

DOMACIOS Y NECTARIOS EXTRAFLORALES EN BIGNONIÁCEAS: COMPONENTES VEGETALES DE UNA INTERACCIÓN MUTUALÍSTICA

ANA M. GONZALEZ¹

Summary: Domatia and extrafloral nectaries in Bignoniaceae: two components of a mutualistic interaction. Plants have mutualistic relationships with insects in two ways: through domatia provide housing of predators, and extrafloral nectaries secreting nectar and provide food in exchange for control of herbivores or fungal pathogens. The foliar anatomy of 52 species of Bignoniaceae was examined by light and scanning electron microscopy, in order to describe the different types of domatia and extrafloral nectaries. Two types of domatia were observed: small hair-tufts and pockets; the presence and type of domatia represents important taxonomic characters in Bignoniaceae. Extrafloral nectaries are found in all studied species. They are located in different positions: along the midvein, associated with domatia, or grouped in glandular fields, either in leaf or interpetiolar. The Bignoniaceae have simultaneously domatia and extrafloral nectaries on their leaves, these features are described as plant components in a probable mechanism of indirect defense.

Key Words: anatomy, Bignoniaceae, domatia, extrafloral nectaries, glandular fields, leaf.

Resumen: Las plantas presentan relaciones mutualísticas con insectos a cambio del control de sus herbívoros u hongos patógenos; por medio de los domacios les ofrecen albergue y mediante la secreción de néctar de nectarios extraflorales les brindan alimento. Se examinó la anatomía foliar en 52 especies de Bignoniaceae con microscopía óptica y electrónica de barrido, con el objetivo de describir los domacios y los nectarios extraflorales. Los domacios presentes son de dos tipos: mechones de pelos y bolsillos, siendo un carácter taxonómico útil en varias especies. Los nectarios extraflorales se encuentran en todas las especies, ubicándose en diversas posiciones: a lo largo de la vena media, asociados a los domacios o agrupados en campos glandulares, que pueden ser foliares o interpeciolares. Las Bignoniaceae presentan simultáneamente domacios y nectarios extraflorales en sus hojas, los cuales se describen como componentes vegetales de un probable mecanismo de defensa indirecta.

Palabras clave: anatomía, Bignoniaceae, campos glandulares, domacios, hojas, nectarios extraflorales.

INTRODUCCIÓN

Las plantas interactúan con sus enemigos naturales a través de relaciones mutualísticas con insectos, ofreciéndoles albergue y/o alimento a cambio del control de sus herbívoros u hongos patógenos. En el primer caso hay plantas que ofrecen protección y/o refugio mediante domacios. Benson (1985) reconoció como domacios primarios a aquellas cavidades naturales como tallos, pecíolos o espinas

huecas usadas como albergue, y denominó domacios secundarios a las estructuras modificadas para dicha función, que varían de simples mechones de pelos a cavidades o bolsas ubicadas principalmente en las hojas. El refugio brindado puede consistir en abrigo y/o espacio para la oviposición (Fiala & Maschwitz, 1992; Romero & Benson, 2005; Tillberg, 2004; Agrawal & Karban, 1997). Si sus ocupantes son las hormigas se los denomina mirmecodomacios (Fiala *et al.*, 1999) y si son ácaros: acarodomacios (O'Dowd & Willson, 1991).

De acuerdo a Wilkinson (1979) los domacios son estructuras morfogenéticas, formadas por el vegetal con independencia de la presencia de animales, siendo aprovechadas de manera secundaria. Esta

¹ Investigadora del CONICET. Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina. e-mail: anitama39@gmail.com

característica ha permitido su uso en la taxonomía de numerosas familias (Tô Ngoc, 1966; Schnell *et al.*, 1968; Brouwer, 1983; O'Dowd & Willson, 1989; Nakamura *et al.*, 1992; O'Dowd, 1994; Solís, 1997, 2003, 2004). Brouwer & Clifford (1990) efectuaron un listado de la presencia de domacios en 290 familias de Eudicotiledóneas leñosas. En las Bignoniaceae, la presencia de domacios ha sido uno de los caracteres empleados en los tratamientos taxonómicos (Gentry, 1980; Barringer & Gentry, 1995; Arbo, 1999; Hargreaves, 2006; Grose & Olmstead 2007, 2007a; Lozano & Zapater, 2008). Watson & Dallwitz (1992), basándose en el trabajo de Brouwer & Clifford (1990) reconocen su presencia en 14 géneros de esta familia. Recientemente, Silva *et al.* (2009) describieron la presencia de domacios en "ipês" brasileños: *Tabebuia aurea* y seis especies de *Handroanthus*.

