

## FUSIÓN, ESCULTURAS Y ORNAMENTACIONES DE LAS PIEZAS DE LA COROLA DE 17 ESPECIES DE PAPILIONOIDEAE

MARÍA MERCEDES ALEMÁN<sup>1</sup>, PATRICIA HOC<sup>2†</sup>, DIEGO LÓPEZ SPAHR<sup>1</sup>,  
CAROLINA YÁÑEZ<sup>1</sup> y CARLOS GÓMEZ<sup>3</sup>

**Summary:** Fusion, sculptures and ornamentation of the corolla pieces of 17 species of Papilionoideae. The species of subfamily Papilionoideae present flowers with a complex architecture, with elaborated petals in which it has been documented the presence of auricles and callosities, appendixes or spurs that joint the pieces of the corolla and also microsculpturings on the wings. In this study, we analyze the morphology of the petals of 17 species of Papilionoideae (Leguminosae) native of Salta province, Argentina. The lower margins of the keel were fused in all of the species, through different types of fusion of epidermal cells. Only a few species presented fusion in the upper margin of the keel. All the species showed sculpturings in the petals, which would joint some of the pieces of the corolla. They also exhibit ornaments or microsculpturings in the basal region of the adaxial surface of the wings that may act as a grip for pollinators when they land on the flower. The petals of the Papilionoideae flowers presented characteristics that could restrict the type of pollinator able to activate the different mechanisms of pollination that allow them to access the rewards enclosed by the keel.

**Key words:** Floral biology, Leguminosae, ornaments, petals, pollination mechanisms, sculpturings.

**Resumen:** Las flores de la subfamilia Papilionoideae tienen una arquitectura compleja con pétalos elaborados, en los que se ha observado la presencia de aurículas o callosidades, apéndices o espolones que articulan las piezas entre sí y de ornamentaciones principalmente en las alas. En este trabajo se analizó la morfología de las piezas de la corola de 17 especies de Papilionoideae (Leguminosae) nativas de la provincia de Salta. Todas las especies presentaron fusión entre los márgenes inferiores de la quilla que involucraba diferentes tipos de uniones a nivel de las células epidérmicas. Solo algunas de las especies estudiadas presentaron fusión en los márgenes superiores de la quilla. Todas las especies presentaron esculturas en los pétalos que servirían para articular las piezas de la corola entre sí. También presentaron ornamentaciones o microesculturas ubicadas en la región basal de la cara adaxial de las alas, que favorecerían el sostén de los visitantes al posarse sobre ellas. Los pétalos de las flores de Papilionoideae presentaron características que podrían restringir el tipo de polinizador capaz de activar los distintos mecanismos de polinización que le permiten acceder a las recompensas encerradas por la quilla.

**Palabras clave:** Biología floral, esculturas, Leguminosae, mecanismos de polinización, ornamentaciones, pétalos.

---

<sup>1</sup> Laboratorio de Histología y Anatomía de Plantas Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Avenida Bolivia 5150, 4400 Salta, Argentina. mercialem@yahoo.com.ar

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón II, piso 4, Laboratorio 75, 1428 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. † Falleció el 14/02/2017.

<sup>3</sup> Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido (LASEM), Universidad Nacional de Salta, Av. Bolivia 5150, 4400, Salta, Argentina.

## INTRODUCCIÓN

Las plantas con flores presentan una gran diversidad de tipos florales que varían en color, tamaño, morfología y mecanismos relacionados con la polinización (Barrett, 1998, 2003, 2010; Götzenberger, 2008). A su vez, los rasgos florales de las plantas polinizadas por animales han sido interpretados como adaptaciones que facilitan la deposición y remoción de polen, lo que asume algún grado de especialización en los sistemas de polinización en algunas familias de Angiospermas (Darwin, 1877; Faegri & van der Pijl, 1979; Fenster *et al.*, 2004). Muchos rasgos florales reflejan respuestas adaptativas a la selección por polinizadores, y la dirección de la selección ocurre en función de la morfología y el comportamiento de los mismos (Waser *et al.*, 1996; Ollerton *et al.*, 2007, 2009). Una de las familias en las que se ha documentado ampliamente esta relación entre los rasgos florales y los polinizadores es la Familia Leguminosae, en la que se ha demostrado una adaptación general a la polinización por Hymenoptera (Faegri & van der Pijl, 1979; Arroyo, 1981; Westerkamp, 1997; Rodríguez-Riaño *et al.*, 1999a; Galloni *et al.*, 2007, 2008).

Dentro de las Leguminosae, la subfamilia Papilionoideae presenta flores con simetría zigomorfa, con corola papilionada, excepto algunas especies de las tribus Sophoreae y Swartzieae (Tucker, 2003). Se considera que esta simetría es muy eficiente porque promueve la precisión en los mecanismos de polinización (Endress, 2001), sobre todo en especies polinizadas por abejas medianas y grandes (Lehrer *et al.*, 1995; Neal *et al.*, 1998; Rodríguez *et al.*, 2004). Según Endress & Matthews (2006), las flores de la subfamilia Papilionoideae tienen una arquitectura compleja con pétalos muy elaborados, presentan esculturaciones (aurículas o callosidades, apéndices o espolones y depresiones) que articulan las piezas entre sí (Westerkamp, 1997; Tucker, 2003; Etcheverry *et al.*, 2003; Schrire *et al.*, 2009; Le Roux & Van Wyk, 2012). Por ejemplo, la adnación de las piezas florales, como la fusión de los sépalos del cáliz, los filamentos de los estambres formando un tubo estaminal y los pétalos que forman la quilla, son características muy frecuentes en Papilionoideae. Sin embargo, en los primeros estadios de la ontogenia la mayoría de las piezas se presentan inicialmente libres, y la fusión puede

ocurrir durante la diferenciación (Tucker, 2003). De acuerdo a Tucker (1987), la fusión puede ser de dos tipos: (1) post genética o fusión superficial y (2) congénita o meristemática. En el primer caso, los pétalos se presentan originalmente libres y posteriormente se conectan por medio de tricomas marginales o por medio de un ensamble de las capas epidérmicas (*e.g.*, los márgenes superiores de los pétalos de la quilla y el complejo alas-quilla; Westerkamp, 1993; Etcheverry, 2006; Alemán *et al.*, 2014), siendo una fusión inestable o temporal. En la fusión de tipo inferida o meristemática, las piezas se fusionan por crecimiento intercalar de las células epidérmicas, esto ocurre en los tubos calicinales, los estaminales, los márgenes del carpelo y en los márgenes inferiores de la quilla que permanecen fusionados durante la antesis.

Las Papilionoideae tienen un cáliz pentámero y gamosépalo con tendencia a la zigomorfia (Tucker, 2003). Las características y la disposición de sus piezas constituyen un carácter de importancia taxonómica y su función estaría relacionada con el almacenamiento y protección del néctar en la flor (Rodríguez Riaño *et al.*, 1999b). Además, el cáliz tiene importancia durante el movimiento de la corola, evitando la desarticulación de las piezas durante las visitas de los insectos (Etcheverry *et al.*, 2003, 2008; Le Roux & Van Wyk, 2012). La corola también es pentámera y dialipétala, generalmente con un pétalo más desarrollado que el resto de las piezas florales, llamado estandarte o vexilo (Westerkamp & Weber, 1999; Tucker, 2003). Durante la antesis, el estandarte generalmente actúa como un órgano de atracción para los polinizadores (Arroyo, 1981; Tucker, 2003), y puede presentar guías de néctar, ya sea táctiles y/o visuales (*e.g.* Etcheverry *et al.*, 2008). Las alas son piezas que pueden tener tres funciones (excepto en las flores ornitófilas): (1) atracción, (2) lugar para posarse los insectos y (3) palancas que deprimen y elevan a la quilla en el momento de la polinización a través del complejo alas-quilla (Stirton, 1981; Westerkamp, 1997; Etcheverry, 2001a, 2001b; Etcheverry *et al.*, 2003; Alemán *et al.*, 2014). La quilla está formada por dos pétalos cuyos márgenes están fusionados y protegen los verticilos sexuales de la flor (Polhill & Raven, 1981; Westerkamp, 1997), de esta manera se restringe la entrada de los visitantes y dirige la ruta hacia el néctar y/o el polen (Arroyo, 1981; Westerkamp & Gottsberger, 2000; Tucker, 2003).

En relación a esto, Endress (2001) indicó que las flores asimétricas con órganos reproductores ocultos son más complejas que las simétricas, porque su estructura favorece la recepción y deposición efectiva del polen en el cuerpo del polinizador (Westerkamp, 1997; Etcheverry, 2001a, Etcheverry *et al.*, 1998, 1999, 2008). En algunos géneros de ciertas tribus como Phaseoleae, Robinieae y Fabeae la quilla puede prolongarse y adoptar un aspecto tubular formando una a más revoluciones superpuestas constituyendo una espiral (Yeo, 1993; Tucker, 1989; Hoc *et al.*, 1993; Endress, 2001; Etcheverry *et al.*, 2008). Algunos autores han descripto diferentes mecanismos mediante los cuales las piezas de la corola pueden estar conectadas: morfológicamente, en donde las piezas encajan entre sí a través de una protuberancia ubicada en la cara abaxial de la quilla y su correspondiente depresión ubicada en la cara adaxial del ala; y anatómicamente, donde las epidermis en contacto se fusionan a nivel cuticular (Westerkamp 1997; Etcheverry *et al.*, 1998; Alemán *et al.*, 2014).

Se ha observado que las flores de Papilionoideae presentan también diversas microesculturas u ornamentaciones (*i.e.*, pliegues, estrías, arrugas a nivel de la epidermis) en los pétalos, por ejemplo en el vexilo, alas y quilla (Stirton, 1981; Etcheverry, 2001b; Etcheverry *et al.*, 2003; Ojeda *et al.*, 2009; Alemán *et al.*, 2014). En el caso de las alas, las microesculturas u ornamentaciones se suelen ubicar en la cara abaxial, en las regiones basal y central (Stirton, 1981; Westerkamp, 1997; Etcheverry, 2001b; Bernardello *et al.*, 2004; Ojeda *et al.*, 2009) y pueden ser de diferentes tipos (Stirton, 1981; Rodríguez Riaño *et al.*, 1999a; Etcheverry, 2001b; Etcheverry *et al.*, 2003; Tucker, 2003; Alemán *et al.*, 2014). Se ha propuesto que las mismas funcionarían como soporte para las patas de los insectos. En las especies que carecen de ellas, el pétalo de las alas puede presentar bolsas o fosetas que permiten posarse a los insectos (Stirton, 1981; Alemán *et al.*, 2014).

A la fecha existe escasa información sobre los rasgos florales mencionados y su relación con los polinizadores en especies nativas de Papilionoideae de Argentina (Etcheverry, 2001a, 2001b; Etcheverry *et al.*, 2003, 2008; Alemán *et al.*, 2014). En este contexto, se analizó la arquitectura floral de 17 especies de Papilionoideae nativas del Valle de Lerma (Salta), definida por la disposición de

las piezas florales, las fusiones existentes, así como la presencia de esculturas epidérmicas y ornamentaciones en los pétalos a fin de determinar si responden al patrón general observado en esta Subfamilia vinculado con la polinización por Hymenoptera.

