obtenidos anteriormente para las especies americanas. Si bien todavía resta por conocer la citología del género *Stemodia*, la presencia de poliploidía en dos especies estudiadas, indicaría que es uno de los mecanismos que han contribuido a la evolución del género.

La constancia de las fórmulas cariotípicas en las especies diploides, sugiere que no habrían ocurrido grandes cambios estructurales durante la especiación. Con el aumento del

nivel ploidía hubo una reducción del tamaño de los cromosomas. En cambio, los aumentos de los niveles de ploidía habrían sido acompañados por el incremento del tamaño de la planta.

El análisis estadístico en *S. hyptoides*, mostró que con el aumento del nivel de ploidía hubo un incremento del tamaño de los óvulos, de los estomas y de los granos de polen, que evidencia el efecto gigas; los mismos pueden ser usados de forma indirecta para la identificación de los citotipos.

La morfología polínica de las especies de *Stemodia* estudiadas demostró que presentan homogeneidad en cuanto a sus caracteres, esto sugiere que el género es estenopalínico. La diferencia más conspicua se observó en el tamaño de los granos de polen, con una leve tendencia al aumento del tamaño en relación con los niveles de ploidía.

Del análisis de los estudios realizados esta tesis, tres de las ocho especies son claramente distinguibles por la constancia de algunos de sus caracteres. Ellas son: *Stemodia hassleriana*, *S. ericifolia*, y *S. verticillata*. Esto podría llevar a suponer que son buenas especies, evolutivamente bien establecidas donde no se observan caracteres intermedios entre ellas, a pesar de que crecen en simpatria en parte de su distribución geográfica.

Stemodia lobelioides y *S. palustris* son dos especies estrechamente relacionadas, las cuales morfológicamente son muy semejantes. La diferencia entre ellas se observa en el tamaño de la planta en general. Debido a que *S. lobelioides* es tetraploide y *S. palustris*, diploide, se podría suponer que esta última ha sido uno de los antecesores de *S. lobelioides*.

Stemodia hyptoides, *S. lanceolata*, y *S. stricta* constituyen otro grupo de especies relacionadas. Si bien *S. lanceolata* es claramente distinguible de las otras dos especies, algunos ejemplares pertenecientes a esta especie, fueron identificados como *S. durantifolia*, pero de otros autores y a observaciones personales, se ha corroborado que esta última no crece en el área de estudio. La distinción entre *S. hyptoides* y *S. stricta*, en cambio, no siempre resulta clara cuando se considera la morfología. En este caso, los estudios citológicos fueron

de gran importancia, ya que se observó que *S. stricta* es diploide, mientras que *S. hyptoides* presenta citotipos que van desde diploides hasta hexaploides. El análisis de caracteres morfo-anatómicos realizado en los tres citotipos de *S. hyptoides* permitió detectar diferencias que se correspondían con los niveles de ploidía, esa variación fue atribuible al efecto gigas. En otro aspecto, se observó que la descripción original de *S. hyptoides* es más coincidente con las características morfológicas que muestran los poliploides, que con respecto a los diploides. Las poblaciones diploides de *S. hyptoides* que presentaron caracteres intermedios con *S. stricta* podrían tratarse de híbridos o de introgresión con esta especie, debido a la baja fertilidad del polen observadas en estas plantas. Para resolver este problema deberían realizarse cruzamientos entre ambas especies y efectuarse un análisis genético de los híbridos. De todas maneras para poder comprender los procesos evolutivos del género se debería ampliar estos estudios a un mayor número de especies sudamericanas y realizar estudios moleculares que incluyan estos taxones.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFIA

- ALBACH D. C., MEUDT, H. M. & B. OXELMAN. 2005. Piecing together the “new” Plantaginaceae. *American Journal of Botany* 92: 297-315.
- ALMADA R. D., DAVIÑA J. R. & J. G. SEIJO. 2006. Karyotype analysis and chromosome evolution in southernmost South American species of *Crotalaria* (Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 329-341.
- AMIROUCHE N. & M. T. MISSET. 2007. Morphological variation and distribution of cytotypes in the diploid-tetraploid complex of the genus *Dactylis* L. (Poaceae) from Algeria. *Plant Systematic and Evolution* 264:157-174.
- ARGUE C. L. 1980. Pollen morphology in the genus *Mimulus* (Scrophulariaceae) and its taxonomic significance. *American Journal of Botany* 67: 68-87.
- 1981. The taxonomic implications of pollen morphology in some South American species of *Mimulus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 68: 200-205.
- 1984. Pollen morphology in *Dodartia*, *Lancea*, *Leucocarpus*, and *Mazus* and an analysis of pollen morphotypes in the Mimuleae (Scrophulariaceae). *Canadian Journal of Botany* 61: 53-62.
- 1985. Pollen morphology in the genera *Monttea* and *Melosperma* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 72: 1248-1255.
- 1986. Pollen morphology of *Amphianthus*, *Artanema*, *Curanga*, *Glossostigma*, and *Peplidium* (Scrophulariaceae-Gratiolateae). *American Journal of Botany* 73: 1570-1576.
- 1993. Pollen morphology in the Selagineae, Manuleae (Scrophulariaceae) and selected Globulariaceae, and its taxonomic significance. *American Journal of Botany* 80: 723-733.