El segundo mecanismo que favorece la asociación mutualística entre las plantas y los insectos son los nectarios extraflorales (NEFs), mediante los cuales las plantas brindan alimento a las hormigas y en compensación, éstas brindan protección contra los fitófagos (Bentley, 1977; Rogers, 1985; Heads, 1986; Oliveira *et al.* 1987; Oliveira & Pie, 1998). La lista de Bignoniaceae con NEFs fue actualizada por Keeler (2010), registrando de la literatura la presencia de NEFs en 176 de unas 800 especies de la familia, la mayoría de los cuales son nectarios extranupciales ubicados en cáliz y frutos (Rivera, 2000) con escasas observaciones de NEFs en hojas. Tal vez el único trabajo realizado en órganos vegetativos de esta familia sea el de Seibert (1948) quien reconoció la presencia de glándulas en diversas posiciones, entre las que describe bajo la categoría de glándulas neuro-axilares a los domacios o "coeliac glands" y a los campos glandulares, ambos ubicados en la axila de las venas laterales. En 2009, Gomez-Silva analizó la evolución de los acarodomacios, incluyendo la relación con otros caracteres como la pilosidad y los NEFs, pero este estudio se restringió a especies de la tribu Bignonieae.

En el presente trabajo se estudió la morfología y anatomía foliar en especies nativas y cultivadas en la Argentina con los siguientes objetivos: (1) describir los domacios a fin de establecer su organización y diversos tipos; (2) registrar la presencia y distribución de los nectarios extraflorales de

las hojas; (3) analizar la relación entre ambas estructuras como componentes vegetales de la asociación con insectos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las especies estudiadas, su procedencia y coleccionistas se encuentran en el Anexo. Los testigos se encuentran en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

El material fue fijado en FAA (alcohol 70°, ac. acético y formol, 90:5:5). Para los estudios de microscopía óptica el material fue incluido en parafina según técnica de Johansen (1940) modificada por Gonzalez & Cristóbal (1997). Se realizaron cortes seriados con micrótomo rotativo, de 12 µm de espesor. Se empleó doble tinción safranina-Astra blue (Luque *et al.* 1996). Se realizó diafanización de las hojas de acuerdo a la técnica de Payne (1969).

Las observaciones, dibujos y fotografías fueron realizados con microscopio Leica DMLB2 equipado con cámara fotográfica. Para las observaciones con microscopio electrónico de barrido (MEB) se utilizó material fijado en FAA, secado a punto crítico y metalizado con Oro-Paladio. Se utilizó MEB Jeol LV 5800 del Servicio de Microscopía Electrónica de la UNNE, Corrientes.

RESULTADOS

Las Bignoniaceae estudiadas poseen hojas opuestas, palmaticompuestas en *Tabebuia* y *Handroanthus*, pinnaticompuestas con 2-3 folíolos en las lianas y con 3-15 folíolos en *Campsis* y *Tecoma* y bipinnaticompuestas en *Jacaranda*. *Tabebuia nodosa* y *Catalpa bignonioides* son las únicas especies con hojas simples.

Domacios

Se ubican siempre en el envés foliar, en la bifurcación de la vena principal con las secundarias (Fig. 1 A-E). Se encuentran 1-6 domacios por lámina, concentrados preferentemente en el tercio basal. La presencia y tipo de domacio se indica en la Tabla I. No todos los folíolos poseen domacios, siendo su presencia ocasional en algunas especies.

De acuerdo a su estructura se reconocen los

A. M. Gonzalez - Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas

siguientes tipos de domacios:

1. Mechón de tricomas: están formados por concentraciones de tricomas en la axila entre la vena media y las venas de segundo orden (Figs. 1 A, 2 A-K). Los tricomas tapizan tanto el hipofilo de la zona triangular entre las venas como la epidermis que cubre los laterales de las mismas. Los tricomas que forman el domacio son eglandulares, el tipo presente depende de la especie (Tabla I):

- Unicelulares (E1): formados por una sólo célula delgada y larga que se inserta entre las epidérmicas (Fig. 2 B, C).

- Uniseriados (EU): tienen pie 1-2 seriado que se inserta entre las células epidérmicas y un cuerpo de 3-7 células dispuestas en una sola serie, la apical con extremo aguzado. Son células de paredes delgadas y citoplasma claro (Fig. 2 K, L).

- Dendroides (ED): son tricomas multicelulares con un eje principal y ramificaciones. Cada célula presenta una porción basal que forma el cuerpo del tricoma y una porción distal que constituyen los brazos (Fig. 2 F). En *T. roseo-alba* los brazos son extremadamente cortos o están ausentes (Fig. 2 H). Las células del tricoma poseen paredes delgadas y citoplasma claro.