## MATERIALES Y MÉTODOS

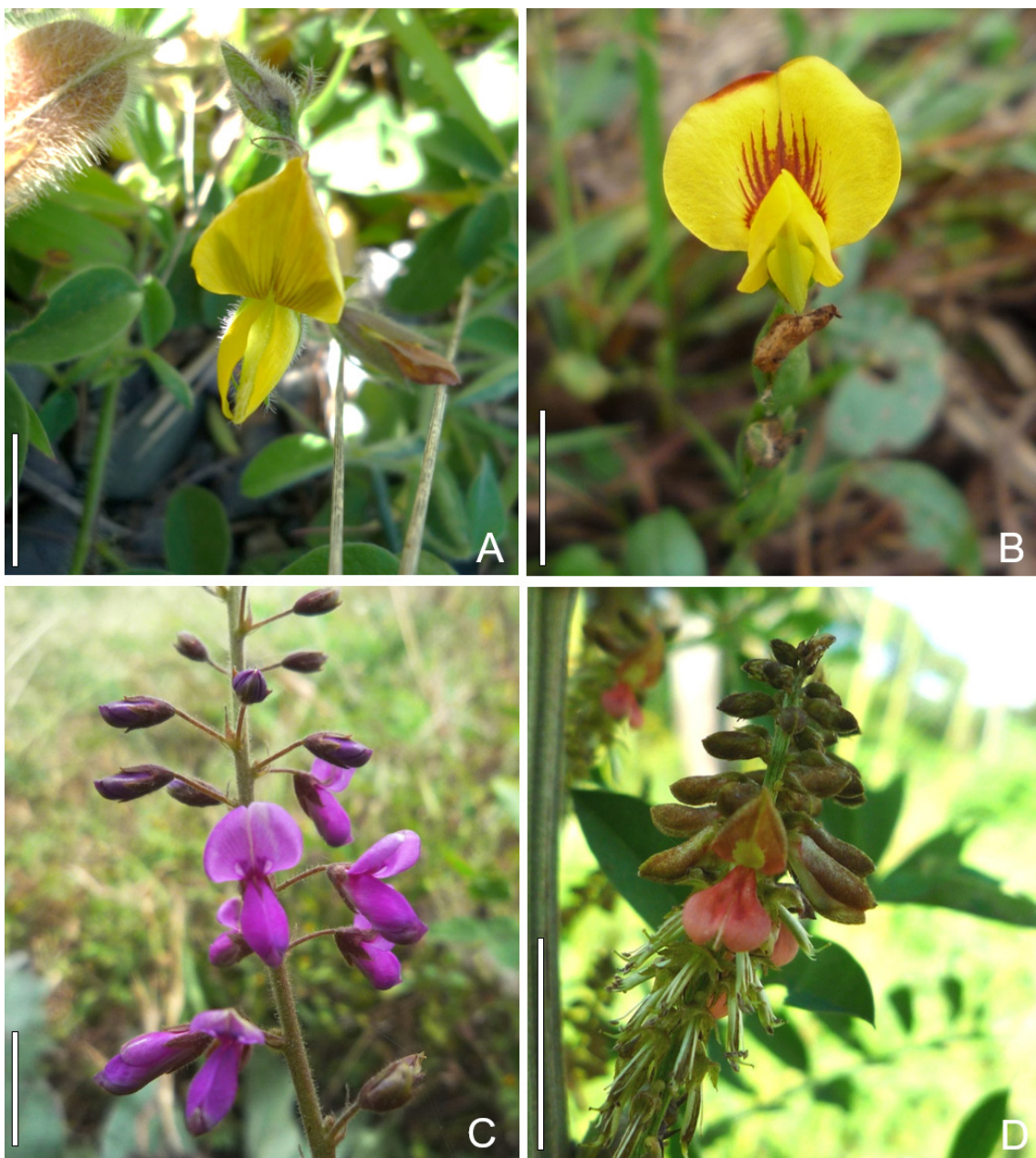
### *Especies estudiadas*

Se trabajó con 17 especies de Leguminosae pertenecientes a cinco tribus de Papilionoideae. Las especies estudiadas fueron: Tribu Crotalarieae: *Crotalaria chaco-serranensis* H. Bach y Fortunato, *Crotalaria pumila* Ortega, *Crotalaria stipularia* Desv.; Tribu Dalbergieae: *Zornia contorta* Mohlenbr.; Tribu Desmodieae: *Desmodium incanum* DC., *Desmodium pachyrrhizum* Vogel, *Desmodium subsericeum* Malme, *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC.; Tribu Indigofereae: *Indigofera parodiana* Burkart, *Indigofera suffruticosa* Mill.; Tribu Phaseoleae: *Cologania broussonetii* (Balb.) DC., *Galactia latisiliqua* Desv., *Macropodium erythroloma* (Mart. ex Benth.) Urb., *Macropodium fraternum* (Piper) Juárez, *Phaseolus vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burkart) Baudet, *Rhynchosia edulis* Griseb., *Rhynchosia minima* (L.) DC. (Fig. 1, 2). Los ejemplares herborizados que documentan el presente estudio se encuentran depositados en el Herbario MCNS (Museo de Ciencias Naturales Salta).

### *Características florales cualitativas*

Para estudiar las características florales cualitativas se recolectaron 10 flores en antesis de cada especie, provenientes de 10 individuos diferentes seleccionados al azar. En cada flor se tuvieron en cuenta las siguientes características: (1) simetría, (2) concrescencia de los sépalos, (3) forma del vexilo, (4) forma de las alas, (5) tipo de quilla, (6) fusión de los pétalos de la quilla, (7) conexiones entre las alas y la quilla, (8) presencia de esculturaciones en el vexilo, en las alas y en la quilla. Todas las descripciones se realizaron observando la flor de frente, por lo que el lado izquierdo o el derecho es respecto a la posición del observador. Se consideró como flores asimétricas aquellas que no presentaron la simetría zigomorfa característica de esta Subfamilia.



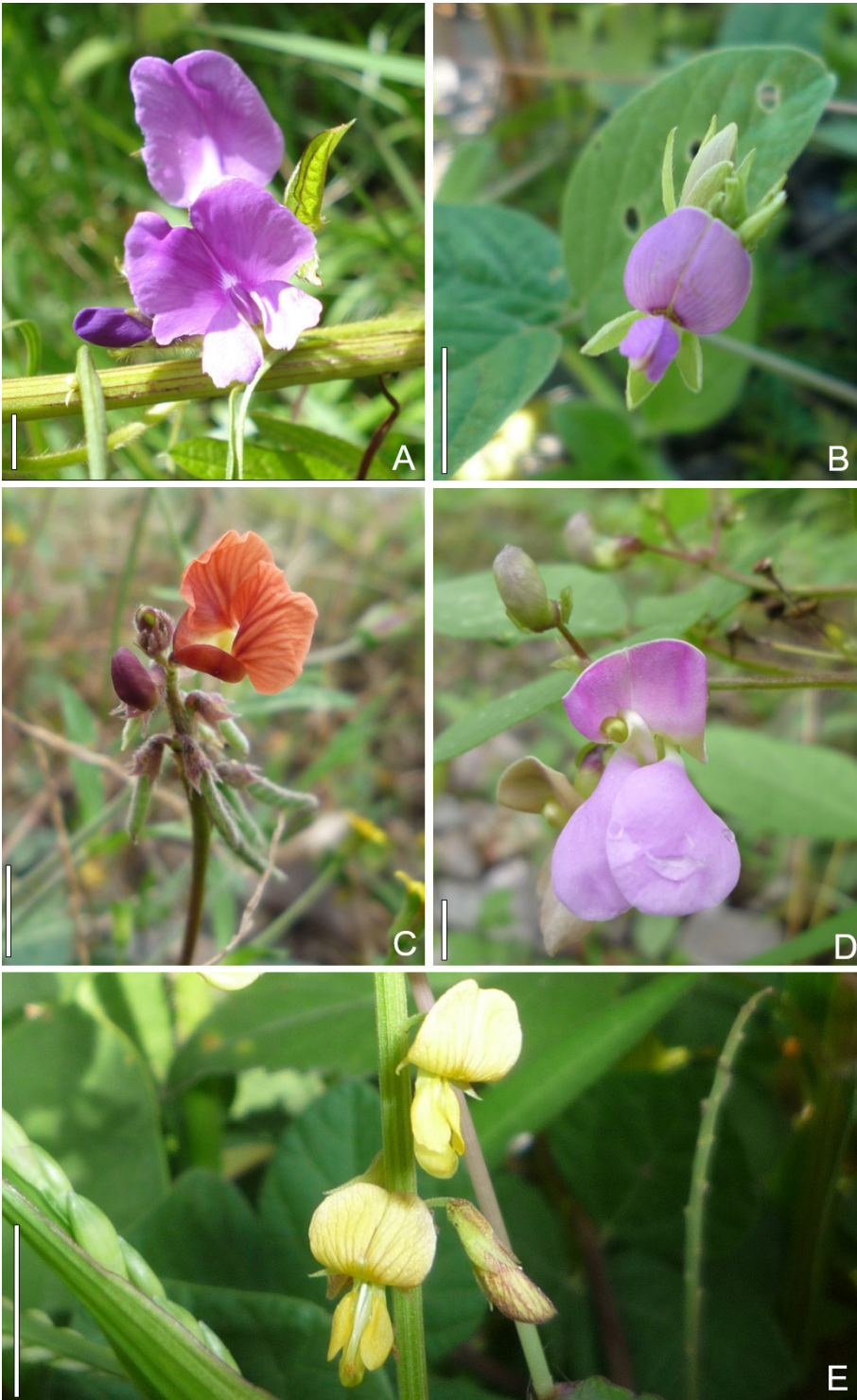


**Fig. 1.** A) *Crotalaria chaco-serranensis*, B) *Zornia contorta*, C) *Desmodium subsericeum*, D) *Indigofera suffruticosa*. Barras= 10 mm.

#### *Características florales cuantitativas*

Para analizar las características florales cuantitativas se recolectaron, de cada especie, 3 flores en antesis por individuo, provenientes de 10 individuos diferentes seleccionados al azar

(n=30), en las que se determinaron las siguientes dimensiones: (1) el tamaño de la flor (longitud desde la base del cáliz hasta el ápice del estandarte), (2) largo del vexilo (longitud desde la uña hasta el extremo de la lámina), (3) ancho del vexilo (eje



**Fig. 2.** A) *Cologania broussonetii*, B) *Galactia latisiliqua* var. *latisiliqua*, C) *Macroptilium fraternum*, D) *Phaseolus vulgaris* var. *aborigeneus*, E) *Rhynchosia edulis*. Barras= 10 mm.



de mayor ancho, perpendicular al eje de mayor largo), (4) largo de una de las alas (longitud desde la uña hasta el extremo de la lámina, en el caso de las flores asimétricas se midió el ala que funciona como superficie para posarse), (5) ancho del ala (eje de mayor ancho, perpendicular al eje de mayor largo), (6) largo de la quilla (longitud desde la uña hasta el ápice de la quilla), (7) ancho de la quilla (el eje de mayor ancho, perpendicular al eje de mayor largo), (8) longitud de la uña del vexilo, (9) longitud de la uña del ala, (10) longitud de la uña de uno de los pétalos de la quilla (siempre se midió el del pétalo derecho). Todas estas características fueron analizadas con microscopio estereoscópico, utilizando un calibre digital para efectuar las mediciones.

#### *Características florales detalladas*

Se recolectaron 10 flores en antesis de cada especie, provenientes de 10 individuos diferentes seleccionados al azar las cuales fueron analizadas y esquematizadas usando un microscopio estereoscópico provisto de cámara clara, se realizaron esquemas de cada una de las piezas florales. Posteriormente 10 flores de cada especie fueron fijadas en FAA y preparadas siguiendo la metodología de D'Ambrogio (1986) para su análisis en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB; JEOL JSM-6480 LV). En cada especie se describieron las siguientes características: a) fusiones, b) conexiones, c) esculturas de los pétalos, d) ornamentaciones de las alas.

#### *Análisis estadísticos*

A fin de comparar los caracteres cuantitativos entre las especies se realizó un ANOVA. En casos en que el ANOVA resultó significativo se aplicó la prueba de Tuckey para localizar las diferencias. Para comparar las medias de dos piezas florales de una misma especie, se realizó una prueba t de Student. Todos los datos fueron analizados con el programa INFOSTAT (2016).

## RESULTADOS

#### *Características florales cualitativas*

Las especies estudiadas tienen diferencias en las características florales cualitativas analizadas (Tabla 1). Doce especies presentaron flores zigomorfas

(Fig. 1A a 1D y 2A, 2B y 2E) correspondientes a los géneros *Crotalaria*, *Zornia*, *Desmodium*, *Indigofera*, *Cologania*, *Galactia* y *Rhynchosia*, mientras tres de las especies (géneros *Macroptilium* y *Phaseolus*) presentaron flores asimétricas (Fig. 2C y 2D). Todas las especies presentaron los sépalos concrescentes, el 35.29% de ellas con concrescencia basal y parcial de los sépalos, mientras que el 29.41% con concrescencia total.

Seis de las especies analizadas (76.47%) presentaron el vexilo de contorno obovado (Fig. 3C, 3P, 4B, 4H, 4N y 5N), mientras que la especie restante (5.88%) presentó el vexilo de contorno ovado (Fig. 3J). Se registraron dos tipos de alas de acuerdo a la relación largo/ancho: (1) de contorno obovado (82.35 % de las especies; Fig. 3K, 4C, 4I y 4O) y (2) de contorno oblongo (17.65%; Fig. 3D y 3Q). En el 17.65% de las especies se observó la presencia de torsión del ápice de la quilla (Fig. 5E y 5K). Por otro lado, el 58.82% de las especies mostraron fusión solamente en la parte inferior de la quilla (Fig. 3S, 3T, 4E, 4F, 4K, 4L, 4Q, 4R, 5Q y 5R), mientras que el 41.18 % exhibió fusiones tanto en el borde superior como en el inferior de la quilla (*i.e.* fusión completa; Fig. 3G, 3H, 3M, 3N, 5E, 5F, 5K y 5L). En todas las especies se observaron conexiones entre las alas y la quilla y en el 58.82% de las mismas esas conexiones fueron de tipo morfológico. Las esculturas en el vexilo se observaron en el 70.59% de las especies (Fig. 3C, 3J, 4B, 4N, 5B, 5H y 5N). Las esculturas en alas y quilla estuvieron presentes en todas las especies. Por último, las ornamentaciones solo se observaron en la región de las alas, y fueron registradas para el 64.71% de las especies.