- ARNOLD M. L. 2000. Anderson's paradigm: Louisiana Irises and the study of evolutionary phenomema. *Molecular Ecology* 9: 1687-1698.
- BARRINGER K. & W. BURGER. 2000. Family 193. Scrophulariaceae. In: W. Burger (ed.), Flora Costaricensis. *Fieldiana Botany new series* 41: 1-69.
- BARROSO G. M. 1952. Scrophulariaceae indígenas e exóticas no Brasil. *Rodriguésia* 15: 9-64.
- BARTOLI A., ROITMAN G. & N. FRAYSSINET. 1990. Estudio comparativo de poblaciones diploides y tetraploides de *Grindelia chiloensis* (Asteraceae). *Darwiniana* 30: 171-177.
- BECK S. L. DUNLOP W. & A. FOSSEY. 2003. Stomatal length and frequency as a measure of ploidy level in black wattle, *Acacia mearnsii* (de Wild). *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 177-181.
- BENTHAM G. 1846. Scrophulariaceae in De Candolle, *Prodromus* 10: 186-586.
- & J. D. HOOKER. 1876. Scrophularineae in *Genera Plantarum*. 2 (2): 913-980.
- BENNETT M. D. 1987. Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytology* 106: 177-200.
- BIGAZZI M. & M. TARDELLI. 1990. Pollen morphology and ultrastructure of the Old World Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Grana* 29: 257-274.
- BOWEN C. C. 1956. Freezing by liquid carbon dioxide in making slides permanent. *Stain Technology* 31: 87-90.
- BRAKO L. & J. L. ZARUCCHI. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. *Monograph Systematic Botany of Missouri Botanical Garden* 45: I-XI, 1-1286.

- BRETAGNOLLE F. 2001. Pollen production and spontaneous polyploidization in diploid populations of *Anthoxanthum alpinum*. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 241-247.
- BRETAGNOLLE F. & J. D. THOMPSON. 1995. Tansley Review, 78. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. *New Phytologist* 129: 1-22.
- BRUMMITT R. K. & C. E. POWELL. 1992. *Authors of Plant Names*. Royal Botanic Gardens, Kew. 732 pp.
- BUCHMANN S. & M. K. O'ROURKE. 1991. Importance of pollen grain volumes for calculating bee diets. *Grana* 30: 591-595.
- CABRERA A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 34 (1-2): 1-42.
- CABRERA A. L. & A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología. Monografía N° 13. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, DC (USA).
- CANNE J. M. 1981. Chromosome counts in *Agalinis* and related taxa (Scrophulariaceae). *Canadian Journal of Botany* 59: 1111-1116.
- 1984. Chromosome numbers and the taxonomy of North American *Agalinis* (Scrophulariaceae). *Canadian Journal of Botany* 62: 454-456.
- CANNE-HILLIKER J. M. & C. M. KAMPNY. 1991. Taxonomy significance of leaf and stem anatomy of *Agalinis* (Scrophulariaceae) from the USA and Canada. *Canadian Journal of Botany* 69: 1935-1950.
- CHAMISSE A. & D. SCHLECHTENDAL. 1828. De Plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis disserere pergunt. Scrophularineae. *Linnaea* 3:1-24.

- CHUANG T. I. & L. R. HECKARD. 1992. Chromosome numbers of some North American Scrophulariaceae, mostly Californian. *Madroño* 39: 137-149.
- COOPERRRIDER T. S. & G. A. McCREADY. 1970. Chromosome numbers in *Chelone* (Scrophulariaceae). *Brittonia* 22: 175- 183.
- CORRÊA A. M. S., SILVESTRE-CAPELETO M. S. F. y T. S. MELHEM. 1995. Flora polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Pablo), Brasil. Familia: 148 – Scrophulariaceae. *Hoehnea* 22: 109 – 114.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO A. 1986. *Manual de Técnicas en Histología Vegetal*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- D'ARCY W. G. 1979. Scrophulariaceae. In: Woodson, R. R. and R. W. Schery (eds.). *Flora de Panamá. Parte IX. Annales Missouri Botanical Garden* 66:173-274.
- DARLINGTON C. D. & A. P. WYLIE. 1956. *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. New York. 519 pp.
- DAWSON G. 1965. Scrophulariaceae, in A. Burkart: *Flora de la Provincia de Buenos Aires Colección Científica del INTA* 4 (5): 251–298.
- 1968. Las tribus y géneros de Escrofulariáceas representados en Austro-América y su distribución geográfica. *Revista del Museo de La Plata, Sección Botánica* 11: 101-128.
- 1979. *Scrophulariaceae*. In: A. Burkart (ed.), *Flora Ilustrada de Entre Ríos*, Colección Científica del INTA. 6 (5): 452-504.
- DESCOLE H. R. & O. H. BORSINI. 1954. *Scrophulariaceae*. En H. R. DESCOLE (ed.), *Genera et Species Plantarum Argentinae* 5 (1): 1-172.
- DIZEO de STRITTMATER C. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 126-129.

