

PATRONES DE VENACIÓN FLORAL EN TRES ESPECIES DE PAULLINIEAE (SAPINDACEAE)

STELLA M. SOLÍS¹ y MARÍA S. FERRUCCI²

Summary: Floral venation patterns in three species of Sapindaceae-Paullinieae. The floral venation patterns of *Cardiospermum grandiflorum*, *Urvillea chacoensis* and *Thinouia mucronata*, are surveyed. These species are monoecious and the inflorescence is a thyrses carrying staminate and bisexual flowers functionally pistillate. *Cardiospermum grandiflorum* and *U. chacoensis* belong to the subtribe Paulliniinae which is characterized by obliquely zygomorphic flowers, whereas *T. mucronata* belongs to the monotypic Thinouiinae which presents actinomorphic flowers. Vascular pattern is similar in both types of flowers of the studied species; from one ectofloic siphonostele depart vascular traces that supply the perianth whorls displaying phenomena of progressive fusion and adnation. Vascular tissue supplying the nectaries is characterized by strands of phloem. Regarding the floral vasculature in these species, differences in the vasculature lay primarily in the number of the sepal-petal complexes traces departing from the central ectophloic siphonostele; whereas the venation pattern of the fertile verticils is common to them. The data obtained support the basal position of *Thinouia* in the tribe Paullinieae.

Key words: Sapindaceae, Paullinieae, flower venation patterns, *Cardiospermum grandiflorum*, *Urvillea chacoensis*, *Thinouia mucronata*.

Resumen: Se analizaron los patrones de venación floral en *Cardiospermum grandiflorum*, *Urvillea chacoensis* y *Thinouia mucronata* (Sapindaceae-Paullinieae). Estas especies son monoicas y la inflorescencia es un tirso que posee flores estaminadas y bisexuadas funcionalmente pistiladas. *Cardiospermum grandiflorum* y *U. chacoensis* pertenecen a la subtribu *Paulliniinae*, caracterizada por las flores oblicuamente zigomorfas; mientras *T. mucronata* pertenece a *Thinouiinae*, subtribu monotípica con flores actinomorfas. En las especies estudiadas el patrón de venación es similar en ambos tipos de flores, a partir de una sifonostela ectofloica central irradian trazas vasculares que inervan los verticilos periánticos, presentando el fenómeno de progresiva fusión y adnación. El tejido vascular que inerva los nectarios está representado por cordones de floema. En relación a la vascularización floral de estas especies, las diferencias en la venación se observan en las trazas de los complejos sépalo-petalar que irradian de la sifonostela ectofloica central; mientras el patrón de venación de los verticilos fértiles es común a todas ellas. La información obtenida apoya la posición basal de *Thinouia* en la tribu Paullinieae.

Palabras clave: Sapindaceae, Paullinieae, vascularización floral, *Cardiospermum grandiflorum*, *Urvillea chacoensis*, *Thinouia mucronata*.

¹ Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), C.C. 209, 3400 - Corrientes, Argentina. Autor para correspondencia, E-mail: estelissolis@yahoo.com

² Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste, Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), C.C. 209, 3400-Corrientes, Argentina. E-mail: msferrucci@yahoo.com.ar

INTRODUCCIÓN

La familia Sapindaceae consta de 14 tribus, (Radlkofer, 1931-1934), de las cuales sólo *Paullinieae* posee especies con hábito trepador, las restantes son arbóreas o arbustivas. Esta tribu presenta dos subtribus *Paulliniinae* y *Thinouiinae*;

las especies son monoicas con flores estaminadas y bisexuadas funcionalmente pistiladas.

Cardiospermum L. y *Urvillea* Kunth, pertenecen a *Paulliniinae*, subtribu que se caracteriza por presentar flores oblicuamente zigomorfas, con corola tetrámera, los pétalos con la escama en forma de capucha, generalmente insertos en una pequeña depresión de las glándulas nectaríferas. Los frutos pueden ser esquizocarpos o cápsulas (Radlkofer, 1931-1934; Ferrucci, 2000a).

La subtribu *Thinouiinae* cuenta con un único género, *Thinouia* Triana & Planch., de posición basal en la tribu (Muller & Leenhouts, 1976; Ferrucci & Anzótegui, 1993; Ferrucci, 2000b). El carácter más significativo para diferenciarla de *Paulliniinae* es la simetría floral, *Thinouia* posee flores actinomorfas, con cáliz pentámero, gamosépalo, con los sépalos soldados en 1/3 basal, de apertura precoz y la corola es pentámera, dialipétala; otros caracteres que distinguen este género son el tipo de polen y la morfología del fruto.

La vascularización floral ha constituido siempre un tema relevante de investigación en taxonomía y filogenia. La venación floral no sólo ha sido utilizada para resolver problemas filogenéticos sino también para establecer homologías de los órganos florales (Gustafson, 1995). Endress *et al.* (2000) sostienen que los modelos de vascularización no gobiernan la morfología, pero dependen principalmente del modo de desarrollo y de la función de los órganos.

Los estudios de vascularización floral en especies de Sapindaceae son muy escasos. Nair & Joseph (1960) describen la anatomía vascular de las flores estaminadas y pistiladas de *Cardiospermum halicacabum* L. Recientemente, Weckerle & Rutishauser (2005) analizan la estructura del gineceo en antesis, del fruto y de la semilla en especies de *Paullinia* (5 spp.), en *Cardiospermum halicacabum* L., en *Serjania altissima* (Poepp.) Radlk. y en *Urvillea ulmacea* Kunth.

El objetivo de este trabajo es analizar la vascularización floral de *Cardiospermum grandiflorum*, *Urvillea chacoensis* y *Thinouia mucronata*, estudio que contribuirá a la interpretación de los caracteres florales en la tribu y aportará información para consideraciones filogenéticas en la familia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron botones florales preantesis de flores estaminadas y flores pistiladas de las tres especies, los mismos fueron conservados en formol acetoalcohólico (FAA). El material se deshidrató en una serie de deshidratantes y de alcohol butírico terciario (González & Cristóbal, 1997) y se incluyó en parafina (Johansen, 1940). Los cortes seriados transversales se realizaron con micrótomos rotativos en espesores de 10-15 µm, los mismos se tiñeron con safranina-azul de Astra (Luque *et al.*, 1996) y fueron montados en bálsamo de Canadá. Para el estudio de la vascularización se realizaron cortes transversales sucesivos desde el pedicelo hasta el estigma.