Todos los tipos de tricomas están cubiertos por una cutícula lisa.

La lámina foliar de las especies analizadas presentan además tricomas glandulares (Fig. 2 B) o escamosos (Fig. 2 H), pero los mismos están distribuidos por toda la lámina foliar.

2. Domacio en bolsillos: están formados por una conexión de tejido que une la vena principal y una secundaria, formando un embudo o bolsa aplanada, con abertura distal ancha (Figs. 1 B-E, 3 A-E).

Arrabidaea triplinervia (Fig. 1 D, E) es una especie que se destaca por la presencia de domacios en bolsillos de gran tamaño, alcanzado una abertura distal de hasta 4,2 mm. Esta especie posee folíolos con 3 o 4 venas principales, las cuales se encuentran conectadas por el domacio. La abertura distal del bolsillo posee una escotadura central o es sinuosa o erosa (Fig. 3 A-B). El reborde posee tricomas eglandulares bicelulares (EB), con una célula basal que se ubica entre las epidérmicas y otra apical aguzada, ambas de paredes gruesas y lignificadas. La superficie del bolsillo es glabra o con escasos tricomas glandulares. Los domacios están presentes en todas las hojas. Es la única especie en que hay numerosos domacios pequeños entre las venas

secundarias y las terciarias (Fig. 1 D).

En las restantes especies con domacios el bolsillo es pequeño y presenta abundantes tricomas, ya sea dendroides (Fig. 3 F) o eglandulares uniseriados (Fig. 3 I), también presentan tricomas en menor densidad en el borde libre y/o el techo del domacio (Fig. 3 C-D). Estos tricomas pueden ocultar la presencia del bolsillo, especialmente en especies que presentan indumento abundante. En *Tecoma tenuiflora* hay ejemplares cuyos folíolos presentan el hipofilo piloso o tomentoso, donde los tricomas ocultan los domacios, y ejemplares glabros o con menor pilosidad cuyos domacios son perfectamente visibles.

Anatomía de los domacios: en los domacios en mechones de pelos, el mesófilo en la zona del domacio mantiene las mismas características que el resto de la lámina foliar, la epidermis es uniseriada a pluriseriada y el mesófilo puede ser dorsiventral o isolateral, características que dependen de la especie (Fig. 4 A-B).

Estructuralmente los domacios en bolsillo poseen un “piso” o base del domacio formado por la lámina foliar y el “techo” que es una expansión o membrana que conecta ambas venas (Fig. 4 C-K). Anatómicamente el piso del domacio presenta las mismas características que el resto de la lámina foliar (Fig. 4 F-K). El mesófilo es dorsiventral formado por 1-3 estratos de parénquima en empalizada y un número variable de células de parénquima clorofiliano esponjoso. La vena principal puede estar formada por una sifonostela ectofloica, o un arco amplio y haces menores invertidos o por un anillo de haces pequeños; las venas secundarias y terciarias están formadas por haces colaterales (Fig. 4 F, H, L). Todos los haces vasculares se encuentran rodeados por vainas fasciculares parenquimáticas o fibrosas. En *A. triplinervia* el piso del domacio tiene abundantes vénulas, formadas por pequeños haces colaterales que conectan las venas que forman los laterales del domacio (Fig. 4 F). El techo del domacio está formado por parénquima clorofiliano homogéneo y compacto, careciendo de diferenciación en parénquima empalizada y esponjoso, sin vascularización (Fig. 4 G). La epidermis del piso (que corresponde a la cara abaxial de la lámina foliar) y ambas las caras del techo pueden presentar epidermis con estomas e

indumento, pero en menor proporción que el resto de la lámina.

Nectarios extraflorales

Los NEFs son estructuras pateliformes (Figs. 1 A, F, 2 B, D, L), de contorno circular a discoide, planos (Fig. 3 F, I) o cupuliformes con los rebordes elevados (Fig. 2 B, H). Su diámetro varía entre 110-680 μm . Todas las especies presentan NEFs, inclusive aquellas que carecen de domacios. Se encuentran en el envés foliar, concentrados en la región cercana a la vena principal, generalmente están agrupados en el tercio inferior de la lámina foliar. En el piso del domacio puede encontrarse un NEF grande (Fig. 2 A, D) o varios NEFs pequeños (Fig. 2 B, G, J). En *T. lapacho* se registró la presencia de NEF en el interior del bolsillo, única especie en la cual se observaron hongos creciendo sobre los NEFs (Fig. 4 L-M).