- EDWIN G. 1971. Scrophulariaceae. In: J. F. Macbride, *Flora of Peru*. Field Museum Natural History-Botanical Series 13 (5B/3): 461–717.
- ERDTMAN G. 1960. *The acetolysis method*. Svensk Bot. Tidskr. 54: 561 - 564
- FALCÃO ICHASO C. L. & G. M. BARROSO. 1970. Escrofulariáceas; R. Reitz (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense*. 1: 1-114.
- FEDOROV A. (Ed.) 1974. Chromosome numbers in flowering plants, pp. 1-928 O. Koeltz. Sci. Publ., Koenigseing.
- FERNÁNDEZ A. 1973. El ácido láctico como fijador cromosómico. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15 (2-3): 287-290.
- FERNÁNDEZ I., JUAN R. & J. PASTOR. 1997. Morfología polínica de *Veronica* L. (Scrophulariaceae) en el Suroeste de España. *Acta Botanica Malacitana* 22: 65 -72.
- FREEMAN C. C. 1983. Chromosome numbers in Great Plains species of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *Brittonia* 35: 232-238.
- GOLDBLATT P. 1981. Index to Plant Chromosome Numbers 1975-1978. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 5: 553 pp.
- 1984. Index to Plant Chromosome Numbers 1979-1981. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 8: 427 pp.
- 1985. Index to Plant Chromosome Numbers 1982-1983. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 13: 224 pp.
- 1988. Index to Plant Chromosome Numbers 1984-1985. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 23: 264 pp.
- & D. E. JOHNSON. 1990. Index to plant chromosome numbers 1986-1987. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 30: 242 pp.
- 1991. Index to plant chromosome numbers 1988-1989. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 40: 238 pp.

- 1994. Index to plant chromosome numbers 1990-1991. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 51: 267 pp.
- 1996. Index to plant chromosome numbers 1992-1993. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 58: 276 pp.
- 1998. Index to plant chromosome numbers 1994-1995. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 69: 208 pp.
- 2000. Index to plant chromosome numbers 1996-1997. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 81: 188 pp.
- 2003. Index to plant chromosome numbers 1998-2000. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 94: 297 pp.
- 2006. Index to plant chromosome numbers 2001-2003. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 106: 242 pp.
- GONZÁLEZ A. M. & C. L. CRISTOBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de *Helicteres lhostkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294.
- GRANT V. 1989. *Especiación vegetal*. Ed. Limusa. Méjico. 587 pp.
- GRAU J. 1976. Die Cytologie Sudwestmediterraner Scrophularia-Arten. *Mitt. Bot. Muchen* 12: 609-654.
- HAIR J. B., M. T. K. ARROYO & E. J. BEUZENBERG. 1984. Contribution to a chromosome atlas of the New Zealand flora- 28 *Ourisia*. *New Zealand Journal of Botany* 22: 357-359.
- HECKARD L. R. 1968. Chromosome numbers and polyploidy in *Castilleja* (Scrophulariaceae). *Brittonia* 20 (3): 212-226
- HOLMGREN N. H. & U. MOLAU. 1984. Scrophulariaceae in Flora de Ecuador. Harling G. & Sparre B. (Ed.) 21: 20-25. Publishing House.

- & K. A. VINCENT. 1995. Scrophulariaceae in Flora of the Venezuelan Guayana. Steyermark J. A., P. E. Berry, K. Yatskievych & B. Holst (Eds). 9: 144-167.
- HONG D. 1984. Taxonomy and evolution of the Veroniceae (Scrophulariaceae) with special reference to palynology. *Opera Botany* 75: 1-60.
- HUFFORD L. 1992. Leaf structure of *Besseyia* and *Synthyris* (Scrophulariaceae). *Canadian Journal of Botany* 70: 921-932.
- INCEOGLU O. 1982. Pollen grains in some Turkish Rhinanthae (Scrophulariaceae). *Grana* 21: 83-96.
- INFOSTAT. 2008. InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- KARRFALT E. E. & A. S. TOMB. 1983. Air spaces, secretory cavities, and the relationship between Leucophylleae (Scrophulariaceae) and Myoporaceae. *Systematic Botany* 8: 29-32.
- KARIM F. M. & A. A. EL-OQLAH. 1989. Palynological studies in the family Scrophulariaceae from Jordan and Iraq. *Pollen et Spores* 31 (3-4): 203-214.
- KAUL M. L. H. 1969. Cytogenetical studies on ecological races of *Mecardonia dianthera* (SW) Pennell I. Cytology, floral-biology and pollination mechanism. *Cytologia* 34: 169-177.
- KHEIRI S. & M. KHAYAMI. 2006. Pollen morphology os some species of *Verbascum* (Scrophulariaceae) in Urmia. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 9: 434-436.
- LACADENA J. R. 1996. *Citogenética*. Ed. Complutense. Madrid.
- LEITCH I. J. & M. D. BENNETT. 1997. Polyploidy in Angiosperms. *Trends Plant Science* 2: 470-476.