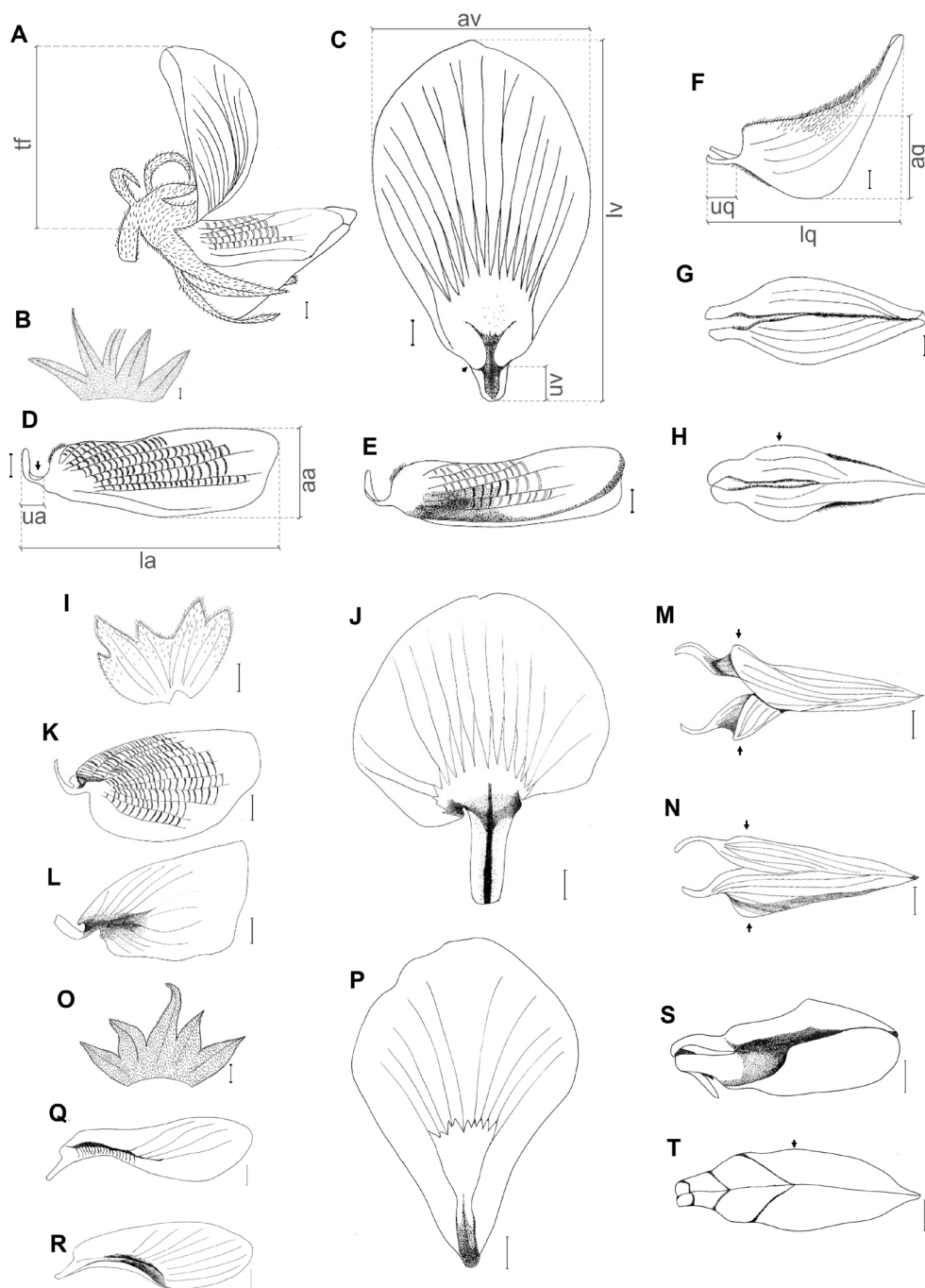
#### *Características florales cuantitativas*

Las características florales cuantitativas se presentan en la Tabla 2. La longitud total de la flor varió entre las especies ( $F=310.29$ ,  $p<0.0001$ ). Las que presentaron el mayor tamaño floral fueron *Cologania broussonetti* ( $24.76 \pm 1.76$  mm), *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* ( $19.3 \pm 1.71$ mm) y las que registraron el menor tamaño fueron las del género *Indigofera* (*I. parodiana* con  $4.31 \pm 0.31$ mm e *I. suffruticosa* con  $4.87 \pm 0.4$ mm).

Todas las especies presentaron diferencias significativas en el largo ( $F=349.95$ ,  $p<0.0001$ ) y ancho ( $F=102.37$ ,  $p<0.0001$ ) del vexilo. La especie *C. broussonetii* presentó los mayores valores ( $24.73$

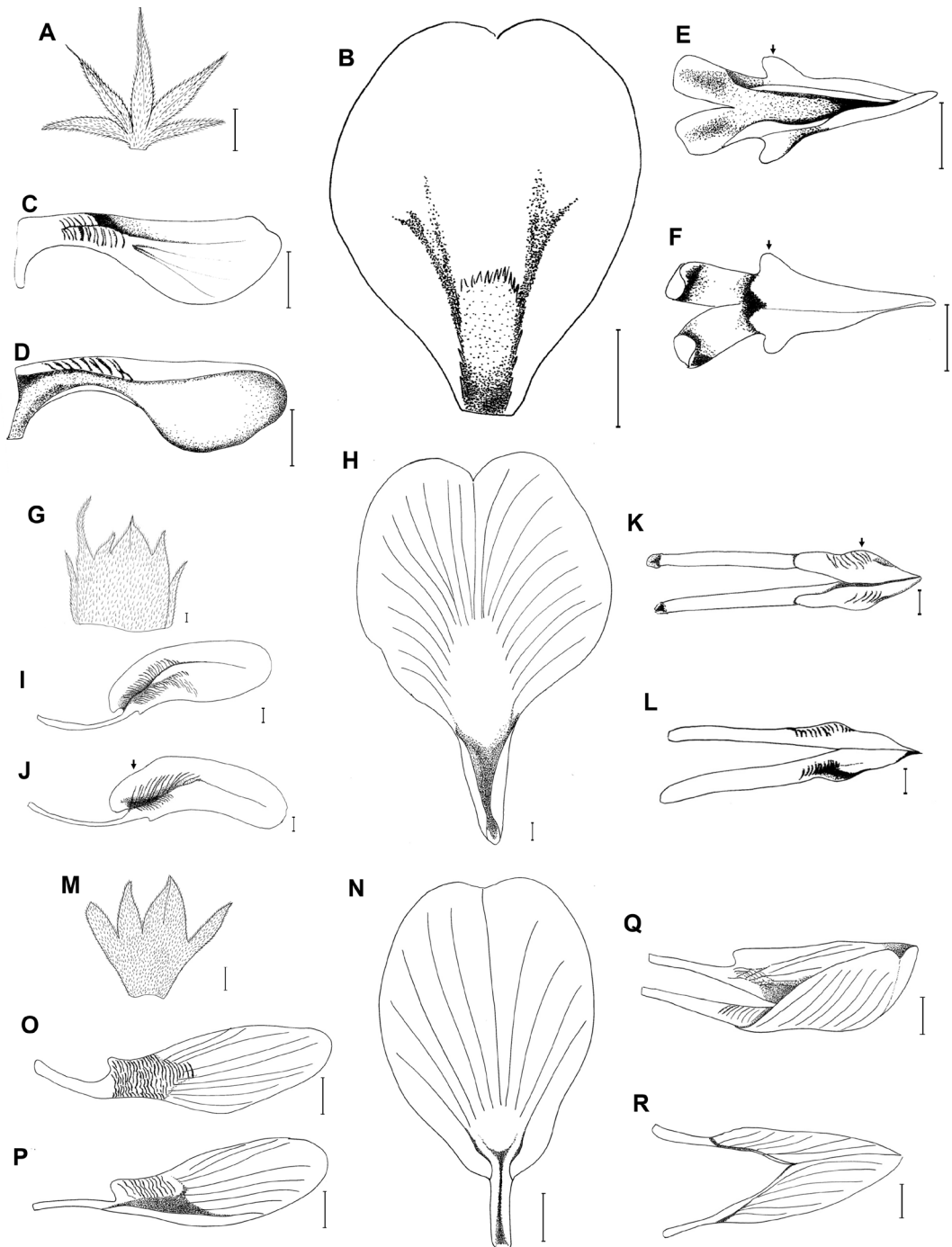
**Tabla 1.** Caracteres florales cualitativos de 17 especies de Papilionoideae nativas del Valle de Lerma, Salta. Se detalla: simetría, concrescencia entre los sépalos, forma del vexilo, forma de las alas, tipo de quilla, fusión de pétalos de quilla, conexión entre alas-quilla, presencia de esculturas en el vexilo, presencia de esculturas en las alas y presencia de esculturas en la quilla.

Tribu	Especie	Simetría	Concrescencia entre los sépalos	Forma del Vexilo	Tipo de quilla	Fusión de pétalos de quilla	Conexión entre alas-quilla	Presencia de esculturas en el vexilo	Presencia de esculturas en las alas	Presencia de esculturas en la quilla
Crotalariaeae	<i>Crotalaria chaco-serranensis</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Completa	Morfológica	+	+	+
	<i>C. pumila</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Completa	Morfológica	+	+	+
	<i>C. stipularia</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Completa	Morfológica	+	+	+
Dalbergieae	<i>Zornia contorta</i>	Simétrica	Total	Ovada	Sin torsión	Completa	Morfológica	+	+	+
Desmodieae	<i>Desmodium incanum</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>D. pachyrrhizum</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>D. subsericeum</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica-cuticular	+	+	+
Indigofereae	<i>D. uncinatum</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>Indigofera parodiana</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+
	<i>I. suffruticosa</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+
Phaseoleae	<i>Cologania broussonetii</i>	Simétrica	Total	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+
	<i>Galactia latisiliqua</i>	Simétrica	Parcial	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+
	<i>Macropitium erythroloma</i>	Asimétrica	Total	Asimétrica	Con torsión	Completa	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>M. fraternum</i>	Asimétrica	Total	Asimétrica	Con torsión	Completa	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>Phaseolus vulgaris</i> var. <i>aborigineus</i>	Asimétrica	Total	Asimétrica	Con torsión	Completa	Morfológica-cuticular	+	+	+
	<i>Rhynchosia edulis</i>	Simétrica	Total	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+
	<i>R. minima</i>	Simétrica	Total	Ovobada	Sin torsión	Inferior	Morfológica	+	+	+

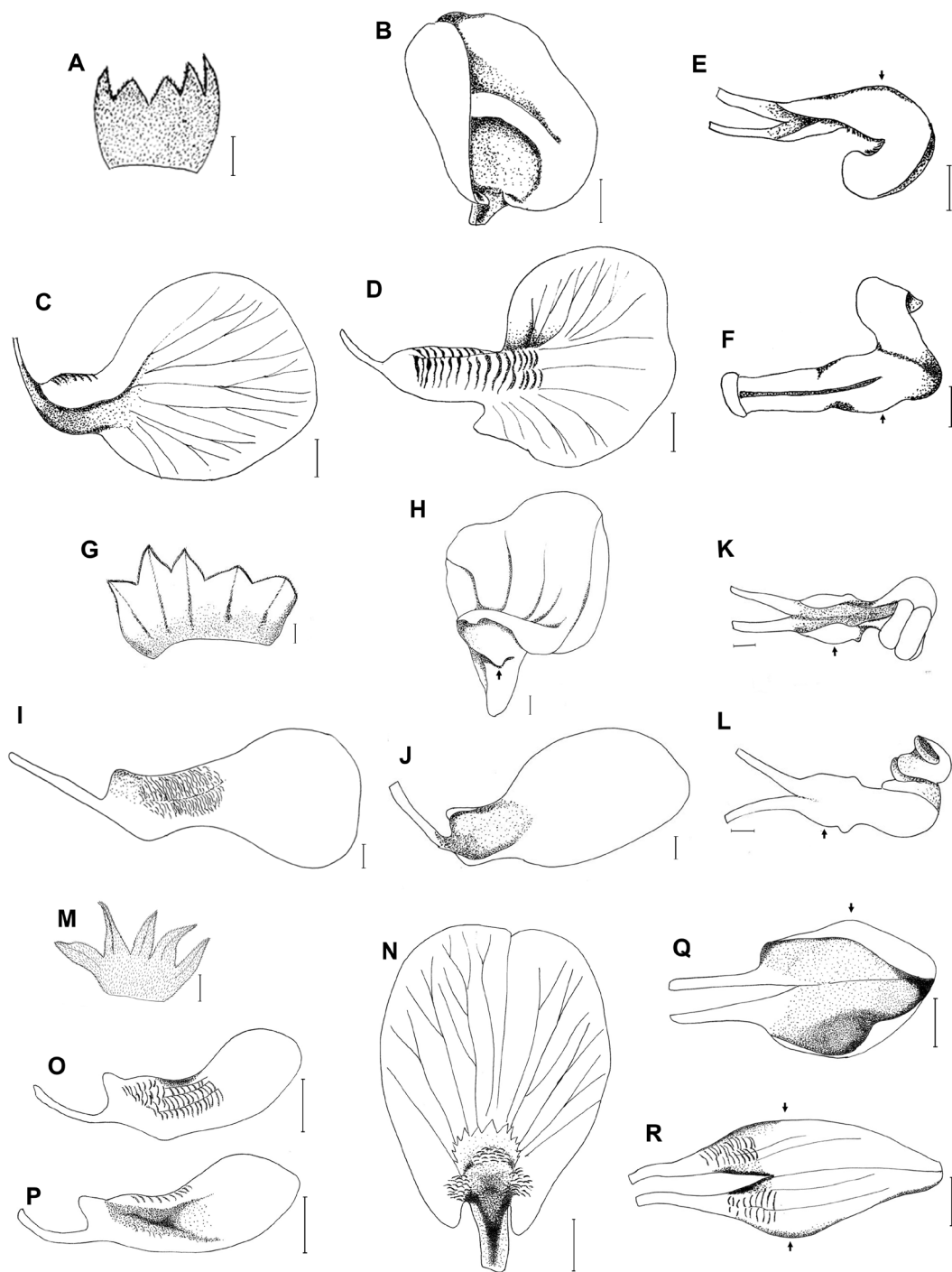


**Fig. 3.** *Crotalaria chaco-serranensis*: A) Flor en vista lateral, B) cáliz, C) vexilo, D) ala, cara abaxial, E) ala, cara adaxial, F) quilla en vista lateral, G) quilla vista superior, H) quilla vista inferior; *Zornia contorta*: I) cáliz, J) vexilo, K) ala, cara abaxial, L) ala, cara adaxial, M) quilla vista superior, N) quilla vista inferior; *Desmodium subsericeum*: O) cáliz, P) vexilo, Q) ala, cara abaxial, R) ala, cara adaxial, S) quilla, vista superior, T) quilla, vista inferior. Las flechas indican la ubicación de las esculturas. En A-H barras =1 mm, en I-T barras =1.6 mm. Abreviaturas: aa: ancho alas, aq: ancho quilla, av: ancho vexilo, la: largo alas, lq: largo quilla, lv: largo vexilo, tf: tamaño floral, ua: uña de las alas, uq: uñas de la quilla, uv: uña del vexilo.