Las observaciones, fotografías y dibujos se efectuaron con un microscopio estereoscópico Leica MZ6 y un microscopio óptico Leica DM LB2 ambos equipos con cámara clara y cámara digital.

Los ejemplares testigo se encuentran depositados en el herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

C. grandiflorum Sw. ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. Berón de Astrada, 10-I-2007, Ferrucci *et al.* 2711; Dpto. Capital, 25-VIII-1978, Ferrucci 32; Dpto. San Cosme, 30-I-2006, Ferrucci 2217; Dpto. San Cosme, 06-II-2008, Ferrucci *et al.* 2829. Prov. Formosa: Dpto. Formosa, 1-II-2007, Ferrucci *et al.* 2745. BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, 4-IV-2006, Ferrucci *et al.* 2524.

U. chacoensis Hunz. ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. San Martín, 8-IV-2004, Meza Torres *et al.* 214. BOLIVIA. Dpto. Santa Cruz, 19-VII-2003, Ferrucci *et al.* 1785; Dpto. Santa Cruz, 29-III-2006, Ferrucci *et al.* 2258; Dpto. Santa Cruz, 12-IV-2006, Ferrucci *et al.* 2680; Dpto. Santa Cruz, 14-IV-2006, Ferrucci *et al.* 2701.

T. mucronata Radlk. ARGENTINA. Prov. Misiones: Dpto. Eldorado, 4-II-2008, Keller 5018; Dpto. Guaraní, 6-I-2007, Ferrucci *et al.* 2726; Dpto. San Ignacio, 12-II-2008, Ferrucci *et al.* 2832.

RESULTADOS

Cardiospermum grandiflorum Sw. (Fig. 1 A, B)

Morfología floral: Presenta flores reunidas en tirso racemiformes, blanquecinas, de (5,5) 6-9,25 (14) mm long. El cáliz es tetrámero con 2 sépalos externos breves, suborbiculares y 2 internos

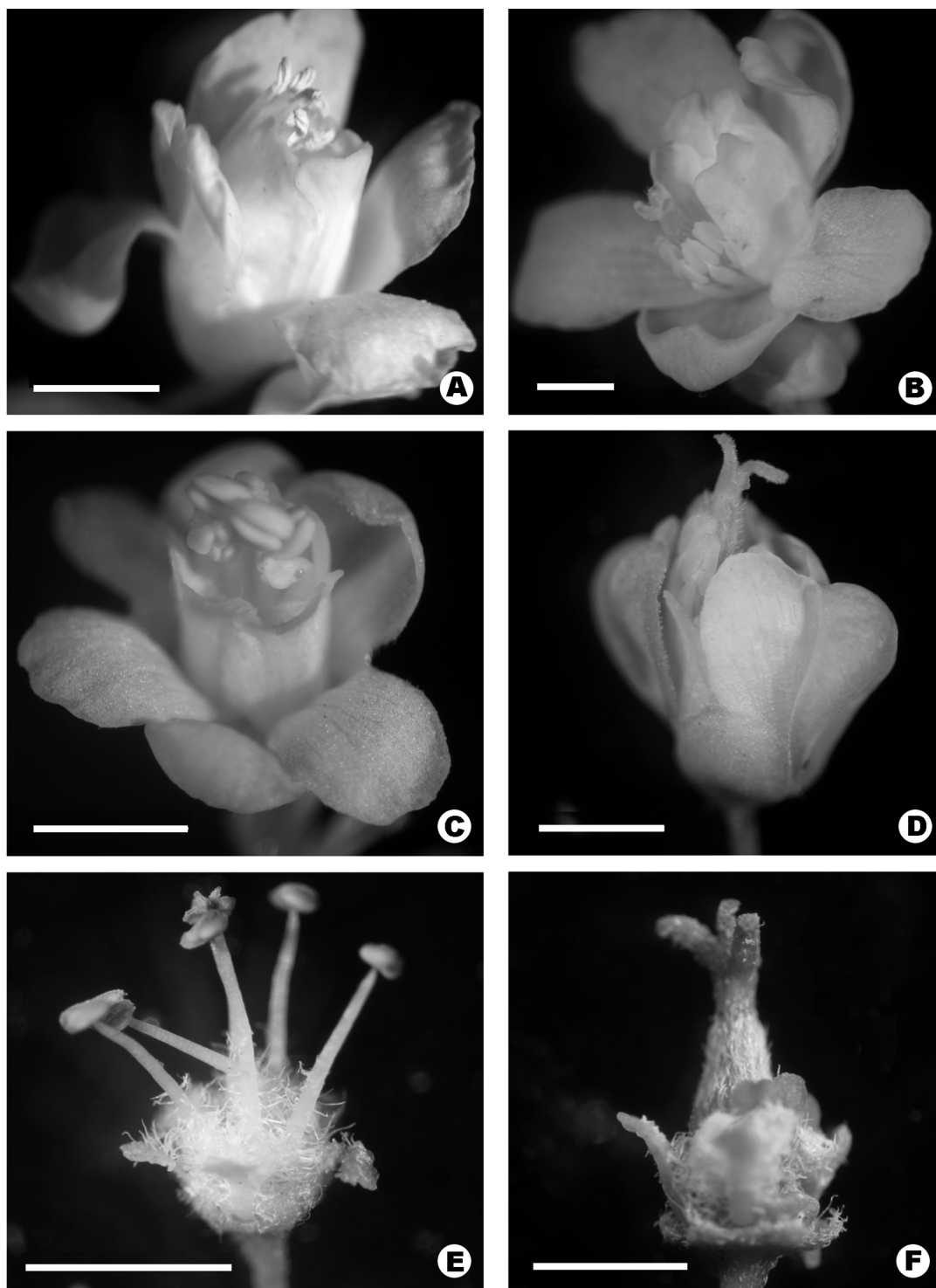


Fig. 1. *Cardiospermum grandiflorum*. **A:** Flor estaminada. **B:** Flor bisexuada funcionalmente pistilada. *Urvillea chacoensis*. **C:** Flor estaminada. **D:** Flor bisexuada funcionalmente pistilada. *Thinouia mucronata*. **E:** Flor estaminada. **F:** Flor bisexuada funcionalmente pistilada. Escala = 2 mm. A: Ferrucci *et al.* 2745 (CTES); B: Ferrucci 2217 (CTES); C: Ferrucci *et al.* 2680 (CTES); D: Meza Torres *et al.* 214 (CTES); F-G: Keller 5018 (CTES); G, material conservado en FAA).