- LERSTEN N. R. & J. M. BEAMAN. 1998. First report of oil cavities in Scrophulariaceae and reinvestigation of air spaces in leaves of *Leucophyllum frutescens*. *American Journal of Botany* 85: 1646-1649.
- & J. D. CURTIS. 1997. Anatomy and distribution of foliar idioblasts in *Scrophularia* and *Verbascum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 84: 1638-1645.
- 2001. Idioblasts and other unusual internal foliar secretory structures in Scrophulariaceae. *Plant Systematics and Evolution* 227: 63-73.
- LEVAN A., FREDGA K. & A. A. SANDBERG. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52 (2): 201-220.
- LEWIS W. H. 1980. Polyploidy in species population. En: LEWIS, W.H. (Ed.) 1980. *Polyploidy*. Biological Relevance. Plenum Press, New York, 583 pp.
- LIMA DE FARÍA A. 1980. Classification of genes, rearrangements and chromosomes according to the field. *Hereditas* 93: 1-46.
- LINNÉ, C. 1759. *Systema Naturae* Ed. 10: 1091, 1118, 1374.
- LUMARET R. 1988. Adaptative strategies and ploidy levels. *Acta Oecology Plant* 9: 83-93.
- LUQUE R. H. C. de 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 8GS ou 8GX. *Acta Botanica Brasilica* 10: 199-212.
- MACEIRA N. O., P. JACQUARD & R. LUMARET. 1993. Competition between diploid and derivative autotetraploid *Dactylis glomerata* L. from Galicia. Implications for the establishment of novel polyploid populations. *New Phytologist* 124: 321-328.
- MAKBUL S., K. COSKUNCELEBI, Z. TURKMEN & O. BEYAZOGLU. 2006. Morphology and anatomy of *Scrophularia* (Scrophulariaceae) taxa from NE Anatolia. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botánica* 48 (1): 33-43.
- MARCHESI E. 1997. Scrophulariaceae en el Uruguay. *Agrociencia* 1: 60-79.

- MARTINEZ CROVETTO R. 1980. Plantas mágicas de los indios guaraníes de Misiones. *La Antropología Americanista en la Actualidad*. Mexico. 2: 447-454.
- MARTINEZ-ORTEGA M. M., J. SANCHEZ SANCHEZ & E. RICO. 2000. Palinological study of *Veronica* and Sect. *Veronicastrum* (Scrophulariaceae) and its taxonomic significance. *Grana* 39: 21-31.
- MASTERSON J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-424.
- METCALFE C. R. & L. CHALK. 1957. *Anatomy of the Dicotyledons*. II Scrophulariaceae. Clarendon Press. Oxford.
- 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. I. Clarendon Press. Oxford.
- 1983. *Anatomy of the Dicotyledons*. II. Clarendon Press. Oxford
- MINOD M. 1918. Contribution a l'étude du genre *Stemodia* et du groupe des Stemodiées en Amérique. *Thèse N° 606*. Université de Genève, Genève.
- MOLAU U. 1984. New taxa and combinations in *Calceolaria* (Scrophulariaceae) from Perú and Bolivia. *Nordic Journal of Botany* 4: 29-654.
- 1990. The genus *Bartsia* (Scrophulariaceae-Rhinanthoideae) *Opera Botanica* 102: 1-99.
- MOORE R. J. 1973. Index to Plant Chromosome Numbers 1967-1971. *Regnum Vegetabile* 90: 539 pp.
- NARANJO C. A., FERRARI M. R., PALERMO, A. M. & L. POGGIO. 1998. Karyotype, DNA content and meiotic behaviour in five South American species of *Vicia* (Fabaceae). *Annales Botany* 82: 757-764.
- NARAYAN R. K. J. & A. DURRANT. 1983. DNA distribution in chromosomes of *Lathyrus* species. *Genetica* 61: 47-53.

- NEGRÓN-ORTIZ V. 2007. Chromosome numbers, nuclear DNA content, and polyploidy in *Consolea* (Cactaceae), an endemic cactus of the Caribbean Islands. *American Journal of Botany* 94: 1360-1370
- NOHRA C, RODRIGUEZ C, BUENO A, MARTA LUCÍA. 2006. Study of the cytogenetic diversity of *Physalis peruviana* L. (Solanaceae). *Acta Biologica Colombia* 11 (2): 75-85.
- NOVARA L. J. & F. C. JUAREZ de VARELA. 1997. Scrophulariaceae. *Flora del Valle de Lerma*. Aportes Botánicos de Salta, Flora 4: 1-64.
- OLIVEIRA M. de, V.; FORNI-MARTINS E. R.; MAGALHÃES, P. M. & M. ALVES. 2004. Chromosomal and morphological studies of diploid and polyploid cytotypes of *Stevia rebaudiana* (Bertoni) Bertoni (Eupatorieae, Asteraceae). *Genetics and Molecular Biology* 27 (2): 215-222.
- OLMSTEAD R. G. & P. A. REEVES. 1995. Evidence for polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcl* and *ndhF* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 176-193.
- OLMSTEAD R. G., DEPAMPHILIS C. W., WOLFE A. D. YOUNG N. D., ELISONS W. J. & P. A. REEVES. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany* 88: 348-361.
- OXELMAN B., KORNHALL P., OLMSTEAD R. G. & B. BREMER. 2005. Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon* 54: 411-425.
- OTTO S. P. & J. WHITTON. 2000. Polyploid incidence and Evolution. *Annual Review of Genetics* 34: 401-437.