Campos glandulares: son agrupaciones de NEFs que superan las 10 glándulas. Pueden encontrarse en las hojas o en los nudos (Figs. 1 F, 5). *Catalpa bignonioides* se caracteriza por la asociación de 80-170 NEFs en la zona comprendida por la unión de las venas principales, en la base del hipofilo (Fig. 5 A). La zona de este campo glandular es glabra, mientras que el resto de la lámina está cubierta por tricomas eglandulares unicelulares muy abundantes (Fig. 5 B). *Clytostoma sciuripabulum* y *C. binatum* también presentan estos campos glandulares foliares, pero el número de NEFs no superan las 15-20 glándulas (Fig. 5 C).

En numerosas especies (Tabla I) los campos glandulares se ubican en los nudos o región interpeciolar (Fig. 5 D-G). El número de NEFs puede ser bajo, menor a 25-30 glándulas (Figs. 1 F, 5 F) o ser tan abundantes que los nectarios se solapan entre sí (Fig. 5 E, G).

En ambos casos, foliares o interpeciolares, los NEFs son estructuras pluricelulares con una o varias células basales y una epidermis secretora pluricelular (Fig. 4 O).

Observaciones de asociaciones con artrópodos

Los domacios son frecuentemente habitados por diversos ácaros (Figs. 1 B, C, 2 F). También se observó la presencia de huevos y mudas de insectos (Figs. 2 C, 4 B, G, flechas). A campo se observó que la secreción de néctar es muy atractiva para pequeñas hormigas que patrullan las hojas. En

material fresco mantenido libre de hormigas en el laboratorio se pudo observar que la secreción del NEF se escurre por la lámina, acumulándose en el interior del domacio (Fig. 1 A).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Según su morfología, Wilkinson (1979) clasifica a los domacios en cinco tipos, encontrándose domacios en mechones de pelos y bolsillos entre las Bignoniaceae estudiadas. Anatómicamente, en los primeros la modificación radica en la redistribución de la concentración de tricomas, cuya mayor densidad en las axilas de las venas es lo que constituye el domacio. En los domacios en bolsillo, la hoja modifica su estructura, desarrollando una membrana para formar el bolsillo. Ésta membrana está formada por parénquima compacto, pobre en tejido clorofiliano, evidentemente no está especializada para la fotosíntesis. Como tampoco hay diferenciación en parénquima esponjoso y el número de estomas es notablemente menor, se deduce que tampoco representa una modificación para favorecer el intercambio gaseoso. En bolsillos conspicuos, como los de *A. triplinervia*, una red de vénulas otorga mayor rigidez a esta membrana, a la vez que aumenta la provisión vascular conectando las venas laterales. De acuerdo a estas observaciones se concluye que ambos tipos de domacios presentes en Bignoniaceae corresponden al descripto como domacio secundario de acuerdo a la clasificación propuesta por Benson (1985), ya que son modificaciones de la estructura foliar y no simples cavidades preexistentes utilizadas de manera secundaria por diversos insectos.

Brouwer & Clifford (1990) mencionan la existencia de domacios en 14 géneros de Bignoniaceae; de dicha lista solo *Cybistax antisiphilitica* y *Tecomaria (=Tecoma) capensis* han sido analizadas en la presente contribución, ambas poseen domacios en mechones de pelos como fueran descriptas por Brouwer & Clifford (loc. cit.). En varias especies los domacios constituyen un recurso invaluable para la identificación taxonómica al estado vegetativo, tanto por su constancia como por su tamaño: *Arrabidaea triplinervia* puede ser identificada por la presencia de conspicuos domacios en bolsillo, prácticamente glabros y fácilmente observables a simple vista. *Cuspidaria*