obovados, petaloideos. La corola dialipétala, posee 4 pétalos, 2 posteriores con la escama basal simétrica, el apéndice deflexo de la escama es comparativamente largo y alcanza la base del pétalo y 2 anteriores con la escama asimétrica. Dos nectarios corniculiformes se ubican en la base del androginóforo, son blanquecinos, de 1,25-3,5 mm de altura, protegidos por el apéndice deflexo de la escama de los pétalos posteriores. El androginóforo es pubérulo, en la parte superior se insertan 8 (9) estambres conniventes en la base, de diferentes longitudes, 3 altos, 2 laterales medianos y 3 bajos. En las flores estaminadas, el gineceo está reducido a un breve pistilodio. En las flores pistiladas se diferencian 8 (9) estambres de menor longitud con anteras indehiscentes, el gineceo es excéntrico, 3-carpelar, un óvulo campilótropo por carpelo, con ovario trígono-obovoide o elipsoide, veloso y estilo filiforme más largo que las ramas del estigma.

Vascularización floral: Dos haces colaterales fundamentales se fusionan a la altura del receptáculo, constituyendo una sifonostela central ectofloica (Fig. 2 A). A partir de la misma se desprenden 6 trazas, 3 van a inervar al sépalo externo derecho y 3 al sépalo externo izquierdo (Fig. 2 B).

Cada sépalo posee 2 haces sepales marginales y un haz central, inmediatamente los 2 sepales marginales que llamaremos derecho e izquierdo, se bifurcan, el haz sepal marginal derecho va a constituir el complejo sépalo-petalar del cual una ramificación inervará el sépalo externo, el sépalo posterior y el pétalo posterior derecho. Lo mismo ocurre con el haz sepal marginal izquierdo, formando el complejo sépalo-petalar anterior (Fig. 2 C-E).

De la porción posterior de la sifonostela central se desprende una traza, denominada traza sepal media, la misma junto con los haces marginales provenientes de los complejos sépalo-petalaes posteriores del sépalo derecho y del sépalo izquierdo respectivamente, vascularizan al sépalo posterior y a los dos pétalos posteriores; los haces petalaes se ramifican para inervar la escama (Fig. 2 F-G).

De la porción anterior de la sifonostela central emergen 2 trazas. Estas trazas juntas con los haces marginales provenientes de los complejos sépalo-petalaes de los sépalos derecho e izquierdo inervan al sépalo anterior y a los 2 pétalos anteriores (Fig. 2 F-H). Las trazas petalaes de cada pétalo se

ramifican para inervar las escamas respectivamente (Fig. 2 I-J).

El tejido vascular central se ramifica hacia la parte posterior con numerosas y reducidas trazas que van a irrigar el tejido nectarífero (Fig. 2 E-H). Se reconocen entre 6-12 trazas floemáticas que llegan hasta el ápice del nectario. Las trazas están representadas por miembros de tubos cribosos, angostos y con el citoplasma teñido, células acompañantes pequeñas y células parenquimáticas de contorno poligonal de paredes rectas y núcleo conspicuo.

Posteriormente el complejo estamino-carpelar se fragmenta en 8 (9) trazas de estambres y 3 trazas dorsales carpelares (Fig. 2 I). Cada una de las trazas estaminales termina ciega en el tejido conectivo; los hacecillos varían en la misma flor y al mismo nivel de colaterales a concéntricos anficribales (Fig. 2 J-M). Las 3 trazas dorsales carpelares orientadas hacia el centro formando una estela triangular; cada uno de éstos se divide en dos haces de menor tamaño denominados haces ventrales o marginales. Los lóbulos del ovario aparecen a este nivel (Fig. 2 K, T).

En el centro del ovario se encuentran tres haces producto de la fusión de los haces ventrales del carpelo. A partir de estas trazas se desprenden los haces placentarios que irrigan los respectivos rudimentos seminales; los haces dorsales del ovario también se ramifican en hacecillos más pequeños denominados haces laterales, que recorren la pared de cada carpelo. Por encima de la región ovular, todos los hacecillos de menor calibre se fusionan a tres haces dorsales cada uno proveniente de un carpelo. El estilo se encuentra inervado por los 3 haces dorsales y los 3 haces ventrales. En la parte superior del estilo los haces ventrales se fusionan a los tres haces dorsales que terminan inervando a cada una de las tres ramas del estigma (Fig. 2 K-Y). El ovario es sinascidiado en aproximadamente la mitad de su longitud, luego simplicado, hemisimplicado próximo a la base de las tres ramas del estigma, en éste es asimplicado.

Urvillea chacoensis Hunz. (Fig. 1 C, D)

Morfología floral: Presenta flores dispuestas en tirso subracemiformes, blanquecinas, de 4-7 mm long. El cáliz es pentámero, con 2 sépalos externos ovados, breves, y 3 internos obovados, los dos anteriores brevemente soldados en la base. La corola dialipétala posee 4 pétalos, 2 posteriores y 2 anteriores,