- PANSERI A. F., SEIJO G. & V. G. SOLIS NEFFA. 2008. Análisis de la producción y frecuencia de microsporas no reducidas en diploides de *Turnera sidoides* (Turneraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43 (1-2): 95-101.
- PASZKO B. 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices. *Plant Systematics and Evolution* 258: 39-48.
- PENNELL F. W. 1920. Scrophulariaceae of Colombia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 72: 136-188.
- 1921. Scrophulariaceae of the West Gulf States. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 73: 459-536.
- 1923. Scrophulariaceae of Cuba. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 75:1-21.
- 1935. The Scrophulariaceae of Eastern Temperate North America. *Monographs Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1: 1-650.
- POGGIO L., BURGHARDT A. D. & J. H. HUNZIKER. 1989. Nuclear DNA variation in diploid and polyploidy taxa of *Larrea* (Zigophyllaceae). *Heredity* 63: 321-333.
- & C. A. NARANJO. 1990. Contenido de ADN y evolución en las plantas superiores. *Acad. Nac. Cs. Ex. Fís. Nat., Monogr.* 5: 27-37.
- 2004. *Citogenética*. En: Echenique, V. Rubinstein C. & L. Mroginski (Eds.) *Biología y Mejoramiento Vegetal*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria: 69-79.
- PRINGLE G. J. & B. G. MURRAY. 1992. Polyploidy and Aneuploidy in the Tamarillo, *Cyphomandra betacea* (Cav.) Sendt. (Solanaceae). *Plant Breeding* 108 (2): 132 - 138
- PUNT W., BLACKMORE S., NILSSON S. & A. LE THOMAS. 1994. *Glossary of pollen and spore terminology*. LPP Foundation, University of Utrecht, The Netherlands.

- PUNT W., HOEN P. P., BLACKMORE S., NILSSON S. & A. LE THOMAS. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Paleobotany and Palynology* 143: 1-81.
- RAGHAVAN T. S. & V. K. SRINIVASAN. 1940. Studies in the Scrophulariaceae I. *Cytologia* 11 (1-2): 37-54.
- RAHMANZADEH, R. K. MULLER K. FISCHER E. BARTELS D. & T. BORSCH. 2005. The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *Plant Biology* 7: 67-78.
- RAMSEY J. & D. W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in the flowering plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 29: 467-501.
- RIESEBERG L. H., WHITTON, J. & K. GARDNER. 1999. Hybrid zones and the genetic architecture of a barrier to gene flow between two sunflower species. *Genetics* 152: 713-727.
- ROMERO ZARCO C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530.
- SAEIDI-MEHRVARZ S. & A. KHARABIAN. 2005. Chromosome counts of some *Veronica* L. (Scrophulariaceae) species from Iran. *Turkish Journal of Botany* 29: 263-267.
- & M. ZARREI. 2006. Pollen morphology of some species of the genus *Veronica* (Scrophulariaceae) in Iran. *Wulfenia* 13: 1-9.
- SANTOS F. A. R. & T. S. MELHEM. 1999. Palinologia da Tribo Caprariaceae (Scrophulariaceae) do Brasil. *Acta Biológica Leopoldensia* 21 (2): 175-181.
- SANTOS, F. A. R. & T. S. MELHEM. 2000. Ornamentação do tipo padrão-Croton em grãos de pólen de Scrophulariaceae. *Acta Botanica Malacitana* 25: 81-92.

- SEGRAVES, K. A. & J. N. THOMPSON, 1999. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution* 53 (4): 1114-1127.
- SOLEREDER H. 1986. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. I. Ajay Book Service. New Delhi.
- SOLIS NEFFA V. G. 1996. Cariotipos de especies de *Turnera* (Turneraceae). *Bomplandia* 9: 121-127.
- SOLIS NEFFA V. G. 2000. Estudios biosistemáticos en el complejo *Turnera sidoides* L. (Turneraceae, Leiocarpaceae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.
- SOLTIS D. E. & P. S. SOLTIS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 348-352.
- SOLTIS. D. E., SOLTIS P. S. & J. A. TATE. 2003. Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. *New Phytologist* 161: 173-191.
- SOSA MARÍA M. & G. SEIJO. 2002. Chromosome Studies in Argentinean Species of *Stemodia* L. (Scrophulariaceae). *Cytologia* 67 (3): 261-266.
- STAFLEU F. A. & R. S. COWAN. 1983. *Taxonomic Literature* (2da. ed.), 7 vols. Dr. Junk, The Hague.
- STANDLEY P. C. & L. O. WILLIAMS. 1973. Flora de Guatemala. *Fieldiana: Botany*. 24 (IX, 4): 319-416.
- STEBBINS G. L. 1947. Types of polyploids: Their classification and significance. *Advances Genetic* 1: 403-429.
- 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Ed. Arnold, London.
- STEINER K. E. 1996. Chromosome numbers and relationships in tribe Hemimerideae. *Systematic Botany* 21: 63-76.