**Fig. 4.** *Indigofera suffruticosa*: A) cáliz, B) vexillo, C) ala, cara abaxial, D) ala, cara adaxial, E) quilla vista superior, F) quilla vista inferior; *Cologania broussonetii*: G) cáliz, H) vexillo, I) ala, cara abaxial, J) ala, cara adaxial, K) quilla vista superior, L) quilla vista inferior; *Galactia latisiliqua*: M) cáliz, N) vexillo, O) ala, cara abaxial, P) ala, cara adaxial, Q) quilla, vista superior, R) quilla, vista inferior. Las flechas indican la ubicación de las esculturas. En A-F barras =2 mm, en G-L barras =0.8 mm, en M-R barras =1.6 mm.



**Fig. 5.** *Macroptilium fraternum*: A) cáliz, B) vexillo, C) ala, cara adaxial, D) ala, cara abaxial, E) quilla vista superior, F) quilla vista inferior; *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*: G) cáliz, H) vexillo, I) ala, cara abaxial, J) ala, cara adaxial, K) quilla vista superior, L) quilla vista inferior; *Rhynchosia edulis*: M) cáliz, N) vexillo, O) ala, cara abaxial, P) ala, cara adaxial, Q) quilla, vista superior, R) quilla, vista inferior. Las flechas indican la ubicación de las esculturas. En A-L barras =1 mm, en M-R barras =2 mm.

**Tabla 2.** Caracteres florales cuantitativos (media  $\pm$  D.E.) de 17 especies de Papilionoideae nativas del Valle de Lerma, Salta. Se presenta: tamaño floral, largo vexilo, largo alas, largo quilla, ancho vexilo, ancho alas, ancho quilla, uña del vexilo, uñas de las alas y uñas de la quilla.

Especie	Tamaño floral	Largo vexilo	Largo alas	Largo quilla	Ancho vexilo	Ancho alas	Ancho quilla	Uña del vexilo	Uñas de las alas	Uñas de la quilla
<i>Crotalaria chaco-serranensis</i>	15.59 $\pm$ 1.04	12.96 $\pm$ 0.99	11.96 $\pm$ 0.46	12.05 $\pm$ 0.79	8.55 $\pm$ 2.51	3.47 $\pm$ 0.32	4.7 $\pm$ 0.46	1.58 $\pm$ 0.24	2.45 $\pm$ 0.19	1.69 $\pm$ 0.21
<i>C. pumila</i>	7.92 $\pm$ 0.51	6.73 $\pm$ 0.55	5.82 $\pm$ 0.46	7.24 $\pm$ 0.48	6.1 $\pm$ 0.45	2.39 $\pm$ 0.25	2.9 $\pm$ 0.34	1.26 $\pm$ 0.15	1.12 $\pm$ 0.1	1.02 $\pm$ 0.13
<i>C. stipularia</i>	11.74 $\pm$ 0.28	7.84 $\pm$ 0.51	7.93 $\pm$ 0.65	7.72 $\pm$ 0.59	7.41 $\pm$ 0.72	3.37 $\pm$ 0.38	2.84 $\pm$ 0.22	1.28 $\pm$ 0.21	1.40 $\pm$ 0.04	1.26 $\pm$ 0.09
<i>Zornia contorta</i>	12.63 $\pm$ 0.56	12.69 $\pm$ 0.48	10.91 $\pm$ 0.66	10.44 $\pm$ 0.43	11.96 $\pm$ 0.53	25 $\pm$ 0.29	4.16 $\pm$ 0.38	3.35 $\pm$ 0.21	2.37 $\pm$ 0.16	2.37 $\pm$ 0.30
<i>Desmodium incanum</i>	6.96 $\pm$ 0.43	7.63 $\pm$ 0.57	6.5 $\pm$ 0.53	5.59 $\pm$ 0.7	6.59 $\pm$ 0.54	2.11 $\pm$ 0.28	1.81 $\pm$ 0.25	0.91 $\pm$ 0.16	1.3 $\pm$ 0.12	1.71 $\pm$ 0.37
<i>D. pachyrrhizum</i>	8.82 $\pm$ 0.31	9.43 $\pm$ 0.55	8.98 $\pm$ 0.54	9.01 $\pm$ 0.72	7.65 $\pm$ 1.01	3.41 $\pm$ 0.27	2.83 $\pm$ 0.21	0.51 $\pm$ 0.10	1.57 $\pm$ 0.31	3.81 $\pm$ 0.41
<i>D. subsericeum</i>	9.2 $\pm$ 0.54	10.75 $\pm$ 0.62	9.58 $\pm$ 1.02	9.89 $\pm$ 0.64	8.22 $\pm$ 0.64	3.7 $\pm$ 0.4	3.55 $\pm$ 0.35	1.31 $\pm$ 0.22	1.6 $\pm$ 0.5	3.59 $\pm$ 0.25
<i>D. uncinatum</i>	14.45 $\pm$ 0.99	13.93 $\pm$ 0.68	12.5 $\pm$ 0.9	13.03 $\pm$ 0.69	11.29 $\pm$ 1.17	3.79 $\pm$ 0.96	4.68 $\pm$ 0.28	0.64 $\pm$ 0.27	1.8 $\pm$ 0.37	4.91 $\pm$ 1.04
<i>Indigofera parodiana</i>	4.31 $\pm$ 0.31	4.85 $\pm$ 0.23	5.2 $\pm$ 0.53	4.54 $\pm$ 0.27	4.41 $\pm$ 0.38	1.76 $\pm$ 0.23	1.44 $\pm$ 0.26	0.36 $\pm$ 0.06	0.35 $\pm$ 0.02	1.2 $\pm$ 0.36
<i>I. suffruticosa</i>	4.87 $\pm$ 0.4	5.23 $\pm$ 0.4	5.29 $\pm$ 0.22	5.55 $\pm$ 0.41	3.81 $\pm$ 0.36	1.63 $\pm$ 0.2	1.86 $\pm$ 0.24	0.28 $\pm$ 0.03	0.56 $\pm$ 0.07	1.68 $\pm$ 0.18
<i>Cologania broussonetii</i>	24.76 $\pm$ 1.76	24.73 $\pm$ 1.63	19.94 $\pm$ 0.92	13.67 $\pm$ 1.06	14.42 $\pm$ 0.92	4.55 $\pm$ 0.36	3.67 $\pm$ 0.25	1.59 $\pm$ 0.29	8.59 $\pm$ 0.91	8.81 $\pm$ 1.15
<i>Galactia latisiliqua</i>	10.46 $\pm$ 1.09	9.49 $\pm$ 1.22	8.36 $\pm$ 0.54	8.84 $\pm$ 0.44	5.64 $\pm$ 0.35	1.88 $\pm$ 0.25	2.00 $\pm$ 0.33	2.06 $\pm$ 0.24	2.43 $\pm$ 0.09	2.45 $\pm$ 0.24
<i>Macropitilium erythroloma</i>	16.76 $\pm$ 1.4	8.26 $\pm$ 0.36	18.02 $\pm$ 1.26	12.51 $\pm$ 0.71	8.46 $\pm$ 0.56	10.29 $\pm$ 0.8	1.66 $\pm$ 0.21	1.09 $\pm$ 0.22	8.89 $\pm$ 1.23	8.22 $\pm$ 0.66
<i>M. fraternum</i>	10.03 $\pm$ 1.09	5.64 $\pm$ 0.22	10.47 $\pm$ 0.8	7.74 $\pm$ 1.48	4.44 $\pm$ 0.45	6.34 $\pm$ 0.58	0.93 $\pm$ 0.19	1.01 $\pm$ 0.16	2.09 $\pm$ 0.32	2.38 $\pm$ 0.31
<i>Phaseolus vulgaris</i> var. <i>aborigineus</i>	19.3 $\pm$ 1.71	11.17 $\pm$ 1.11	18.84 $\pm$ 1.17	8.66 $\pm$ 0.33	10.95 $\pm$ 1.40	10.43 $\pm$ 0.45	1.32 $\pm$ 0.44	1.39 $\pm$ 0.49	4.89 $\pm$ 0.26	3.96 $\pm$ 0.65
<i>Rhynchosia edulis</i>	11.31 $\pm$ 1.35	10.35 $\pm$ 1.16	8.64 $\pm$ 0.79	9.13 $\pm$ 0.36	6.65 $\pm$ 0.71	1.93 $\pm$ 0.19	2.85 $\pm$ 0.36	1.79 $\pm$ 0.47	2.52 $\pm$ 0.38	3.19 $\pm$ 0.36
<i>R. minima</i>	6.59 $\pm$ 0.18	6.29 $\pm$ 0.68	5.07 $\pm$ 0.63	6.00 $\pm$ 0.79	4.22 $\pm$ 0.77	1.24 $\pm$ 0.36	1.53 $\pm$ 0.22	1.18 $\pm$ 0.08	1.26 $\pm$ 0.1	1.54 $\pm$ 0.17

$\pm 1.63\text{mm}$  y  $14.42 \pm 0.92\text{mm}$ ), mientras que *I. parodiana* tuvo los menores valores ( $4.89 \pm 0.24\text{mm}$  y  $3.81 \pm 0.36$ ). La longitud de las alas varió entre las especies ( $F=391.41$ ,  $p<0.0001$ ). Siendo mayor en las flores asimétricas de *M. erythroloma* ( $19.4 \pm 1.27\text{mm}$ ) y de *P. vulgaris* var. *aborigineus* ( $18.84 \pm 1.17\text{mm}$ ). Las especies con alas más pequeñas en longitud fueron *R. minima* ( $5.07 \pm 0.63\text{mm}$ ) e *I. parodiana* ( $5.21 \pm 0.51\text{mm}$ ). Además en las flores asimétricas de *M. erythroloma* se registraron diferencias significativas en la longitud de ambas alas ( $T=-2.23$ ,  $p=0.0386$ ), en la que el ala más grande fue la de posición superior o perpendicular a la quilla. En *M. fraternum* ( $T=-1.67$ ,  $p=0.1119$ ) y en *P. vulgaris* var. *aborigineus* ( $T=1.30$ ,  $p=0.2107$ ) no se registraron diferencias. En cuanto al ancho de las alas también se encontraron diferencias significativas entre las especies ( $F=401.47$ ,  $p<0.0001$ ), registrándose el mayor valor en *P. vulgaris* var. *aborigineus* ( $9.91 \pm 0.88\text{mm}$ ) y el menor valor en *R. minima* ( $1.24 \pm 0.36\text{mm}$ ). En las flores asimétricas se registraron diferencias significativas en el ancho de ambas alas para las especies *M. erythroloma* y *M. fraternum* ( $T=3.03$ ,  $p=0.0073$  y  $T=3.58$ ,  $p=0.0021$ ), no así para *P. vulgaris* var. *aborigineus* ( $T=1.68$ ,  $p=0.1108$ ).

El largo de la quilla varió entre especies ( $F=153.58$ ,  $p<0,0001$ ). La que presentó el mayor valor fue *C. broussonetii* ( $13.67 \pm 1.06\text{mm}$ ), mientras que *I. parodiana* presentó el menor largo de quilla ( $4.57 \pm 0.27\text{mm}$ ). El ancho de la quilla también presentó diferencias significativas entre las especies ( $F=152.09$ ,  $p<0,0001$ ). La quilla más ancha se observó en *C. chaco-serranensis* ( $4.7 \pm 0.46\text{mm}$ ) y la más angosta en *M. fraternum* ( $0.93 \pm 0.19\text{mm}$ ).

Se registraron diferencias significativas entre las especies en el largo de la uña del vexilo ( $F=89.66$ ,  $p<0,0001$ ). El mayor valor se registró para *Z. contorta* ( $3.35 \pm 0.21\text{mm}$ ), y el más pequeño para *I. suffruticosa* ( $0.28 \pm 0.03\text{mm}$ ). Las uñas de las alas también presentaron diferencias significativas en cuanto a su largo entre las especies ( $F=327.2$ ,  $p<0,0001$ ), siendo las más largas las de *M. erythroloma* ( $9.05 \pm 1.28\text{mm}$ ) y las más cortas de *I. parodiana* ( $0.35 \pm 0.02\text{mm}$ ). Por último las uñas de la quilla evidenciaron diferencias significativas entre las especies ( $F=210,96$ ,  $p<0,0001$ ). Las más largas se observaron en *C. broussonetii* ( $8.81 \pm 1.15\text{mm}$ ), y la de menor longitud en *Crotalaria pumila* ( $1.02 \pm 0.13\text{mm}$ ).