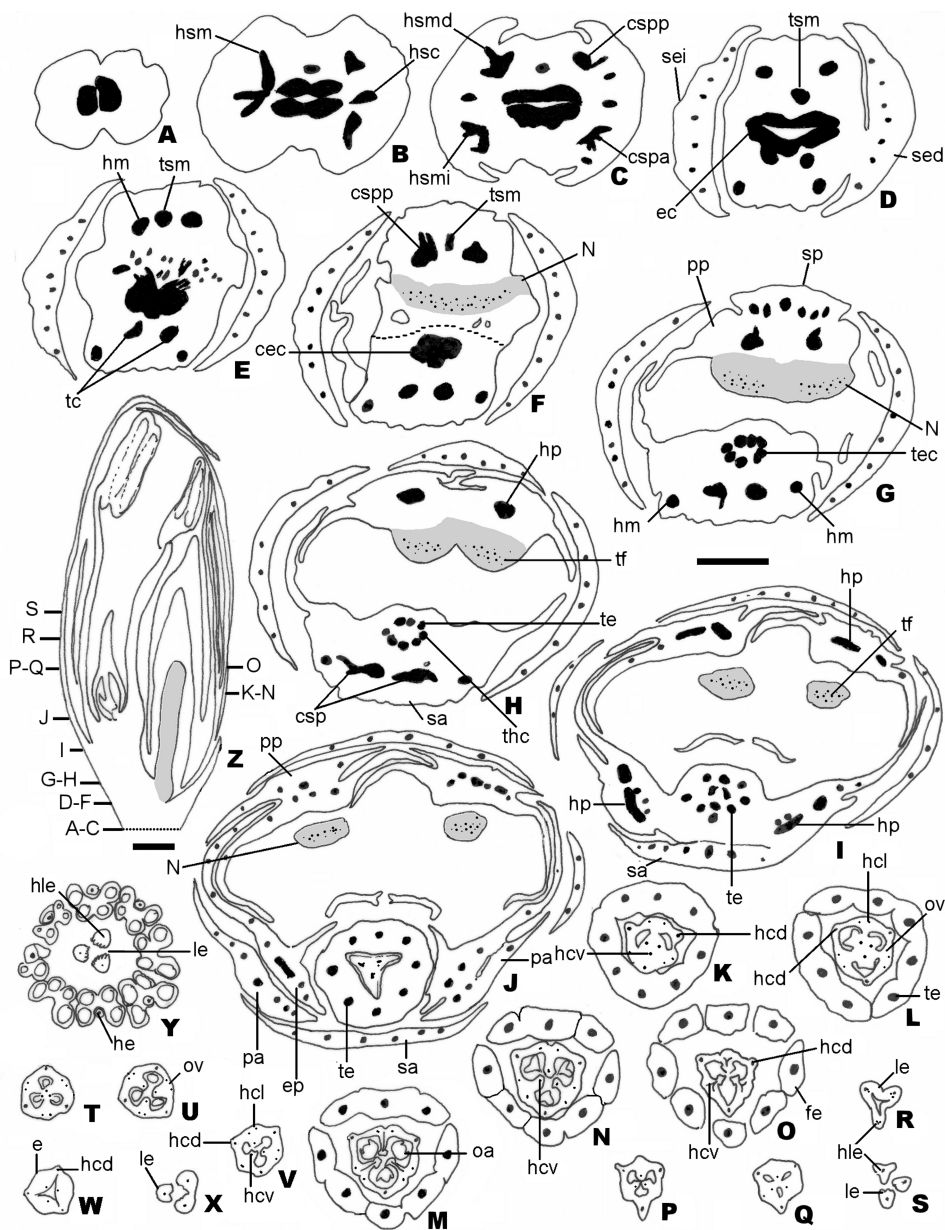


Fig. 2. Vascularización floral de *C. grandiflorum*. A-S: Cortes transversales sucesivos de una flor pistilada. T-Y: Cortes transversales sucesivos de una flor estaminada. Z: Corte longitudinal de botón floral de flor estaminada en preantesis mostrando la posición de los transcortes. Escalas: A-Z = 500 μ m. Abreviaturas: sei: sépalos externo izquierdo; sed: sépalos externo derecho; hsm: haz sepalar marginal; hsc: haz sepalar central; hsmi: haz sepalar marginal izquierdo; hsmid: haz sepalar marginal derecho; cspp: complejo sepalar-petalar; N: nectario; ec: estela central; cspp: complejo sepalar-petalar posterior; sp: sépalos posterior; cspa: complejo sepalar-petalar anterior; tsm: traza sepalar media; hm: haz marginal; pp: pétalo posterior; ep: escama petalar; n: tejido nectarífero; tc: traza central; sa: sépalos anterior; hp: haz petalar; tf: trazas floemáticas; he: haz estaminal; hcl: haz carpelar lateral; hcd: haz carpelar dorsal; hcv: haz sepalar ventral; ov: ovario; o: óvulo; oa: óvulo atrofiado; le: lóbulo estigmático; e: estilo; fe: filamento estaminal; hle: haz lóbulo estigmático. A-S: Ferrucci *et al.* 2745 (CTES); T-Z: Ferrucci 2217 (CTES).

provistos de una escama que en los pétalos posteriores es simétrica y asimétrica en los pétalos anteriores. El nectario floral, en ambos tipos de flores, se presenta fragmentado en 4 lóbulos nectaríferos, dos posteriores ovoideo-obtusos y dos anteriores conformes, menores. El androginóforo es glabro, en la parte superior se insertan 8 estambres de longitud desigual al igual que en *C. grandiflorum*. En las flores estaminadas el gineceo está reducido a un breve pistilodio. En las flores pistiladas se diferencian 8 estambres de menor longitud con las anteras indehiscentes, el gineceo es excéntrico con 3 carpelos, de 3,5 (-6) mm long., un óvulo campilótropo por carpelo, ovario trigono-obovoideo, vellosos, estilo generalmente más corto que los lóbulos del estigma.

Vascularización floral: El patrón de vascularización es similar al descripto para flores de *C. grandiflorum* (Fig. 3 A-F). Las diferencias encontradas se dan en la vascularización de los sépalos anteriores y en los lóbulos nectaríferos.

En la parte anterior, de la sifonostela central de la flor, emergen 3 trazas, 1 central y 2 laterales; posteriormente las mismas se bifurcan constituyendo 6 trazas. Éstas junto con los haces marginales provenientes de los complejos sépalo-petalar de los sépalos externos derecho e izquierdo, van a inervar a los 2 sépalos anteriores y a los 2 pétalos anteriores respectivamente (Fig. 3 B-E).

Las trazas que vascularizan los nectarios posteriores provienen de la sifonostela ectofloica central, a partir de ésta se desprenden 4 ó 5 trazas floemáticas, que inervan la porción abaxial de cada lóbulo nectarífero, las que se vuelven a ramificar hasta llegar a 3 ó 4 capas subepidérmicas. Las trazas están representadas por miembros de tubos cribosos, células acompañantes y células parenquimáticas. Los nectarios anteriores no están inervados (Fig. 3 E-G).