A. M. Gonzalez - Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas

Tabla I. Domacios y campos glandulares en especies de Bignoniaceae

Taxones	Porte	Mechones de pelos	Bolsillos c/ tricomas	Bolsillos	Tricomas del domacio	Campos glandulares
1. <i>Catalpa bignonioides</i> Walter	A	-	-	-		envés hoja
2. <i>Cybistax antispyhillitica</i> (Mart.) Mart.	A	+	-	-	EU	-
3. <i>Jacaranda cuspidifolia</i> Mart. ex DC.	A	-	-	-		-
4. <i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	A	+	-	-	E1	-
5. <i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	A	-	-	-		-
6. <i>Jacaranda puberula</i> Cham.	A	+	-	-	EU	-
7. <i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	A	-	-	-		-
8. <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex DC) Mattos	A	-	-	-		-
9. <i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	A	+	+	-	ED	-
10. <i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC) Mattos	A	+	-	-	ED	-
11. <i>Handroanthus lapacho</i> (K. Schum.) S.O. Grose	A	-	+	-	ED	-
12. <i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	A	-	-	-		-
13. <i>Handroanthus pulcherrimus</i> (Sandwith) S.O. Grose	A	-	-	-		-
14. <i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore	A	-	-	-		-
15. <i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.	A	-	-	-		-
16. <i>Tabebuia roseo-alba</i> (Ridl.) Sandwith	A	++	-	-	EU	-
17. <i>Tecoma capensis</i> (Thunb.) Lindl.	A	++	-	-	ED	-
18. <i>Tecoma garrocha</i> Hieron.	A	-	-	-		-
19. <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth var. <i>stans</i>	A	+	+	-	ED	-
20. <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth var. <i>velutina</i> A. DC	A	-	-	-		-
21. <i>Tecoma tenuiflora</i> (DC.) Fabris	A	-	+	-	EU	-
22. <i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	L	-	-	-		-
23. <i>Adenocalymma paulistarum</i> Bureau & K. Schum.	L	-	-	-		-
24. <i>Amphilophium vautheri</i> DC.	L	-	-	-		-
25. <i>Amphilophium pannosum</i> (DC.) Bureau & K. Schum.	L	-	-	-		-
26. <i>Arrabidaea caudigera</i> (S. Moore) A.H. Gentry	L	-	+	-		nudo
27. <i>Arrabidaea chica</i> (Humb. & Bonpl.) Verl.	L	-	-	-		nudo
28. <i>Arrabidaea corallina</i> (Jacq.) Sandwith	L	+	-	-	EU	-
29. <i>Arrabidaea florida</i> DC.	L	+/-	-	-	EU	nudo
30. <i>Arrabidaea mutabilis</i> Bureau & K. Schum.	L	-	-	-		nudo
31. <i>Arrabidaea samydoides</i> (Cham.) Sandwith	L	-	+	-	EU	-
32. <i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) Sandwith	L	-	+	-	EU	-
33. <i>Arrabidaea triplinervia</i> (DC.) Baill. ex Bureau	L	-	-	++	EB/G	-
34. <i>Campsis radicans</i> L. Bureau	L	-	-	-		-
35. <i>Clytostoma binatum</i> (Thunb.) Sandwith	L	-	+	-	EU	envés hoja
36. <i>Clytostoma callistegioides</i> (Cham.) Bur. ex Griseb.	L	-	-	-		-
37. <i>Clytostoma sciuripabulum</i> Bureau & K. Schum.	L	-	-	-		envés hoja
38. <i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A.H. Gentry	L	-	++	-	EU	nudo
39. <i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	L	-	-	-		nudo
40. <i>Macfadyena dentata</i> K. Schum.	L	-	-	-		nudo
41. <i>Macfadyena hassleri</i> Sprague	L	-	-	-		nudo
42. <i>Macfadyena uncata</i> (Andrews) Sprague & Sandwith	L	-	-	-		nudo
43. <i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H. Gentry	L	-	-	-		nudo
44. <i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau & K. Schum.	L	-	++	-	EU	-
45. <i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A.H. Gentry	L	-	-	-		-
46. <i>Pandorea jasminoides</i> (Lindl.) K. Schum.	L	-	-	-		-
47. <i>Parabignonia chodatti</i> (Hassler) A.H. Gentry	L	-	-	-		nudo
48. <i>Pithecoctenium caroliniae</i> (Lindl.) G. Nicholson	L	-	-	-		-
49. <i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H. Gentry	L	-	-	-		-
50. <i>Podranea ricasoliana</i> (Tanfani) Sprange	L	-	-	-		-
51. <i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	L	-	-	-		-
52. <i>Tynanthus micranthus</i> Correa de Mello ex K. Schum.	L	-	++	-	EU	-

Referencias: -: sin domacios, +: ocasionales, ++: abundantes, A: árboles o arbustos, L: lianas, E1: tricomas eglandulares unicelulares, EB: tricomas eglandulares bicelulares, ED: tricomas eglandulares dendroides, EU: tricomas eglandulares uniseriados, G: tricomas glandulares.