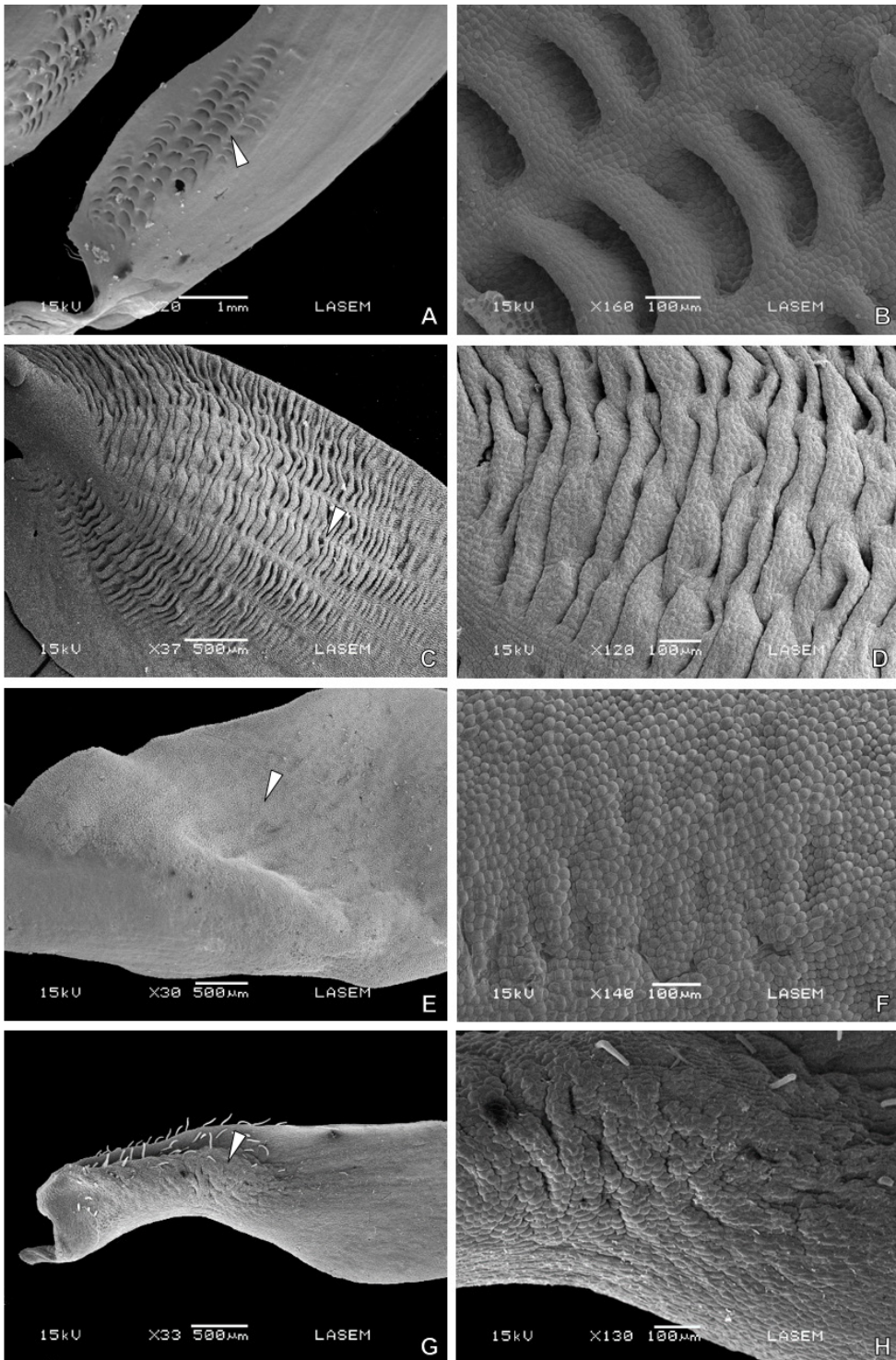
#### Características florales detalladas

Debido a la similitud entre las especies de un mismo género sólo se detalla una especie por género (Figuras 3 a 5). Se describen las fusiones y conexiones entre las piezas de la corola, la presencia de esculturaciones y ornamentaciones en los pétalos.

*Crotalaria*: Se describe como modelo a *C. chaco-serranensis*. En las tres especies estudiadas se observó fusión entre los sépalos del cáliz hasta el 30% de su longitud (Fig. 3B). Los márgenes inferiores de la quilla se encontraban fusionados desde el ápice hasta la mitad de su longitud, a partir de allí presentaban tricomas en los márgenes (Fig. 3H), esta fusión se debía a la intercalación de células epidérmicas (Fig. 8A y 8B). Los márgenes superiores se mantenían unidos por tricomas (Fig. 3F, 3G, 8C y 8D), se observaron características similares en *C. pumila* (Fig. 8E). En *C. stipularia* el margen superior del pétalo izquierdo de la quilla se encontraba superpuesto al pétalo derecho formando una pequeña torsión en la punta, los márgenes se mantenían unidos por tricomas imbricados (Fig. 8F). La lámina del vexilo presentó una hendidura o canal en la base hacia la cara adaxial, en esta zona las venas eran más marcadas por su coloración rojiza, observándose una mancha blanquecina hacia la base del mismo, este canal estaba rodeado por dos aurículas o callosidades (Fig. 3C), las cuales se apoyaban en una depresión ubicada en la porción basal cercana a la uña de cada ala permitiendo articular las piezas. Se observó conexión entre la cara adaxial de las alas, que presentaron una depresión (Fig. 3E) en la cual se articulaba la correspondiente protuberancia o saliencia de la cara abaxial de los pétalos de la quilla (Fig. 3H). Las ornamentaciones de las alas se ubicaban en la cara abaxial entre las venas (Fig. 3D) en forma de bolsillos semilunares cuyo número y disposición varió entre las diferentes especies (Fig. 6A y 6B).

*Zornia contorta*: Los sépalos del cáliz se hallaban unidos el 80% de su longitud formando un tubo (Fig. 3I). Los márgenes inferiores de la quilla se hallaban fusionados desde el extremo hasta el comienzo de las uñas (Fig. 3N) por acople de células epidérmicas (Fig. 8G y 8H), mientras que los márgenes superiores de la quilla se encontraban superpuestos, de esta manera la quilla se mantenía cerrada en más de la mitad del margen superior





**Fig. 6.** Ornamentaciones de las alas sobre la cara abaxial: A-B) *Crotalaria chaco-serranensis*; C-D) *Zornia contorta*; E-F) *Desmodium subsericeum*; G-H) *Indigofera suffruticosa*. Las flechas indican la zona de cada imagen que se muestra con mayor detalle.

(Fig. 3M). La lámina del vexilo presentaba un canal poco profundo hacia el lado interno o cara adaxial, en esta región las venas se concentraban y presentaban una coloración más rojiza, a ambos lados de este canal se observó la presencia de unas pequeñas aurículas que se apoyaban en unas depresiones de la parte basal de las alas (Fig. 3J). En la cara adaxial de las alas había una depresión (Fig. 3L), que se ensamblaba con la prominencia de la cara abaxial de la quilla (Fig. 3M y 3N). La cara abaxial de las alas presentaba microesculturaciones en forma de bolsillos lunares ubicadas entre las venas (Fig. 3K, 6C y 6D).

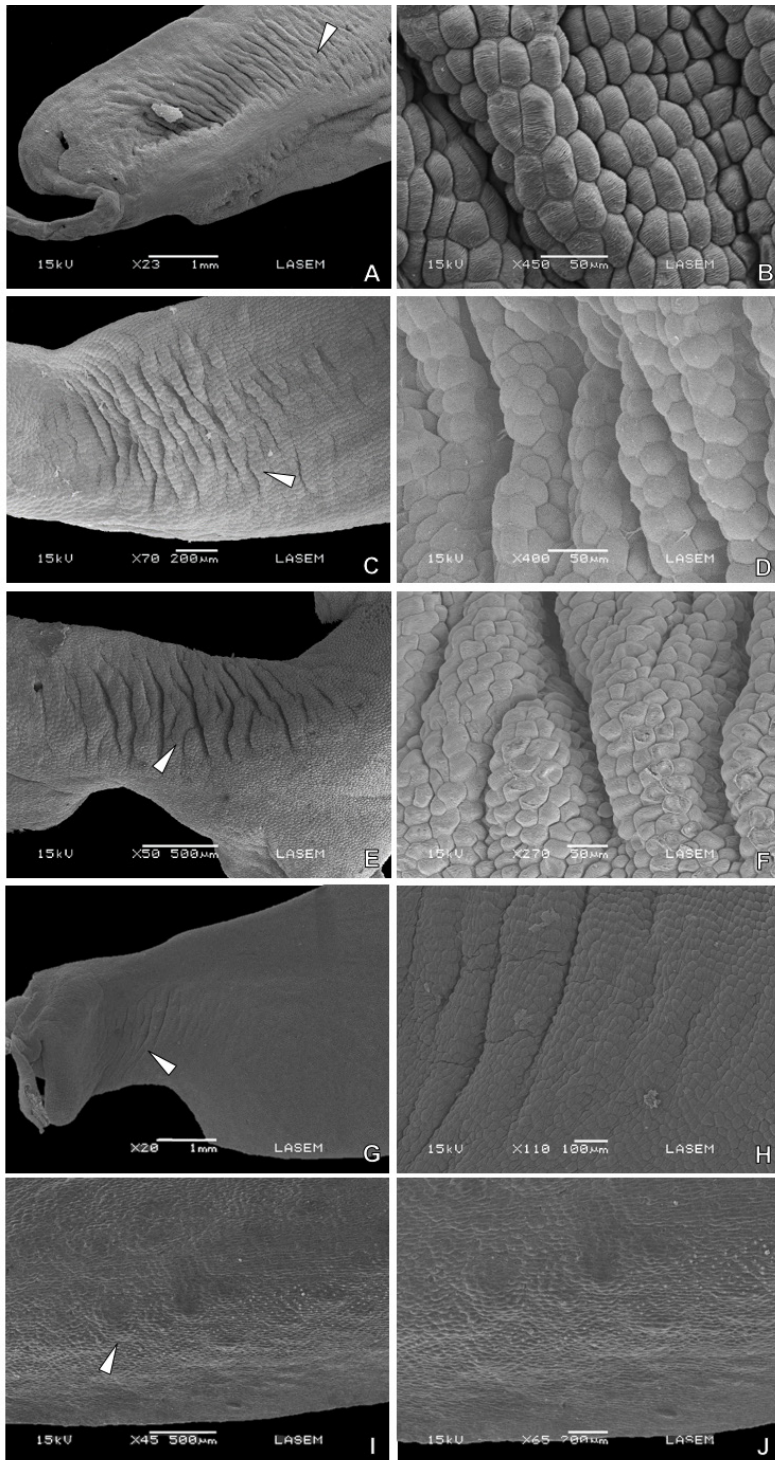
*Desmodium*: en las cuatro especies del género se observó fusión de los sépalos hasta aproximadamente el 50% de su longitud (Fig. 3O). Los márgenes inferiores de los pétalos de la quilla se encontraban fusionados totalmente en el sector ventral desde las uñas hasta el ápice (Fig. 3T) por intercalación de células epidérmicas (Fig. 9A y 9B) mientras que en el margen superior los pétalos de la quilla se presentaban muy próximos pero no llegaban a fusionarse (Fig. 3S). En las cuatro especies la lámina del vexilo no presentó aurículas evidentes y la hendidura longitudinal en la base de la cara adaxial del vexilo era muy poco prominente. En esta zona se observó una coloración diferente, en forma de una mancha blanquecina con bordes oscuros y una línea verde claro (Fig. 3P). Las conexiones se presentaron entre los pétalos de la quilla y las alas. La cara adaxial de las alas presentó una depresión o hendidura (Fig. 3R) en la cual se introducía la protuberancia o abultamiento de la cara abaxial correspondiente a los pétalos de la quilla (Fig. 3T). En esta región, ambos pétalos se encontraban fusionados a nivel cuticular (Fig. 10G). En la parte basal, sobre la cara abaxial de las alas (Fig. 3Q) se observaron pliegues o arrugas laminares suaves, ubicadas en el borde superior de una foseta o folder poco profunda (Fig. 6E y 6F).

*Indigofera*: especialmente en *I. suffruticosa*, los sépalos estaban unidos un 10% de su longitud sólo en la base (Fig. 4A). Los márgenes inferiores de la quilla se hallaban fusionados a lo largo hasta la mitad de las uñas inclusive (Fig. 4F) debido a las intercalaciones de células epidérmicas (Fig. 9C y 9D), mientras que los márgenes superiores se encontraban totalmente libres (Fig. 4E). El vexilo presentó en la cara adaxial una hendidura en la base con pequeñas aurículas que la rodeaban y permitía

el acceso al nectario, en esta zona las venas estaban más próximas y tenían una coloración más marcada (Fig. 4B). Las alas presentaban una depresión o hendidura en la base de su cara adaxial (Fig. 4D) que alojaba espolones sobresalientes de la base de la cara abaxial de la quilla (Fig. 4E y 4F); ambos tipos de esculturas permitían la conexión entre las alas y la quilla. Las ornamentaciones de las alas se ubicaban en la base de su cara abaxial, en el margen superior de una foseta o depresión poco profunda (Fig. 4C) en forma de pliegues o arrugas laminares muy suaves (Fig. 6G y 6H).