Con respecto a la vascularización de los verticilos fértiles el patrón es similar al descripto para *C. grandiflorum*, en las flores pistiladas (Fig. 3 J-Q) y en las flores estaminadas (Fig. 3 R-V).

Thinouia mucronata Radlk. (Fig. 1 E, F)

Morfología floral: Flores reunidas en tirsos umbeliformes, inflorescencias parciales, pedunculadas. Las flores son actinomorfas, pequeñas, de 2,5-4 mm long., blanquecino-verdosas. El cáliz es cupuliforme, pentámero, sépalos soldados en un tercio basal, lóbulos ovados. La corola es pentámera,

pétalos espatulados; glandulosos, con pelos pluricelulares lineares dispersos; escama basal soldada a la uña del pétalo, porción libre bipartida, ramas divergentes vellosas. El disco nectarífero es anular, glabro. El androceo con 5-8 estambres exsertos en la flor estaminada, 2,25-4 mm long., con filamentos vellosos en la mitad basal, anteras glabras; pistilodio pubérulo. En las flores pistiladas los estambres menores, de 1,5-1,75 mm long.; el gineceo brevemente estipitado, 3-carpelar, 1 óvulo campilótropo por carpelo inserto en la base del lóculo, ovario trigono-ovoideo, vellosos, estilo filiforme, pubérulo, más breve o más largo que los lóbulos del estigma, éste trífido.

Vascularización floral: El tejido vascular del pedicelo constituye una sifonostela ectofloica circular, que en el receptáculo, adquiere forma estrellada, de la que se desprenden 5 trazas que previa inervación de los sépalos se bifurcan formando el complejo sépalo-petalar (Fig. 4 A-B). Un haz de cada uno de estos complejos sépalo-petalar va a inervar cada uno de los sépalos, éstos se dividen dando lugar a un haz dorsal y dos marginales, todos son colaterales (Fig. 4 C-F). El otro haz del complejo denominado haz petalar se bifurca e ingresa al pétalo hasta finalizar en tres haces colaterales, uno dorsal y dos marginales, posteriormente continúa dividiéndose en varios haces vasculares pequeños que inervan la escama petalar (Fig. 4 G-H).

De la estela central a la altura del disco nectarífero, se desprenden entre 15-20 trazas floemáticas que se extienden y vuelven a ramificarse en el tejido nectarífero (Fig. 4 F-G). Estas trazas están constituidas por miembros de los tubos cribosos largos con paredes engrosadas, células acompañantes pequeñas y células parenquimáticas de mayor tamaño.

Por encima del nectario, la sifonostela central se fragmenta en 6 a 8 (en algunos casos 5) trazas concéntricas perifloemáticas, las que van a inervar a los filamentos estaminales, estos haces estaminales se extienden hasta el tejido conectivo (Fig. 4 G-I, L).

En la base del ovario, desde la estela central divergen 3 haces dorsales, 6 haces ventrales y numerosos hacillos laterales, de menor calibre (Fig. 4 I-J).

Poco por encima, donde se diferencian los lóculos del ovario, se distinguen tres carpelos fusionados, inervados por 3 trazas dorsales y 3 trazas