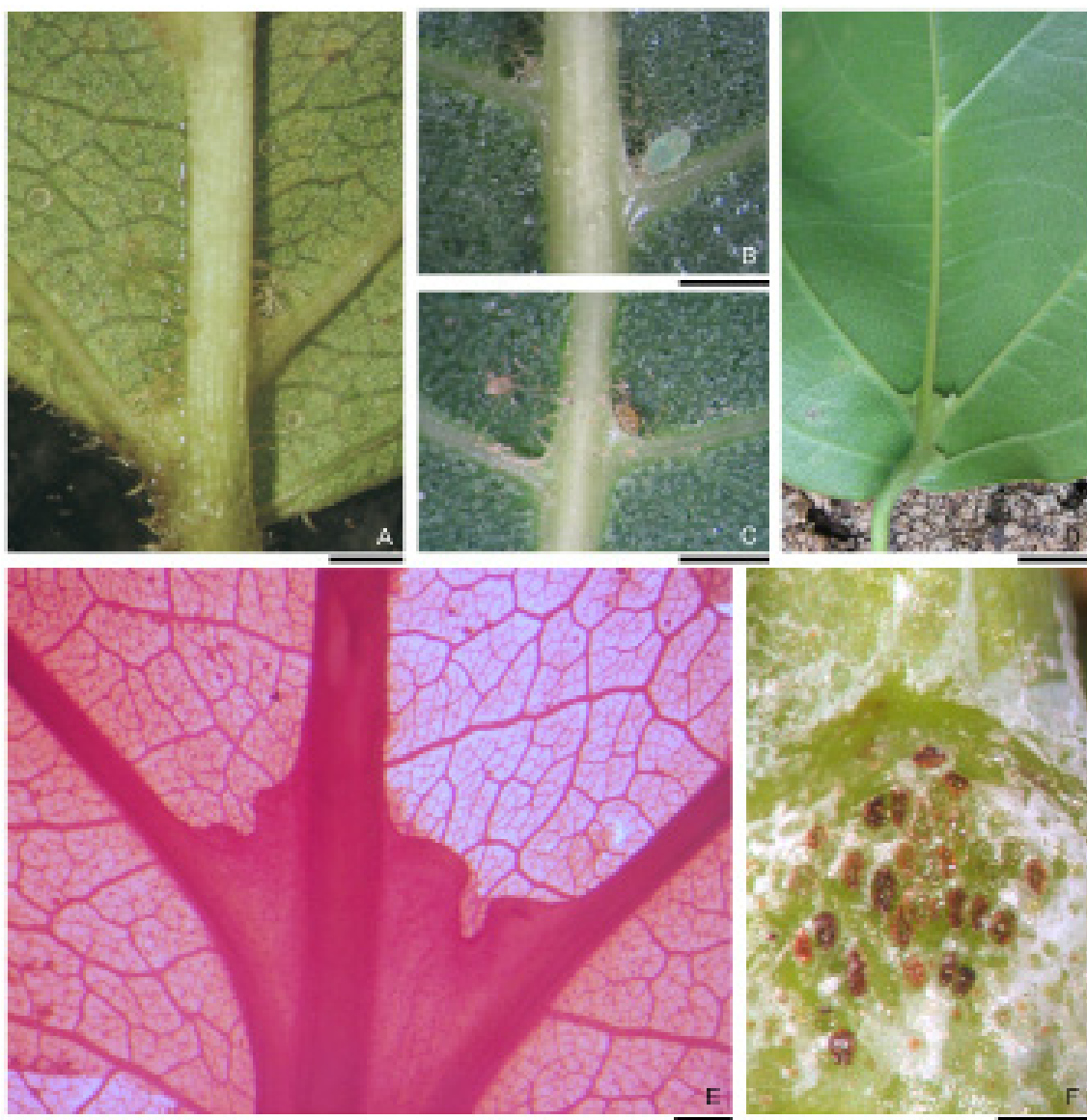


Fig. 1. Domacios y campos glandulares en Bignoniaceae. **A:** *Cuspidaria convoluta*, envés foliar con domacios y NEFs. **B-C:** *Handroanthus heptaphyllus*, domacios con ácaros. **D-E:** *Arrabidaea triplinervia*. **D:** envés foliar con domacios en bolsillos. **E:** hoja diafanizada mostrando los bolsillos y la vascularización. **F:** *Dolichandra cynanchoides*, nudo con campo glandular interpeciolar. **Escalas:** A-C, E: 1mm; D: 0,5cm; F, 0,5mm.

convoluta, *Tynanthus micranthus* y *Mansoa difficilis* son especies que también pueden reconocerse por la presencia de importantes domacios en forma de bolsillos.

Entre los restantes géneros de lianas, *Arrabidaea* posee especies con y sin domacios, encontrándose tanto mechones de pelos como bolsillos, sin

embargo su presencia no es constante en todas las hojas. En los restantes géneros de lianas su presencia fue ocasional o es variable entre ejemplares de la misma especie.