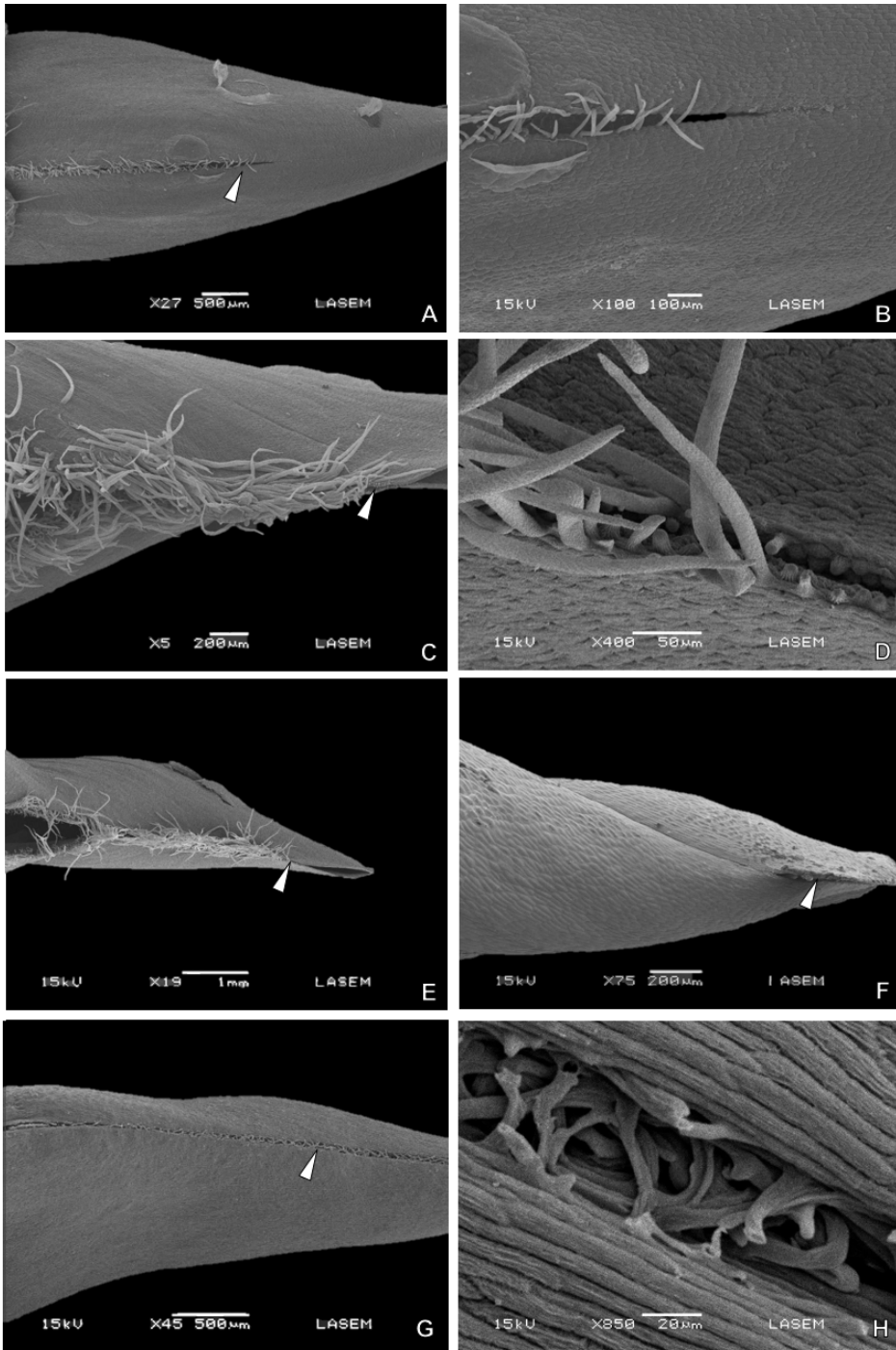
*Cologania broussonetii*: Presentó fusión entre las piezas del cáliz, la quilla y el androceo. Los sépalos del cáliz estaban unidos el 60% de su longitud (Fig. 4G). Los bordes inferiores de la quilla se hallaban fusionados desde el ápice hasta el comienzo de las uñas (Fig. 4L) por unión cuticular de los márgenes inferiores (Fig. 9E y 9F). El vexilo presentó en la base de su cara adaxial una hendidura poco profunda, en esta zona se observó una coloración blanquecina rodeada de bordes más oscuros (Fig. 4H), esta hendidura rodeaba y alojaba al tubo estaminal, de esta manera el vexilo se articulaba con el resto de la flor. Se observó conexión morfológica entre las alas y la quilla, la cara adaxial de las alas (Fig. 4J) presentó una leve depresión que alojaba perfectamente la protuberancia de igual tamaño ubicada en la cara abaxial de la quilla (Fig. 4K). Las ornamentaciones de las alas se ubicaban en la base de la cara abaxial (Fig. 4I) con forma de pliegues o arrugas profundas perpendiculares a la longitud del ala (Fig. 7A y 7B).

*Galactia latisiliqua*: Los sépalos del cáliz estaban fusionados hasta el 50% de su longitud (Fig. 4M). Los márgenes inferiores de la quilla se hallaban fusionados hasta la mitad de su longitud (Fig. 4R) debido a conexiones cuticulares y la intercalación de estrías de las células epidérmicas (Fig. 9G y 9H), mientras que los márgenes superiores se encontraban totalmente libres (Fig. 4Q). Se observaron conexiones entre el vexilo y las alas y entre éstas y la quilla. En la base del vexilo, sobre la cara adaxial, existía un canal más blanquecino rodeado por bordes más oscuros y a ambos lados de este canal presentó aurículas muy pequeñas que articulaban en la depresión de las uñas de las alas (Fig. 4N). La cara adaxial de las alas presentó una leve depresión (Fig. 4P) en la cual se alojaba la protuberancia o saliencia de igual tamaño ubicada



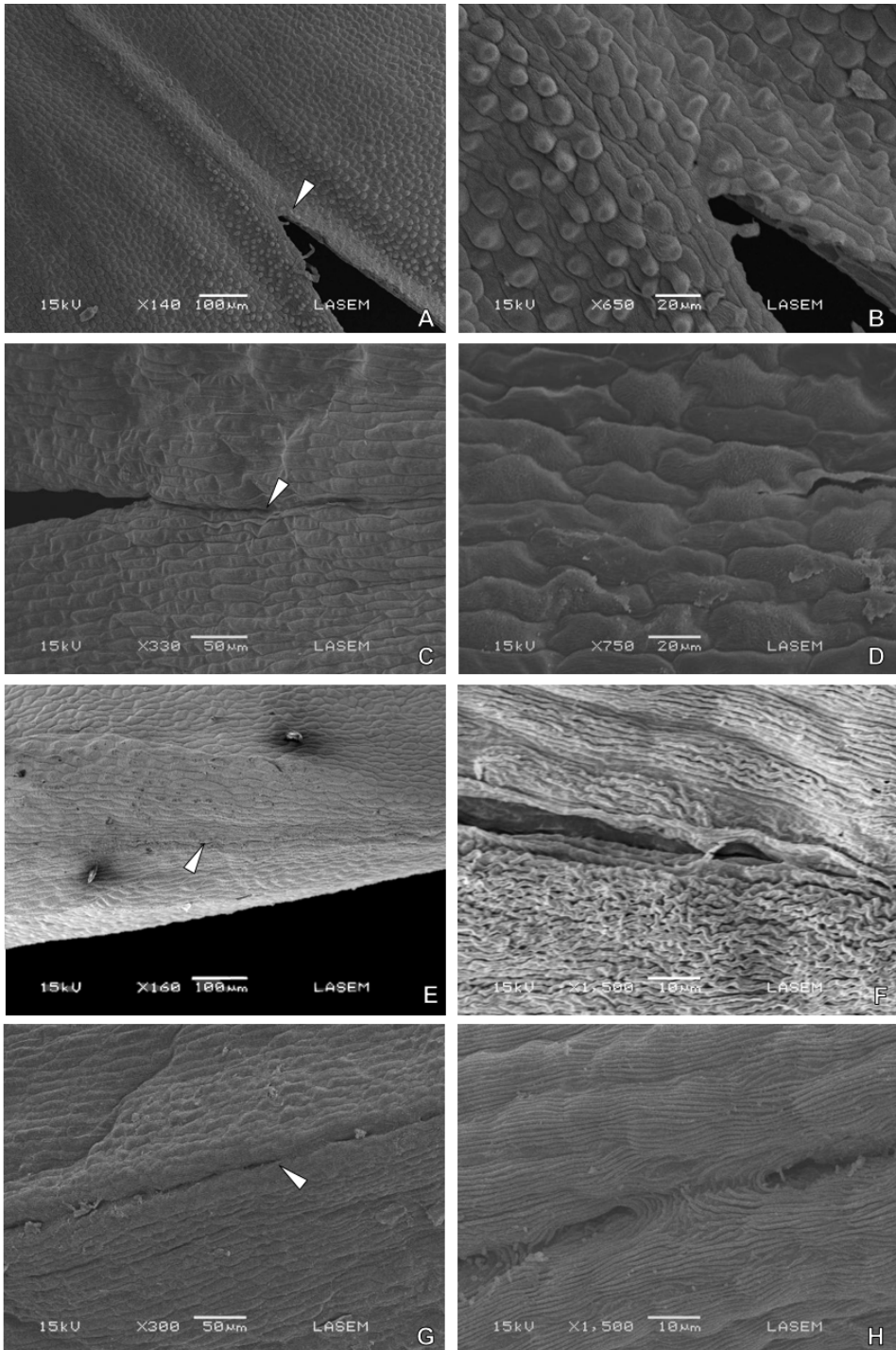
**Fig. 7.** Ornamentaciones de las alas sobre la cara abaxial: A-B) *Cologania broussonetii*; C-D) *Galactia latisiliqua*; E-F) *Macroptilium fraternum*; G-H) *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*; I-J) *Rhynchosia edulis*. Las flechas indican la zona de cada imagen que se muestra con mayor detalle.





**Fig. 8.** Fusión de los pétalos de la quilla: A-B) *Crotalaria chaco-serranensis* bordes inferiores; C-D) Bordes superiores de la quilla en *C. chaco-serranensis*, se puede observar que los tricomas se intercalan entre ellos para unir los márgenes; E) Detalle del borde superior del ápice de *C. pumila*; F) Detalle del borde superior del ápice de *C. stipularia*; G-H) *Zornia contorta* vista de los bordes inferiores de la quilla. Las flechas indican la zona de la fusión.





**Fig. 9.** Fusión de los pétalos de la quilla: A-B) *Desmodium subsericeum* bordes inferiores fusionados por intercalación de células; C-D) *Indigofera suffruticosa*; E-F) *Cologania brosssonetii* bordes inferiores; G-H) *Galactia latisiliqua* bordes inferiores fusionados por cutícula de las células epidérmicas. Las flechas indican la zona de la fusión.

en la cara abaxial de la quilla (Fig. 4R). Las ornamentaciones de las alas se presentaban en la parte basal sobre la cara abaxial (Fig. 4O) en forma de pliegues o arrugas profundas (Fig. 7C y 7D).

*Macropodium*: Se describe *M. fraternum*. El cáliz presentó los sépalos unidos totalmente (Fig. 5A). La quilla tenía la forma de un tubo largo en cuyo extremo presentó una y media revoluciones, los márgenes inferiores de la quilla se encontraban fusionados hasta el comienzo de las uñas (Fig. 5F) por intercalación de las células epidérmicas (Fig. 10Ay 10B), mientras que los márgenes superiores presentaron tricomas que se interconectaban para unir dichos márgenes de manera parcial dejando el ápice abierto (Fig. 5E). El vexilo era de forma asimétrica, de consistencia herbácea y de color verdoso, en la base y sobre la cara adaxial del mismo se observó un canal que permitía el acceso al nectario, al final del mismo y a ambos lados de este canal presentaba aurículas bien marcadas, las cuales se apoyaban en las depresiones de las alas (Fig. 5B). La cara adaxial del ala presentaba una depresión (Fig. 5C) que se articulaba con la protuberancia de la cara abaxial de la quilla (Fig. 5E y 5F) además de esta conexión morfológica se observó que existía una conexión cuticular siendo más fuerte esta unión en el ala inferior, similar a la observada en *D. subsericeum* (Fig. 10G). Las uñas de las alas y de la quilla se encontraban conectadas cuticularmente con el tubo estaminal constituyendo una sola unidad. Las alas eran muy desarrolladas y atractivas, existía una leve diferencia en el tamaño y en la orientación de las mismas, siendo una de posición inferior u horizontal con respecto a la quilla (del lado izquierdo vista de frente) y la otra de posición superior o paralela a la quilla (del lado derecho), semejando a una corola bilabiada. En la cara abaxial de ambas alas se observaron rugosidades transversales profundas en forma de ornamentaciones (Fig. 5D, 7E y 7F).