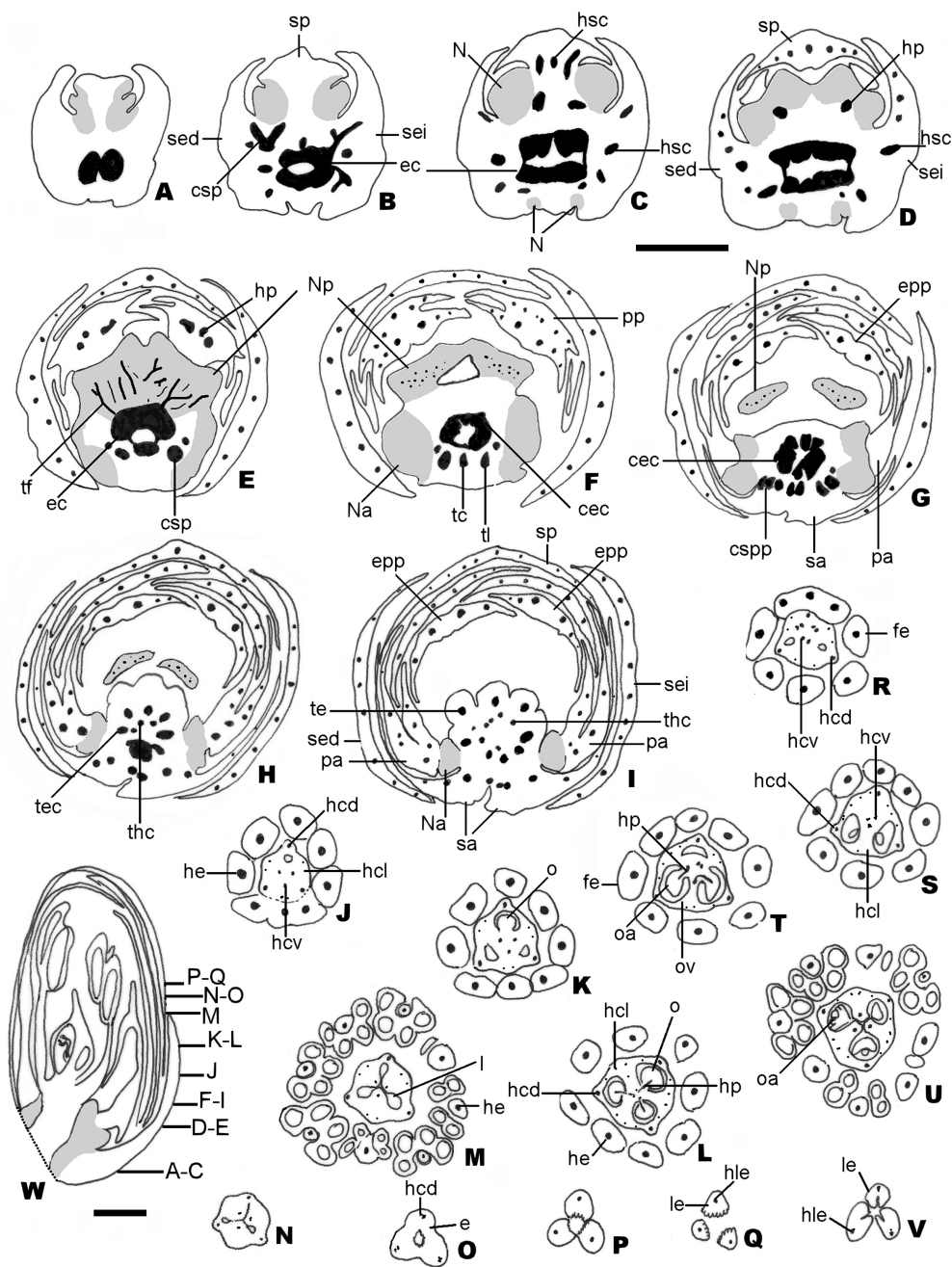


Fig. 3. Vascularización floral de *U. chacoensis*. **A-Q:** Cortes transversales sucesivos de una flor pistilada. **R-V:** Cortes transversales sucesivos de una flor estaminada. **W:** Corte longitudinal de botón floral de flor estaminada en preantesis mostrando la posición de los transcortes. Escalas: A-W = 500 μ m. Abreviaturas: sp: sépalo posterior; sei: sépalo externo izquierdo; sed: sépalo externo derecho; csp: complejo sepal-petal posterior; pa: pétalo anterior; csp: complejo sepal-petal; hsc: haz sepal central; sa: sépalo anterior; ec: estela central; hp: haz petalar; epp: escama pétalo posterior; pp: pétalo posterior; tc: traza carpelar; o: óvulo; oa: óvulo atrofiado; ov: ovario; l: lóbulo; Na: nectario anterior; Np: nectario posterior; tc: traza central; tl: traza lateral; fe: filamento estaminal; tf: traza floemática; hcd: haz carpelar dorsal; hcl: haz carpelar lateral; hcv: haz sepal ventral; he: haz estaminal; le: lóbulo estigmático; e: estilo; hle: haz lóbulo estigmático. A-Q: Ferrucci *et al.* 2680 (CTES); R-W: Meza Torres *et al.* 214 (CTES); W: Ferrucci *et al.* 2680 (CTES).

ventrales estas últimas formadas por la fusión de los 6 haces ventrales. Entre las trazas dorsales y las trazas ventrales se presentan numerosas trazas laterales que se extienden a lo largo de cada carpelo. De las trazas ventrales emergen 3 trazas que van a inervar los óvulos de cada carpelo, son los haces placentarios (Fig. 4 K-L y R-S).

Por encima de los lóculos del ovario se visualizan los hacecillos dorsales, 6 hacecillos laterales, resultado de la fusión de los hacecillos laterales menores, y 3 hacecillos ventrales; éstos se continúan en la pared del estilo (Fig. 4 M-O, T). Antes de llegar al estigma los hacecillos de cada carpelo se fusionan en un único haz, los que inervarán cada uno de los tres lóbulos del estigma (Fig. 4 P-Q, U). El ovario es sinascidiado en aproximadamente la mitad de su longitud, luego simplicado, hemisimplicado próximo a la base de las tres ramas del estigma, en éste es asimplicado.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Un elevado número de géneros de Sapindaceae presenta flores monosimétricas oblicuamente zigomorfas, carácter que comparte con Hippocastanaceae, familia incluida en Sapindaceae (Gadek *et al.*, 1996), Vochysiaceae y Moringaceae (Ronse Decraene *et al.*, 2000); mientras unos pocos géneros poseen flores actinomorfas con ciclos pentámeros alternos. En Sapindaceae la monosimetría floral está ligada a pérdida de órganos tales como pétalos, estambres y carpelos. El gineceo triangular tiene un fuerte impacto en la reorganización oblicua de la simetría de la flor, pérdida de órganos y desvío de los estambres (Ronse Decraene *et al.*, 2000).

Cardiospermum grandiflorum, *U. chacoensis* (Paulliniinae) y *T. mucronata* (Thinouinae) comparten el suministro vascular inicial, en estas especies ingresa a la flor una sifonostela central ectofloica. Con respecto a la innervación del perianto se reconocen tres patrones, en *C. grandiflorum* divergen 7 trazas (3 derechas y 3 izquierdas en el nivel inferior, poco más arriba 1 traza posterior y por encima 2 trazas anteriores); en *U. chacoensis*, 8 trazas (3 derechas y 3 izquierdas en el nivel inferior, poco más arriba 1 traza posterior y por encima 3 trazas anteriores) y en *T. mucronata* divergen 5 trazas responsables de la innervación del perianto. Con respecto a

la vascularización del nectario, *Thinouia* se destaca por una profusa irrigación, estado del carácter que estaría asociado a la posición basal de este género en la tribu (Solís, inéd.). Por otra parte, las tres especies analizadas comparten el patrón de venación de los verticilos fértiles.

En Sapindaceae (incl. Hippocastanaceae) son comunes los pétalos provistos de una escama ventral (Radlkofer, 1895; Leinfellner, 1955, 1958). Las escamas en la superficie ventral de los pétalos son comúnmente interpretadas como parte de los pétalos (Leinfellner, 1954, 1958). En las tres especies aquí analizadas la escama está vascularizada, observación que coincide con lo citado por Radlkofer (1895) y por Leinfellner (1958) para otras especies de la familia. En las eudicotiledóneas, en Rosídeas, clado eurosídeas II varios grupos presentan elaboraciones ventrales del pétalo (Endress & Matthews, 2006a,b).

Aunque los nectarios florales, en las especies aquí analizadas, varían en la morfología desde un par de lóbulos nectaríferos corniculiformes posteriores en *C. grandiflorum*, 4 lóbulos, 2 posteriores y 2 anteriores, en *U. chacoensis* y un disco en *T. mucronata*, en todos los casos son extraestaminales y están innervados por trazas de floema que se desprenden de la estela central. En especies de Paulliniinae, el néctar es secretado a través de nectarostomas (Solís, inéd.). La presencia del disco nectarífero extraestaminal es un carácter que aparece regularmente en Sapindales.