- SUBRAMANIAN D. & R. PONDMUDI. 1987. Cytotaxonomical studies of South Indian *Scrophulariaceae*. *Cytologia* 52: 529-541.
- SUGIYAMA S.-I. 2005. Polyploidy and Cellular Mechanisms Changing Leaf Size: Comparison of Diploid and Autotetraploid Populations in Two Species of *Lolium*. *Annals of Botany* 96(5):931-938.
- SUTTON D. A. & R. J. HAMPSHIRE. 2001. Scrophulariaceae. En (Ed: Stevens, W. D., C. Ulloa Ulloa, A. Pool & O. M. Montiel. Flora de Nicaragua). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85 (III): 2354-2368.
- THOMPSON J. D. & R. LUMARET. 1992. The evolutionary dynamic of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 302-307.
- TURNER B. L. & C. P. COWAN. 1993a. Taxonomic overview of *Stemodia* (*Scrophulariaceae*) for North America and the West Indies. *Phytologia* 74 (2): 61-103.
- 1993b. Taxonomic overview of *Stemodia* (*Scrophulariaceae*) for South America. *Phytologia* 74 (4): 281-324.
- VARGHESE T. M. 1968. Studies in the family Scrophulariaceae- II Pollen morphology. *Journal of Palynology*, 6 (2): 91-97.
- WANG H., MILL R. R. & S. BLACKMORE. 2003. Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*). *Plant Systematic and Evolution* 237: 1-17.
- WARNER D. A., KU M. S. B. & G. E. EDWARDS. 1987. Photosynthesis, Leaf Anatomy, and Cellular Constituents in the Polyploid C₄ Grass *Panicum virgatum*. *Plant Physiology* 84 (2): 461-466.
- WETTSTEIN R. V. 1895. Scrophulariaceae.-In: A. Engler & K. Prantl (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. IV: 39-107. Engelmann, Leipzig.

XIFREDA, C. C. 1999. Scrophulariaceae. En el Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Zuloaga F. O. & O. Morrone (Eds.). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 74: 1036-1057.

APÉNDICE

Apéndice

Tabla 24. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *Stemodia ericifolia*.

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,76 ± 0,06	0,82 ± 0,06	1,56 ± 0,11	50 ± 0	m
2	0,59 ± 0,00	0,59 ± 0,00	1,18 ± 0,00	50 ± 0	m
3	0,62 ± 0,03	0,64 ± 0,05	1,25 ± 0,08	49,44 ± 0,56	m
4	0,71 ± 0,06	0,76 ± 0,07	1,47 ± 0,13	47,97 ± 0,45	m
5	0,58 ± 0,04	0,66 ± 0,06	1,24 ± 0,10	47,04 ± 0,39	m
6	0,61 ± 0,07	0,70 ± 0,08	1,31 ± 0,15	46,67 ± 0,57	m
7	0,62 ± 0,03	0,75 ± 0,02	1,36 ± 0,05	45,17 ± 0,54	m
8	0,55 ± 0,05	0,77 ± 0,05	1,26 ± 0,11	43,41 ± 0,31	m
9	0,57 ± 0,03	0,80 ± 0,04	1,37 ± 0,07	41,67 ± 0,44	m
10	0,55 ± 0,03	0,81 ± 0,04	1,36 ± 0,07	40,27 ± 0,76	m
11	0,55 ± 0,03	0,93 ± 0,06	1,46 ± 0,08	37,41 ± 0,51	sm

Tabla 25. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. hassleriana*.

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,60 ± 0,01	m0,61 ± 0,01	1,20 ± 0,02	50,00 ± 0,00	m
2	0,59 ± 0,00	0,59 ± 0,00	1,18 ± 0,00	50,00 ± 0,00	m
3	0,52 ± 0,03	0,55 ± 0,04	1,05 ± 0,07	49,20 ± 0,51	m
4	0,50 ± 0,05	0,49 ± 0,05	1,04 ± 0,10	48,52 ± 0,61	m
5	0,55 ± 0,01	0,60 ± 0,01	1,16 ± 0,03	47,47 ± 0,06	m
6	0,49 ± 0,02	0,55 ± 0,01	1,05 ± 0,03	46,32 ± 0,44	m
7	0,49 ± 0,03	0,63 ± 0,03	1,10 ± 0,07	44,96 ± 0,23	m
8	0,46 ± 0,04	0,65 ± 0,04	1,05 ± 0,08	43,81 ± 0,39	m
9	0,42 ± 0,03	0,53 ± 0,04	0,98 ± 0,05	42,72 ± 1,43	m
10	0,39 ± 0,02	0,60 ± 0,01	1,02 ± 0,03	38,17 ± 1,76	m
11	0,37 ± 0,02	0,62 ± 0,04	1,05 ± 0,06	35,62 ± 1,66	sm

Tabla 26. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. hyptoides* (2n=22).