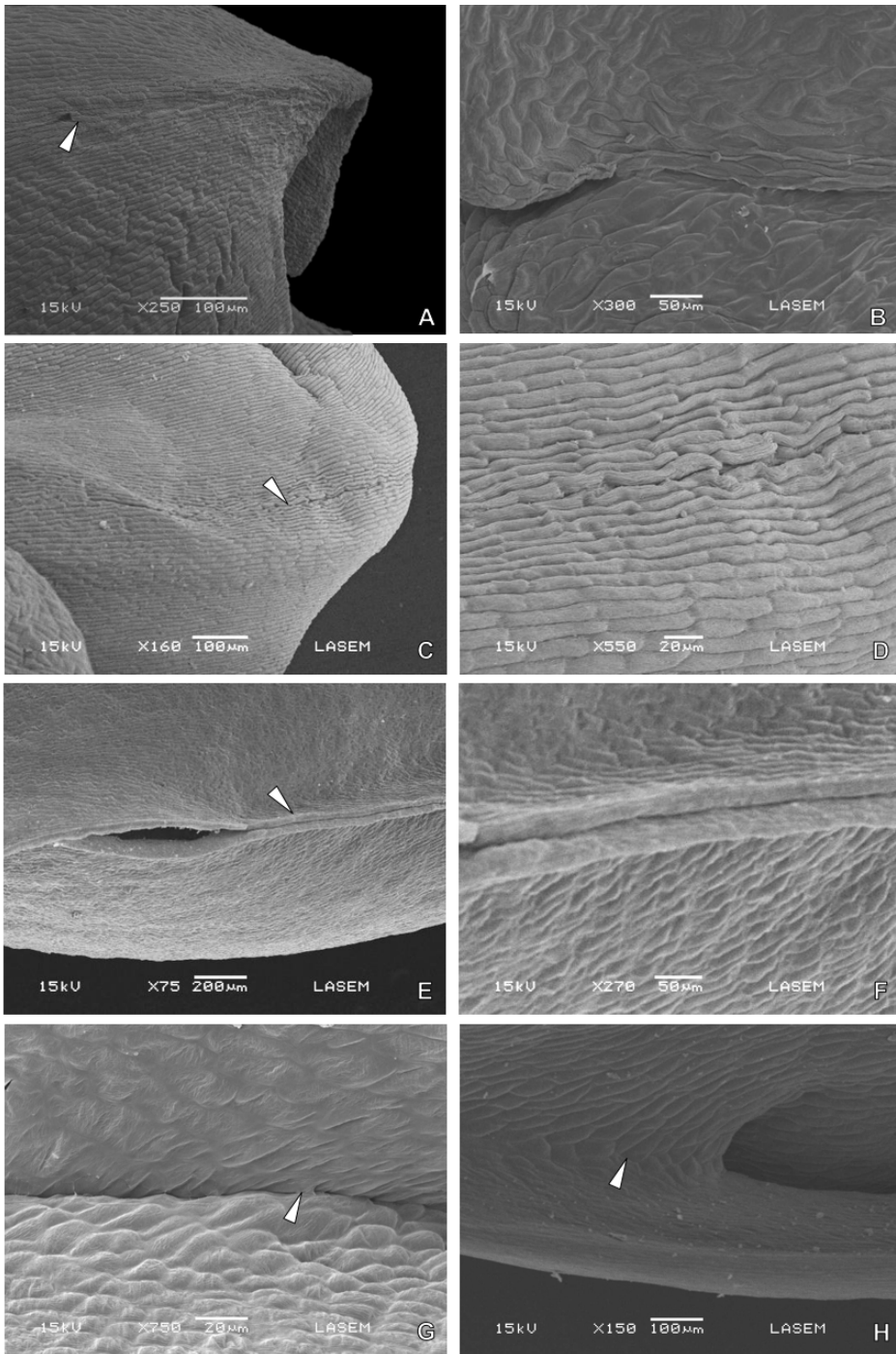
*Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*: El cáliz presentaba los sépalos unidos totalmente (Fig. 5G). La quilla era un tubo largo cuyo extremo daba dos revoluciones completas, sus márgenes inferiores se encontraban fusionados desde el ápice hasta el comienzo de las uñas (Fig. 5L) por intercalación de las células epidérmicas (Fig. 10C y 10D). Los márgenes superiores presentaban tricomas que se interconectaban para unir los márgenes parcialmente dejando el ápice abierto (Fig. 5K). El

vexilo era de forma asimétrica del mismo color y consistencia que las alas, en su base y sobre su cara adaxial se observó un canal que permitía el acceso al nectario y a ambos lados de este canal presentaba aurículas bien marcadas que se apoyaban en las alas (Fig. 5H). La cara adaxial de las alas presentaba una depresión (Fig. 5J) que alojaba perfectamente el abultamiento o protuberancia de la cara abaxial de la quilla (Fig. 5K y 5L), se observó que además existía una conexión cuticular siendo ésta más fuerte con el ala inferior. Las alas eran muy desarrolladas y atractivas, existía una leve diferencia en el tamaño y en la orientación de las mismas, siendo el ala izquierda de posición inferior u horizontal con respecto a la quilla (vista de frente) y la derecha de posición superior o paralela a la quilla (vista de frente). La uña de las alas y la quilla eran largas y delgadas, se encontraban conectadas por intercalación de células epidérmicas constituyendo una unidad que se movía en conjunto (Fig. 10H). Las ornamentaciones se ubicaron en la base de ambas alas, sobre la cara abaxial, eran rugosidades transversales profundas (Fig. 5I, 7G y 7H).

*Rhynchosia edulis*: Los sépalos del cáliz se hallaban unidos hasta el 50% de su longitud (Fig. 5M). Los bordes inferiores de la quilla se hallaban fusionados a lo largo hasta el comienzo de las uñas (Fig. 5R) debido a la intercalación de células epidérmicas (Fig. 10E y 10F), mientras que los márgenes superiores se encontraban libres (Fig. 5Q). El vexilo presentaba un canal en la base de la cara adaxial, que permitía el acceso al nectario, en esta zona las venas se concentraban y eran de un color más oscuro. A ambos lados de este canal existían unas aurículas muy pronunciadas que rodeaban los bordes del nectario (Fig. 5N). Las alas presentaron una depresión en la cara adaxial (Fig. 5P) en la cual encajaba perfectamente una prominencia de la quilla (Fig. 5Q y 5R), en esa región se ha observado unión a nivel cuticular. Las ornamentaciones de las alas se ubicaban sobre la cara abaxial y en la parte basal (Fig. 5I) en forma de depresiones poco profundas y definidas (Fig. 7I y 7J).

## DISCUSIÓN

Todas las especies estudiadas presentaron flores del tipo “flores con estandarte” (Faegri & van



**Fig. 10.** Fusión de los pétalos de la quilla: A-B) *Macroptilium fraternum*, se observa en ambas especies los bordes inferiores fusionados por intercalación de células; C-D) *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* vista de la fusión de abajo de la quilla; E-F) *Rhynchosia edulis* vista de la fusión de los bordes de abajo de la quilla; G) Conexión cuticular de alas-quilla de *D. subsericeum*; H) Conexión por intercalación de células entre alas-quilla en *P. vulgaris* var. *aborigineus*. Las flechas indican la zona de la fusión.



der Pijl, 1979), “flores de quilla” (Westerkamp, 1997), o “tipo papilionácea” (Tucker, 2003). Son pentámeras, zigomorfas, con prefloración vexilar y la forma predominante de las piezas florales (vexilo, alas y quilla) fue obovada y oblonga. La mayoría de las especies fueron simétricas, salvo las especies del género *Macroptilium* y *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, las que presentaron flores asimétricas o complejas en donde el estandarte se ha reducido y presenta coloración poco atractiva. En estas flores asimétricas, las alas constituyen la atracción a los polinizadores y el ala izquierda actúa además como sitio para posarse y lugar de agarre. Por este motivo se presenta de posición horizontal y sus rugosidades son más profundas, semejando el conjunto a una corola bilabiada, de acuerdo a Faegri & Van der Pijl (1979). Además, la quilla en esas especies se alarga y presenta revoluciones, encerrando por ambos márgenes a las estructuras reproductivas. Observaciones similares fueron registradas en *M. lathyroides* (Etcheverry et al., 1998), *M. panduratum* (Etcheverry et al., 1999), *Cochliasanthus caracalla* (Etcheverry et al., 2008) y en tres géneros de la Tribu Crotalariae como *Bolusia*, *Lebeckia* y *Crotalaria* (Le Roux & Van Wyk, 2012).

La fusión de las piezas florales es una característica muy frecuente en Papilionoideae. Así, la mayoría de las especies estudiadas presentaron los sépalos concrecentes, fusión en los márgenes inferiores de la quilla y unión entre los filamentos estaminales. Este tipo de unión podría ser del tipo inferida o meristemática según Tucker (1987), en la cual las piezas se fusionarían por crecimiento intercalar de las células epidérmicas permaneciendo así durante la antesis. El otro tipo de unión observada en las especies estudiadas correspondería a la superficial (Tucker, 1987) porque los pétalos se presentan originalmente libres y posteriormente se conectan por medio de tricomas marginales o por un ensamble de células epidérmicas. Este tipo de unión es inestable o temporal, como ocurre en los márgenes superiores de los pétalos de la quilla y en el complejo alas-quilla (Westerkamp, 1993; Etcheverry, 2006; Alemán et al., 2014).

En todas las especies se registran conexiones morfológicas y/o cuticulares entre las piezas de la corola que, según Endress & Matthew (2006), constituyen un refuerzo para la arquitectura de la flor de las Leguminosae. Las conexiones más

evidentes se presentan entre las alas y la quilla, las cuales estarían acopladas morfológicamente por una relación espacial entre una protuberancia presente en la cara abaxial de cada pétalo de la quilla con la correspondiente depresión presente en la cara adaxial de las alas. Similares características se presentaron en *Dipteryx alata* (Oliveira & Sigrist, 2008); *I. heteranthera* (Tucker, 2003), *C. micans* (Etcheverry et al. 2003), *I. lepedezoides* e *I. spicata* (Paulino et al., 2011) y *Coronilla emerus* (Aronne et al., 2012).

Además de la conexión morfológica, las especies del género *Macroptilium* y *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*, presentan una conexión a nivel cuticular, esta adnación también fue registrada en otras especies de la misma Subtribu como en *M. lathyroides* (Etcheverry et al., 1998), *M. panduratum* (Etcheverry et al., 1999), *Cochliasanthus longifolia* (Hoc et al., 1993) y *C. caracalla* (Etcheverry et al., 2008). Sin embargo, estas conexiones parecen no ser exclusivas de la Subtribu Phaseolinae, ya que también están presentes en especies de los géneros *Desmodium* (Alemán et al., 2014) y *Rhynchosia* (Alemán, obs. pers.).

Todas las especies presentaron esculturas en sus pétalos. En el vexilo se ubican en la base de su cara adaxial en forma de dos aurículas o callosidades más o menos globosas que rodean el acceso al nectario, las mismas actuarían como guías táctiles para favorecer la introducción de la probóscide del insecto en busca del néctar tal como ocurre en *C. micans* (Etcheverry et al., 2003) y en *C. caracalla* (Etcheverry et al., 2008). En la mayoría de los casos se observó que la zona del canal tiene una coloración diferente al resto de la lámina siendo más atractiva y vistosa, de esta forma sería además una guía visual para los polinizadores como ocurre en *Pongamia pinnata* (Solomon Raju & Purnachandra Rao, 2006), *C. caracalla* (Etcheverry et al., 2008), *I. lepedezoides* e *I. spicata* (Paulino et al., 2011) y *Coronilla emerus* (Aronne et al., 2012). Según Galloni & Cristofolini (2003), esta guía de néctar jugaría un papel importante en la atracción de los polinizadores determinando el éxito en la polinización para las especies que lo presentan. En las especies que no producen néctar, como *Desmodium* spp. y en *Zornia contorta* el canal y sus aurículas basales fueron poco prominentes, pero presentaron guía visual.

Las esculturas de las alas y la quilla, tienen forma de hendiduras o depresiones y de protuberancias o



saliencias, constituyen las conexiones morfológicas que facilitan que alas y quilla se muevan conjuntamente cuando el insecto ejerce presión al posarse sobre una o ambas alas de la flor. Esto es lo que Westerkamp (1993) denomina “complejo alas-quilla”, observado en otras especies de Leguminosae como *M. panduratum* (Etcheverry *et al.*, 2001), *C. caracalla* (Etcheverry *et al.*, 2008), *Spartium junceum* y *Genista cilentina* (Galloni & Cristofolini, 2003), además fue reconocido en numerosas flores de Leguminosae del Mediterráneo (Galloni *et al.*, 2007, 2008). En la mayoría de las especies se observaron ornamentaciones o microesculturaciones ubicadas en la región basal de la cara abaxial de las alas que favorecen el sostén firme de los visitantes al posarse sobre ellas, tal como fue observado en otros taxones de Leguminosae como *Lupinus* spp., *Astragalus alopecuroides*, *Robinia pseudoacacia*, *Canavalia virosa*, *Tipuana tipu*, *Desmodium elegans*, entre otras (Stirton, 1981), *C. micans* (Etcheverry *et al.*, 2003), *Sophora fernandeziana* (Bernardello *et al.*, 2004) y *C. caracalla* (Etcheverry *et al.*, 2008).

En cuanto al tamaño de las piezas florales, existen diferencias significativas en todos los rasgos medidos entre las especies del mismo género, y entre diferentes géneros, las especies de *Indigofera* muestran los menores tamaños en comparación con la del género *Phaseolus*. Similares observaciones las obtuvo Rodríguez Riaño *et al.* (1999a) al estudiar 168 taxones de Papilionoideae en el SO de España y López *et al.* (1999) al estudiar la Tribu Genisteae del sudoeste de Europa. En todos los grupos, el vexilo fue la pieza de la corola de mayor longitud y ancho en relación a las otras piezas, por lo que se deduce que este sería el pétalo de atracción de los polinizadores, excepto en las flores asimétricas como las del género *Macroptilium* y *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*. En estas últimas esta función la ejercerían las alas que resultaron ser el doble de tamaño del vexilo, y por lo tanto cumplirían con la función de atracción y área para posarse, como se observó en *M. bracteatum* (Brizuela *et al.*, 1993), *C. longifolia* (Hoc *et al.*, 1993) y *P. vulgaris* var. *aborigineus* (Hoc & Amela García, 1999).