Las especies analizadas comparten el patrón de venación de los verticilos fértiles. Con respecto al androceo, un carácter notable en especies de Paulliniinae es la diferencia en longitud que presentan los estambres, 3 altos anteriores, 2 medianos laterales y 3 cortos posteriores. Los hacecillos que innervan los estambres en *C. grandiflorum* y *U. chacoensis* varían de colaterales a perifloemáticos, mientras que en *T. mucronata* son siempre perifloemáticos. En la familia, los géneros con 8 estambres han perdido 2 en un proceso de reducción. La interpretación más plausible para Sapindaceae sería que han derivado de un androceo diplostémono ancestral, en la actualidad se observa este carácter en los géneros paleotropicales *Blighia* K. D. Koenig, *Diploglottis* Hook. f., *Eriocoelum* Hook. f., *Laccodiscus* Radlk. y *Lecanodiscus* Planch. ex Benth. (Radlkofer, 1895).

En las especies aquí estudiadas, el patrón de desarrollo del gineceo, con el ovario sinascidiado en

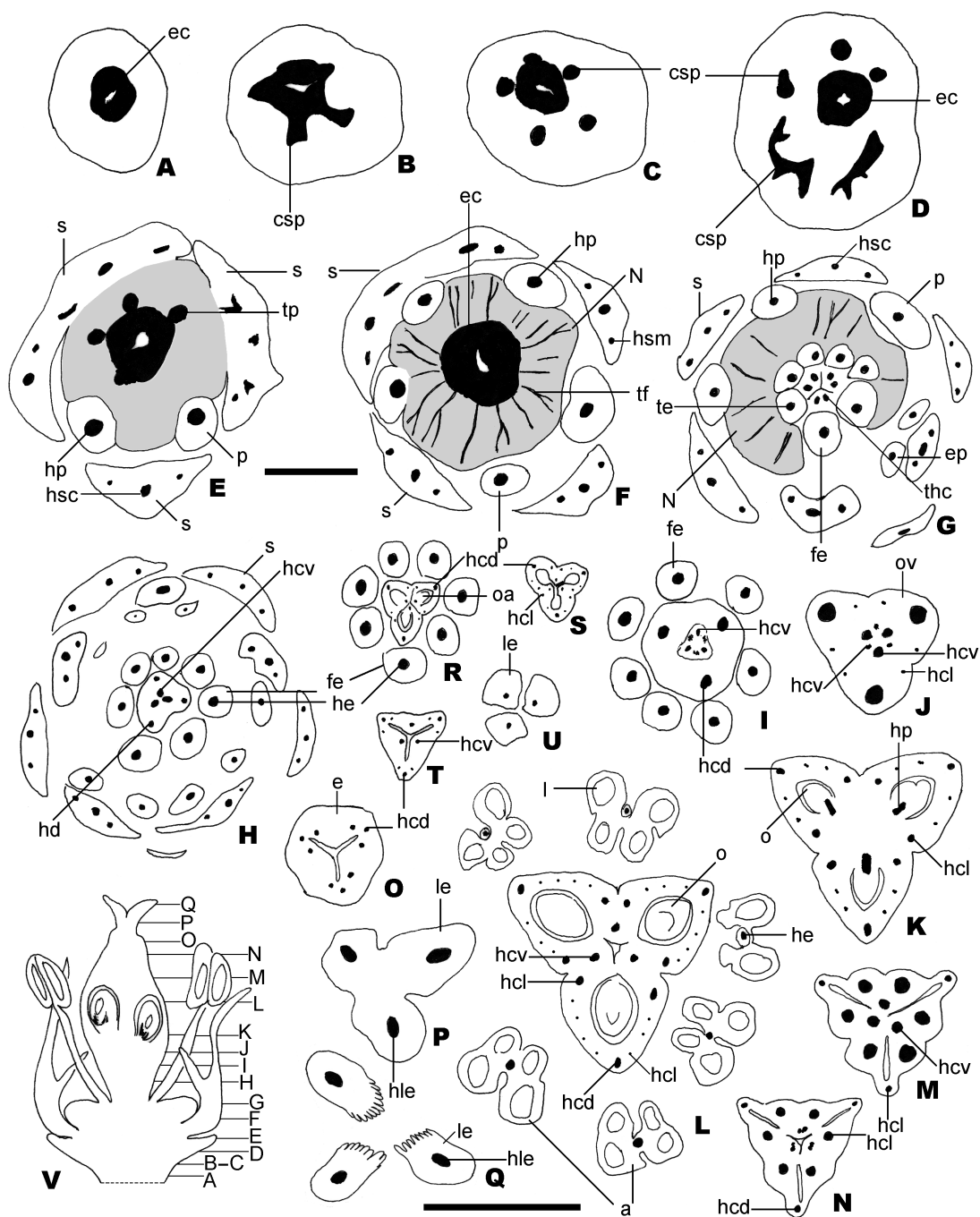


Fig. 4. Vascularización floral de *Thinouia mucronata*. **A-Q:** Cortes transversales sucesivos de una flor pistilada. **R-U:** Cortes transversales sucesivos de una flor estaminada. **V:** Corte longitudinal de un botón floral de flor pistilada mostrando la posición de los transcortes. Escalas: A-H = 500 µm; R-U = 200 µm I-Q, V = 500 µm. Abreviaturas: s: sépalo; csp: complejo sépalo-petalar; ec: estela central; p: pétalo; tp: traza petalar; hp: haz petalar; hsm: haz sepalar marginal; hsc: haz sepalar central; N: nectario; ep: escama petalar; hp: haz petalar; tf: trazas floemáticas; he: haz estaminal; hcl: haz carpelar lateral; hcd: haz carpelar dorsal; hcv: haz carpelar ventral; ov: ovario; o: óvulo; oa: óvulo atrofiado; e: estilo; le: lóbulo estigmático; hle: haz lóbulo estigmático; fe: filamento estaminal. A-V: Keller 5018 (CTES).

aproximadamente la mitad de la longitud, luego simplicado, hemisimplicado próximo a los lóbulos del estigma y asimplicado en éstos últimos coincide con lo citado por Weckerle & Rutishauser (2005) para especies de *Paullinia*, *Serjania*, *Cardiospermum* y *Urvillea*. Los lóculos se extienden en el estilo como 3 hendiduras angostas opuestas a los hacecillos dorsales, carácter que concuerda con lo observado en *Koeleruteria paniculata* Laxm. (Ronse Decraene *et al.*, 2000).