Entre las especies arbóreas la existencia de domacios fue ocasional, son tricomáticos e inconspicuos en *Cybistax*, en el género *Tecoma*

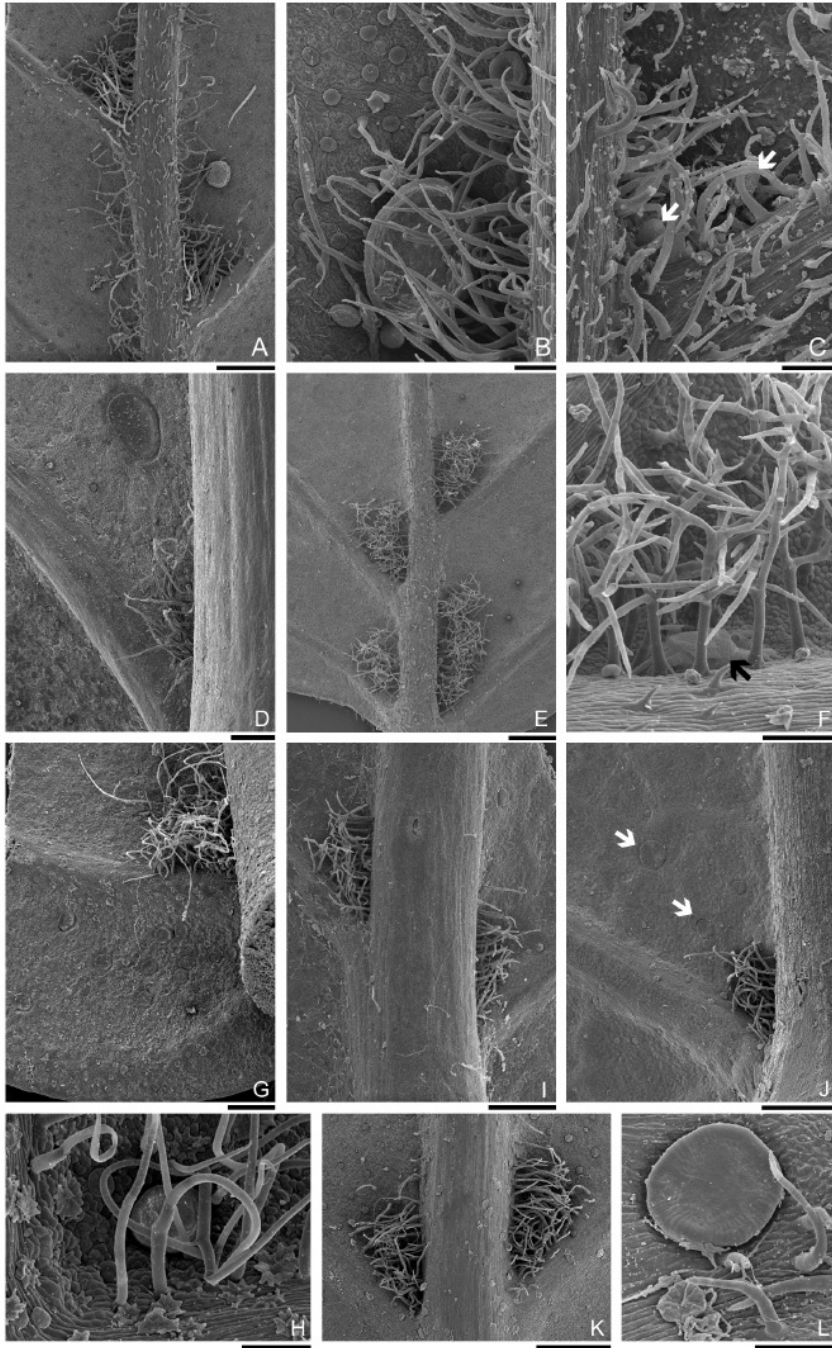


Fig. 2. Domacios en mechón de pelos. **A-B:** *Jacaranda puberula*. **A:** envés foliar. **B:** detalle de dos NEFs en domacio. **C:** *Jacaranda micrantha*, detalle de tricomas uniseriados del domacio y huevos de insecto (flechas). **D:** *Handroanthus impetiginosus*, domacio con NEF. **E-F:** *Tecoma capensis*. **D:** domacios en base foliar. **E:** tricomas dendroides y ácaro (flecha). **G-H:** *Tabebuia roseo-alba*. **G:** domacio y campo de NEFs. **H:** detalle de un NEF bajo los tricomas. **I-J:** *Arrabidaea corallina*, domacios y NEFs (flechas). **K-L:** *Arrabidaea florida*. **K:** domacios. **L:** detalle de NEF y tricomas uniseriados. **Escala:** A, E, G, I-K: 0,5 mm; B, D: 0,25 mm; C, F, H, L: 100 μ m.