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,98 ± 0,04	0,98 ± 0,04	1,89 ± 0,08	50,00 ± 0	m
2	0,81 ± 0,03	0,82 ± 0,04	1,63 ± 0,07	49,57 ± 0,44	m
3	0,81 ± 0,05	0,86 ± 0,06	1,67 ± 0,11	48,71 ± 0,54	m
4	0,78 ± 0,08	0,84 ± 0,08	1,55 ± 0,19	47,91 ± 0,61	m
5	0,84 ± 0,10	0,94 ± 0,09	1,76 ± 0,19	47,41 ± 0,42	m
6	0,80 ± 0,03	0,93 ± 0,04	1,64 ± 0,09	46,77 ± 0,48	m
7	0,74 ± 0,06	0,88 ± 0,08	1,68 ± 0,12	45,93 ± 0,55	m
8	0,74 ± 0,07	0,93 ± 0,09	1,62 ± 0,14	44,58 ± 0,23	m
9	0,74 ± 0,06	1,00 ± 0,08	1,83 ± 0,14	42,73 ± 0,29	m
10	0,68 ± 0,06	0,95 ± 0,08	1,68 ± 0,14	41,97 ± 0,18	m
11	0,58 ± 0,02	0,97 ± 0,05	1,56 ± 0,07	37,53 ± 0,47	sm

Tabla 27. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. hyptoides* (2n=44).

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,61 ± 0,03	0,61 ± 0,03	1,22 ± 0,06	50 ± 0	m
2	0,54 ± 0,00	0,54 ± 0,00	1,07 ± 0,08	50 ± 0	m
3	0,53 ± 0,03	0,55 ± 0,03	1,08 ± 0,08	49,07 ± 0,59	m
4	0,52 ± 0,03	0,55 ± 0,03	1,07 ± 0,05	48,59 ± 0,74	m
5	0,52 ± 0,03	0,58 ± 0,04	1,11 ± 0,06	47,27 ± 0,81	m
6	0,51 ± 0,02	0,58 ± 0,07	1,09 ± 0,67	46,78 ± 0,17	m
7	0,50 ± 0,05	0,60 ± 0,06	1,11 ± 0,05	45,45 ± 0,42	m
8	0,47 ± 0,04	0,59 ± 0,04	1,06 ± 0,59	44,33 ± 0,59	m
9	0,47 ± 0,04	0,61 ± 0,04	1,08 ± 0,09	43,51 ± 0,18	m
10	0,47 ± 0,03	0,58 ± 0,03	1,05 ± 0,27	44,76 ± 0,72	m
11	0,38 ± 0,02	0,63 ± 0,02	1,01 ± 0,07	37,5 ± 1,28	sm

Tabla 28. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. lanceolata*

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,96 ± 0,07	1,00 ± 0,21	2,01 ± 0,18	49,21 ± 0,49	m
2	0,91 ± 0,03	1,00 ± 0,13	1,96 ± 0,11	48,54 ± 0,47	m
3	0,96 ± 0,06	1,03 ± 0,14	1,99 ± 0,12	48,77 ± 0,39	m
4	0,87 ± 0,07	0,99 ± 0,18	1,88 ± 0,16	47,16 ± 0,30	m
5	1,05 ± 0,11	1,10 ± 0,25	2,10 ± 0,21	46,47 ± 0,94	m
6	0,92 ± 0,09	1,01 ± 0,21	1,90 ± 0,18	46,87 ± 0,31	m
7	0,99 ± 0,06	1,11 ± 0,17	2,06 ± 0,13	45,97 ± 0,87	m
8	0,91 ± 0,06	1,11 ± 0,17	2,04 ± 0,13	45,65 ± 0,29	m
9	0,88 ± 0,07	1,09 ± 0,21	1,97 ± 0,16	45,36 ± 0,44	m
10	0,82 ± 0,04	1,00 ± 0,15	1,77 ± 0,12	44,44 ± 0,44	m
11	0,64 ± 0,06	1,11 ± 0,06	1,73 ± 0,17	37,18 ± 1,97	sm

Tabla 29. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. lobelioides*.