El patrón de vascularización observado en *C. grandiflorum* concuerda en líneas generales con lo descripto por Nair & Joseph (1960) quienes analizaron la vascularización floral de *C. halicacabum*. Sin embargo, una de las diferencias observadas en esta última es la presencia de 4 hacecillos en el receptáculo del cual divergen 4 trazas. La vascularización de los verticilos fértiles es similar en ambas especies.

Con respecto a la valorización de los caracteres asociados con la vascularización, en algunos trabajos sobre morfología floral se estima que estos caracteres son evolutivamente más conservadores que otros referidos a la morfología externa (Puri, 1951; Eyde, 1971); mientras que Carlquist (1969) y Schmid (1972) discuten el principio de que el sistema vascular sea casi siempre más conservador que los órganos que inerva. Sin embargo, Carlquist (1969) sugiere que las similitudes y diferencias en la vascularización floral deberían conservarse como un carácter de valor taxonómico.

Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan la hipótesis sobre la tendencia evolutiva postulada para Paullinieae por Ferrucci & Anzotegui (1993). *Thinouia* con una vascularización floral más sencilla, respecto a *Cardiospermum* y *Urvillea*, que asociada a otros caracteres como flores actinomorfas, con cáliz y corola pentámeros, las escamas de los pétalos iguales entre sí, disco nectarífero, polen tricolporado y número cromosómico $2n = 28$, sería un género con posición basal en la tribu.

Como corolario se debe enfatizar que los estudios estructurales comparativos significan un complemento importante para valorizar las relaciones filogenéticas en la tribu.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Ana María González por el asesoramiento en el uso de los programas para digitalizar

las imágenes, como también su ayuda en la interpretación de la vascularización floral. Este trabajo es parte de la tesis doctoral que será presentada por S. M. Solís en la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Ha sido subsidiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 6000), por la Agencia Nacional de Promoción Científica, Tecnológica y de Innovación (ANPCyT-UNNE, PICTO 00096) y por la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste (PI 038/06).

BIBLIOGRAFÍA

- CARLQUIST, S. 1969. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19: 332-362.
- ENDRESS, P. K., P. BAAS & M. GREGORY. 2000. Systematic morphology and anatomy: 50 years of progress. *Taxon* 49: 401-434.
- ENDRESS, P. K. & M. L. MATTHEWS. 2006a. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Syst. Evol.* 260: 223-251.
- ENDRESS, P. K. & M. L. MATTHEWS. 2006b. Elaborate petals and staminodes in eudicots: Diversity, function, and evolution. *Org. Divers. Evol.* 6: 257-293.
- EYDE, R. H. 1971. Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants. *Taxon* 20: 63-73.
- FERRUCCI, M. S. 2000a. Revisión de los géneros *Cardiospermum* y *Urvillea* para el neotrópico (Sapindaceae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.
- FERRUCCI, M. S. 2000b. Cytotaxonomy of Sapindaceae with special reference to the tribe Paullinieae. *Genet. Mol. Biol.* 23: 941-946.
- FERRUCCI, M. S. & L. M. ANZÓTEGUI. 1993. El polen de *Paullinieae* (Sapindaceae). *Bonplandia* 6: 211-243.
- GADEK, P. A., E. S. FERNANDO, C. J. QUINN, S. B. HOOT, T. TERRAZAS, M. C. SHEAHAN & M. W. CHASE. 1996. Sapindales: Molecular delimitation and infraordinal groups. *Amer. J. Bot.* 83: 802-811.
- GONZÁLEZ, A. M. & C. L. CRISTÓBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294.
- GUSTAFSON, M. H. G. 1995. Petal venation in the Asterales and related orders. *Bot. J. Linn. Soc.* 118: 1-18.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- LEINFELLNER, W. 1954. Beiträge zur Kronblattmorphologie. I. *Erythroxylon novogranatense*. *Österr. Bot. Z.* 101: 428-434.

S.M. Solís y M.S. Ferrucci - Venación floral en Sapindaceae

- LEINFELLNER, W. 1955. Beiträge zur Kronblattmorphologie. V. Über den homologen Bau der Kronblattspreite und der Staubblattanthere bei *Koelreuteria paniculata*. *Österr. Bot. Z.* 102: 89-98.
- LEINFELLNER, W. 1958. Über die peltaten Kronblätter der Sapindaceen. *Österr. Bot. Z.* 105: 443-514.
- LUQUE, R., H. C. SOUSA & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - E. Kropp (1972), visando a substituição do azul de astra por azul de alciano 8GS ou 8GX. *Acta Bot. Bras.* 10: 199-212.
- MULLER, J. & P. W. LEENHOUTS. 1976. A general survey of pollen types in Sapindaceae in relation to taxonomy. In: FERGUSON I. K. & J. MULLER (eds.) *The evolutionary significance of the exine*. *Linn. Soc. Symp. Ser.* 1: 407-445.
- NAIR, N. C. & J. JOSEPH. 1960. Morphology and embryology of *Cardiospermum halicacabum*. *J. Indian Bot. Soc.* 39: 176-194.
- PURI, V. 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Bot. Rev.* 17: 471-533.
- RADLKOFER, L. 1895. Sapindaceae. In: ENGLER, A. & K. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 3, pp. 277-366. Engelmann, Leipzig.
- RADLKOFER, L. 1931-1934. Sapindaceae. In: ENGLER, A. (ed.), *Pflanzenr.* 98 (IV, 165), pp. 1-1539. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- RONSE DECRAENE, L. P., E. SMETS & D. CLINCKEMAILLIE. 2000. Floral ontogeny and anatomy in *Koelreuteria* with special emphasis on monosymmetry and septal cavities. *Plant Syst. Evol.* 223: 91-107.
- SCHMID, R. 1972. Floral bundle fusion and vascular conservation. *Taxon* 21: 429-446.
- WECKERLE, C. S. & R. RUTISHAUSER. 2005. Gynoecium, fruit and seed structure of Paullinieae (Sapindaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 147: 159-189.

Recibido el 2 de febrero de 2009, aceptado el 2 de septiembre de 2009.