En relación a las uñas de los diferentes pétalos de la corola, se ha observado que las mismas juegan un papel muy importante en el mecanismo de polinización. En todos los casos las uñas del vexilo

fueron las más cortas, la longitud y curvatura de éstas, observada principalmente en las flores que reciben numerosas visitas, como en *Crotalaria*, facilitarían que el estandarte regrese a su posición luego de la visita del polinizador y permitirían el acceso al nectario como fue observado en *C. micans* (Etcheverry *et al.*, 2003) y en otras especies de *Crotalaria* (Le Roux & Van Wyk, 2012). Las especies de *Rhynchosia* y *Macroptilium* presentan en general las uñas de las alas y de la quilla de gran longitud y en el caso de *M. erythroloma*, *M. fraternum* y *P. vulgaris* var. *aborigineus* se encuentran interconectadas a nivel cuticular con el tubo estaminal, de esta manera se favorecería que el complejo alas-quilla pueda descender en conjunto, como se detectó en *C. longifolia* (Hoc *et al.*, 1993) y *C. caracalla* (Etcheverry *et al.*, 2008). Mientras que en las especies de *Indigofera* y *Desmodium* las uñas de la quilla tienen siempre el doble de la longitud que las uñas de los otros pétalos y tienen mayor rigidez, lo cual permitiría desencadenar el mecanismo al retraerse (Alemán *et al.*, 2014).

Los pétalos de la corola jugarían un papel importante en los diferentes mecanismos de polinización existentes, como fue sugerido para toda la subfamilia Papilionoideae (Stirton, 1981; Arroyo, 1981; Westerkamp, 1997; López *et al.*, 1999; Galloni & Cristofolini, 2003; Salomón Raju & Purnachandra Rao, 2006; Galloni *et al.*, 2007; Etcheverry *et al.*, 2003, 2008; Aronne *et al.*, 2012; Alemán *et al.*, 2014), en la que el único grupo de visitantes florales capaces de activar dichos mecanismos, por su tamaño corporal y conducta de forrajeo, serían las abejas (Córdoba & Cocucci, 2011). Las especies estudiadas responden, de esta manera, al patrón general descrito para las especies de la Subfamilia Papilionoideae el cual estaría vinculado con la polinización por Hymenoptera. Esto constituye otra evidencia de la existencia de una especialización fenotípica (*sensu* Ollerton *et al.*, 2007) a la polinización por abejas. Adicionalmente, esta idea se ve apoyada por las observaciones de Figueroa (2014), que registró únicamente la presencia de abejas como polinizadores en el mismo grupo de especies de estudio. El presente trabajo aporta información valiosa para futuros estudios taxonómicos y filogenéticos de la Subfamilia Papilionoideae, así como también para comprender la gran radiación adaptativa que permitió la conquista de casi todo

tipo de ambientes. Dado que las características florales se relacionan directamente con las interacciones planta-polinizador, su conocimiento también resulta de fundamental importancia para planificar acciones tendientes a la conservación o restauración de especies nativas en un contexto de cambio global.

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo constituye parte de la tesis doctoral de MMA. Los autores agradecen a la Dra. Ángela Etcheverry, Dr. Pablo Ortega-Baes y a dos revisores anónimos por los valiosos aportes que enriquecieron el manuscrito. A la Ing. Silvia Blanco e Ing. Pedro Villagrán por la buena predisposición al tomar las fotos en el MEB. Este estudio se realizó con fondos otorgados por la Secretaría de Políticas Universitarias (Becas PROFITE y PROMAGRO de MMA) y el Consejo de Investigaciones de la UNSA (Proyectos CIUNSa 2120 y 2196).

## BIBLIOGRAFÍA

- ALEMÁN M., T. FIGUEROA-FLEMING, A. ETCHEVERRY, S. SÜHRING & P. ORTEGA-BAES. 2014. The explosive pollination mechanism in Papilionoideae (Leguminosae): an analysis with three Desmodium species. *Pl. Syst. Evol.* 300: 177-186.
- ARONNE, G., M. GIOVANETTI, M.R. GUARRACINO & V. MICCO. 2012. Foraging rules of flower selection applied by colonies of *Apis mellifera*: ranking and associations of floral sources. *Funct. Ecol.* 26: 1186-1196.
- ARROYO, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill R. M., Raven P. H. (eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 2*, pp. 723-769. Kew Royal Botanical Garden.
- BARRETT, S.C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends Plant Sci.* 3: 335-341.
- BARRETT, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond Plant mating strategies. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 358: 991-1004.
- BARRETT, S.C.H. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365: 99-109.
- BERNARDELLO, G., R. AGUILAR & G.J. ANDERSON. 2004. The reproductive biology of *Sophora fernandeziana* (Leguminosae), a vulnerable endemic species from Isla Robinson Crusoe. *Am. J. Bot.* 91: 198-206.
- BRIZUELA, M.M., P. S. HOC, V. S. DI STILIO, M. A. AGULLÓ, R. A. PALACIOS, P. HAZELDINE & J. GENISE. 1993. Biología floral de *Macroptilium bracteatum* (Leguminosae, Phaseoleae). *Darwiniana* 32: 41-57.
- CÓRDOBA, S.A. & A.A. COCUCCI. 2011. Flower power: its association with bee power and floral functional morphology in papilionate legumes. *Ann. Bot.* 108: 919-931.
- D'AMBROGIO DE ARGUESO, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- DARWIN, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, UK.
- ENDRESS, P.K. & M.L. MATTHEWS. 2006. Elaborate petals and staminodes in eudicots: Diversity, function and evolution. *Org. Divers. Evol.* 6: 257-293.
- ENDRESS, P.K. 2001. Evolution of floral symmetry. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 4: 86-91.
- ETCHEVERRY, A.V. 2001a. Floral biology and pollination in *Crotalaria stipularia* (Fabaceae: Papilionoideae). *Acta Hort.* 561: 339-342.
- ETCHEVERRY, A.V. 2001b. Wing morphology in the flower of some American species of *Crotalaria* (Fabaceae: Papilionoideae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 72: 215-228.
- ETCHEVERRY, A.V. 2006. Biología Reproductiva de *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina.
- ETCHEVERRY, A.V., S.M. PÉREZ DE BIANCHI & D. MARTÍN MONTIEL DE LÓPEZ. 1998. Fenología floral de *Macroptilium lathyroides* (L.) Urban (Fabaceae) y características reproductivas. *Aportes Botánicos de Salta, Serie Misceláneas* 1:2-34.
- ETCHEVERRY, A.V., M. PÉREZ DE BIANCHI & D. MARTÍN MONTIEL DE LÓPEZ. 1999. Floral biology of *Macroptilium erythroloma* (L.) Urban (Fabaceae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 71: 403-418.
- ETCHEVERRY, A.V., J. J. PROTOMASTRO & C. WESTERKAMP. 2003. Delayed autonomous self-pollination in the colonizer *Crotalaria micans* (Fabaceae: Papilionoideae). *Pl. Syst. Evol.* 239:15-28.
- ETCHEVERRY, A.V., M. M. ALEMÁN & T. FIGUEROA-FLEMING. 2008. Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). *Ann. Bot.* 102: 305-316.

## M. M. Alemán *et al.* - Fusión, esculturas y ornamentaciones en pétalos de Papilionoideae

- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*, 3rd edition. Pergamon Press Oxford, UK.
- FENSTER, C.H., W.S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M.R. DUDASH & J.D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 375-403.
- FIGUEROA, T. 2014. Interacciones planta-polinizador en Papilionoideas (Leguminosae) simpátricas nativas de Salta, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Salta, Argentina.
- GALLONI, M. & G. CRISTOFOLINI. 2003. Floral rewards and pollination in Cytiseae (Fabaceae). *Pl. Syst. Evol.* 238: 127-137.
- GALLONI, M., L. PODDA, D. VIVARELLI & G. CRISTOFOLINI. 2007. Pollen presentation, pollen-ovule ratios, and other reproductive traits in Mediterranean Legumes (Fam. Fabaceae-Subfam. Faboideae). *Pl. Syst. Evol.* 266: 147-164.
- GALLONI, M., L. PODDA, D. VIVARELLI, M. QUARANTA & G. CRISTOFOLINI. 2008. Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. *Flora* 203: 94-102.
- GÖTZENBERGER, L. 2008. Comparative biology of the pollen-ovule ratio. Dissertation, Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg.
- HOC, P., & M. T. AMELA GARCÍA. 1999. Biología floral y sistema reproductivo de *Phaseolus vulgaris* var. *aborigenus* (Fabaceae). *Rev. Biol. Trop.* 47: 59-67.
- HOC, P., V. DI STILIO, M. AGULLÓ, M. BRIZUELA & R. PALACIOS. 1993. Biología floral de *Vigna longifolia* (Leguminosae, Phaseolae). *Darwiniana* 32: 27-39.
- LE ROUX, M.M. & B.E. VAN WYK. 2012. The systematic value of flower structure in *Crotalaria* and related genera of the tribe Crotalarieae (Fabaceae). *Flora* 207: 414-426.
- LEHRER, M., G.A. HORRIDGE, S.W. ZHANG & R.GADAGKAR. 1995. Shape vision in Bees: Innate preference for flower-lid patterns. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 347: 123-137.
- LÓPEZ, J., T. RODRÍGUEZ-RIAÑO, A. ORTEGA-OLIVENCIA, J.A. DEVESA & T. RUIZ. 1999. Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteae (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Pl. Syst. Evol.* 216: 23-47.
- NEAL, P.R., A. DAFNI & M. GIURFA. 1998. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: Terminology, Distribution, and Hypotheses. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29: 345-73.
- OJEDA, I., J. FRANCISCO-ORTEGA & Q.C.B. CRONK. 2009. Evolution of petal epidermal micromorphology in Leguminosae and its use as a marker of petal identity. *Ann. Bot.* 104: 1099-1110.
- OLIVEIRA, M.I. & M.R. SIGRIST. 2008. Fenología reproductiva, polinização e reprodução de *Dipteryx alata* Vogel (Leguminosae-Papilionoideae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 31: 195-207.
- OLLERTON, J., A. KILLICK, E. LAMBORN, S. WATTS & M. WHISTON. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to a generalist flower. *Taxon* 56: 717-728.
- OLLERTON, J., R. ALARCÓN, N. M. WASER, M.V. PRICE, S. WATTS, L. CRANMER, A. HINGSTON, C.I. PETER & J. ROTENBERRY. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann. Bot.* 103: 1471-1480.
- PAULINO, J.V., M. GROPPPO & S. DE PÁDUA TEIXEIRA. 2011. Floral developmental morphology of three *Indigofera* species (Leguminosae) and its systematic significance within Papilionoideae. *Pl. Syst. Evol.* 292: 165-176.
- POLHILL, R.M., P. H. RAVEN & C.H. STIRTON. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In: Polhill RM and Raven PH (eds.), *Advances in legume systematics*, pp 1-26. Kew Royal Botanical Gardens, UK.
- RODRÍGUEZ, I., A. GUMBERT, N. HEMPEL DE IBARRA, J. KUNZE & M. GIURFA. 2004. Symmetry is in the eye of the beholder: innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. *Naturwissenschaften* 91: 374-377.
- RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., A. ORTEGA-OLIVENCIA & J. A. DEVESA. 1999a. Biología floral en Fabaceae. *Ruizia* 16: 1-176.
- RODRIGUEZ-RIAÑO, T., A. ORTEGA-OLIVENCIA & J.A. DEVESA. 1999b. Types of Androecium in the Fabaceae of SW Europe. *Ann. Bot.* 83: 109-116.
- SCHRIRE, B.D., M. LAVIN, N. P. BARKER & F. FOREST. 2009. Phylogeny of the tribe Indigoferae (Leguminosae-Papilionoideae): geographically structured more in succulent-rich and temperate settings than in grass-rich environments. *Am. J. Bot.* 96: 816-852.
- SOLOMON RAJU, A. J. & S. PURNACHANDRA-RAO. 2006. Explosive pollen release and pollination as a function of nectarfeeding activity of certain bees in the biodiesel plant, *Pongamia pinnata* (L.) Pierre (Fabaceae). *Curr. Sci.* 90: 960-967.
- STIRTON, C.H. 1981. Petal sculpturing in Papilionoid legumes. In: Polhill RM, Raven RH (eds.), *Advances in legume systematics*, pp. 771-788. Kew Royal Botanical Gardens, UK.
- TUCKER, S.C. 1987. Floral initiation and development in legumes. In: Stirton CH (ed.) *Advances in legume systematics*, pp. 183-239. Royal Botanic Gardens Kew, UK.
- TUCKER, S.C. 1989. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum sativum*

- (Leguminosae: Papilionoideae). *Am. J. Bot.* 76: 714-729.
- TUCKER, S.C. 2003. Floral development in legumes. *Plant Physiol.* 131: 911-926.
- WASER, N.M., L. CHITTKA, M.V. PRICE, N.M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996. Generalization of pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WESTERKAMP, C. 1993. The co-operation between the assymetric flower of *Lathyrus latifolius* (Fabaceae - Viciae) and its visitors. *Phyton* 33: 127-137.
- WESTERKAMP, C. 1997. Keel blossoms: bee flowers with adaptations against bees. *Flora* 192: 125-132.
- WESTERKAMP, C. & G. GOTTSBERGER. 2000. Diversity pays in crop pollination. *Crop Science* 40:1209-1222.
- WESTERKAMP, C. & A. WEBER. 1999. Keel flowers of the Polygalaceae and Fabaceae: a functional comparison. *Bot. J. Linn. Soc.* 129: 207-221.
- YEO, P.F. 1993. *Secondary pollen presentation. Form, function and evolution*. Springer, New York, USA.

Recibido el 26 de diciembre de 2016, aceptado el 1 de marzo de 2017