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,87 ± 0,04	0,87 ± 0,04	1,74 ± 0,07	50 ± 0	m
2	0,82 ± 0,03	0,82 ± 0,03	1,65 ± 0,06	50 ± 0	m
3	0,81 ± 0,03	0,82 ± 0,04	1,63 ± 0,07	49,68 ± 0,32	m
4	0,77 ± 0,02	0,79 ± 0,03	1,56 ± 0,06	49,67 ± 0,33	m
5	0,75 ± 0,05	0,79 ± 0,06	1,54 ± 0,11	48,88 ± 0,47	m
6	0,75 ± 0,04	0,80 ± 0,06	1,55 ± 0,10	48,59 ± 0,42	m
7	0,76 ± 0,06	0,83 ± 0,07	1,59 ± 0,12	47,80 ± 0,73	m
8	0,83 ± 0,03	0,93 ± 0,03	1,76 ± 0,05	47,06 ± 0,55	m
9	0,76 ± 0,03	0,89 ± 0,04	1,65 ± 0,07	46,08 ± 0,52	m
10	0,74 ± 0,05	0,87 ± 0,05	1,61 ± 0,09	45,65 ± 0,38	m
11	0,69 ± 0,04	0,84 ± 0,04	1,53 ± 0,09	45,13 ± 0,29	m
12	0,68 ± 0,03	0,85 ± 0,03	1,53 ± 0,05	44,32 ± 0,58	m
13	0,72 ± 0,05	0,94 ± 0,08	1,66 ± 0,12	43,35 ± 0,70	m
14	0,76 ± 0,03	0,95 ± 0,10	1,66 ± 0,17	42,66 ± 0,48	m
15	0,68 ± 0,04	0,92 ± 0,05	1,60 ± 0,09	42,23 ± 0,35	m
16	0,75 ± 0,02	1,05 ± 0,02	1,80 ± 0,04	41,82 ± 0,15	m
17	0,62 ± 0,03	0,91 ± 0,05	1,53 ± 0,08	40,33 ± 0,33	m
18	0,62 ± 0,03	0,93 ± 0,05	1,55 ± 0,08	39,94 ± 0,06	m
19	0,65 ± 0,03	1,02 ± 0,05	1,64 ± 0,08	39,48 ± 0,30	m
20	0,66 ± 0,03	1,06 ± 0,06	1,69 ± 0,10	39,10 ± 0,37	m
21	0,61 ± 0,04	1,02 ± 0,05	1,69 ± 0,08	36,03 ± 0,65	sm
22	0,58 ± 0,01	1,11 ± 0,08	1,75 ± 0,04	33,12 ± 1,35	sm

Tabla 30. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. stricta*.

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,91 ± 0,02	0,92 ± 0,02	1,84 ± 0,03	49,68 ± 0,32	m
2	0,99 ± 0,07	1,03 ± 0,08	2,02 ± 0,15	49,05 ± 0,43	m
3	0,71 ± 0,07	0,76 ± 0,07	1,47 ± 0,13	48,41 ± 0,47	m
4	0,64 ± 0,04	0,70 ± 0,06	1,34 ± 0,10	47,70 ± 0,73	m
5	0,83 ± 0,06	0,96 ± 0,07	1,79 ± 0,14	46,16 ± 0,40	m
6	0,75 ± 0,05	0,88 ± 0,05	1,63 ± 0,09	45,78 ± 0,48	m
7	0,71 ± 0,05	0,90 ± 0,06	1,61 ± 0,11	44,09 ± 0,64	m
8	0,72 ± 0,05	0,96 ± 0,04	1,68 ± 0,09	42,45 ± 0,71	m
9	0,76 ± 0,07	1,06 ± 0,07	1,82 ± 0,14	41,71 ± 0,70	m
10	0,58 ± 0,05	0,93 ± 0,10	1,51 ± 0,15	38,66 ± 1,39	m
11	0,56 ± 0,02	1,07 ± 0,06	1,63 ± 0,08	34,52 ± 0,54	sm

Tabla 31. Medidas en micras de los cromosomas somáticos de *S. verticillata*.

Par	Longitud cromosómica			IC	Nomenclatura
	BC	BL	LT		
1	0,81± 0,03	0,81± 0,03	1,62 ± 0,06	50 ± 0	m
2	0,66 ± 0,03	0,66 ± 0,03	1,32 ± 0,07	50 ± 0	m
3	0,71 ± 0,06	0,78 ± 0,08	1,49 ± 0,13	47,69 ± 0,73	m
4	0,71 ± 0,04	0,79 ± 0,04	1,50 ± 0,08	47,07 ± 0,42	m
5	0,60 ± 0,04	0,71 ± 0,05	1,31 ± 0,09	46,14 ± 0,52	m
6	0,57 ± 0,05	0,71 ± 0,06	1,28 ± 0,11	44,75 ± 0,67	m
7	0,50 ± 0,05	0,65 ± 0,05	1,15 ± 0,11	43,37± 0,60	m
8	0,57 ± 0,03	0,79 ± 0,04	1,37 ± 0,06	41,93 ± 0,78	m
9	0,50 ± 0,04	0,72 ± 0,07	1,22 ± 0,11	40,51 ± 1,22	m
10	0,53 ± 0,04	0,84 ± 0,09	1,37 ± 0,12	38,60 ± 1,61	m
11	0,49 ± 0,03	0,93 ± 0,08	1,41 ± 0,10	34,61 ± 1,60	sm