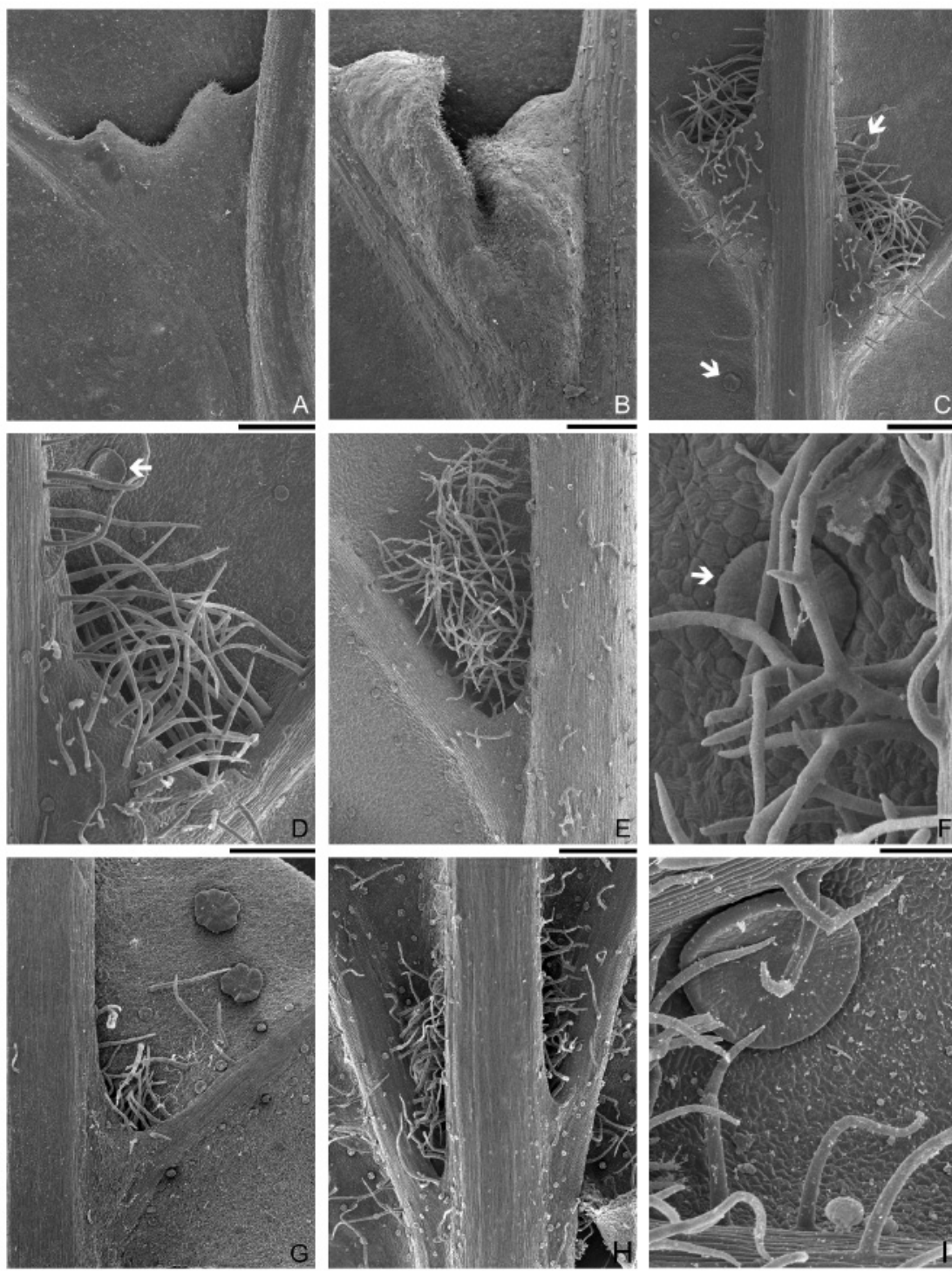


Fig. 3. Domacios en bolsillo. **A-B:** *Arrabidaea triplinervia*. **C-D:** *Cuspidaria convoluta*, NEFs indicados con flechas. **E-F:** *Tecoma stans*. **E:** domacios. **F:** detalle de NEF y tricomas dendroides. **G:** *Tynanthus micranthus*, domacio con par de NEFs. **H-I:** *Arrabidaea selloi*. **H:** domacio. **I:** detalle de NEF y tricomas eglandulares uniseriados y glandular capitado. **Escala:** A: 1mm; B, C, G, H: 0,5mm; D, E, 0,25mm; F, I: 50 μ m.

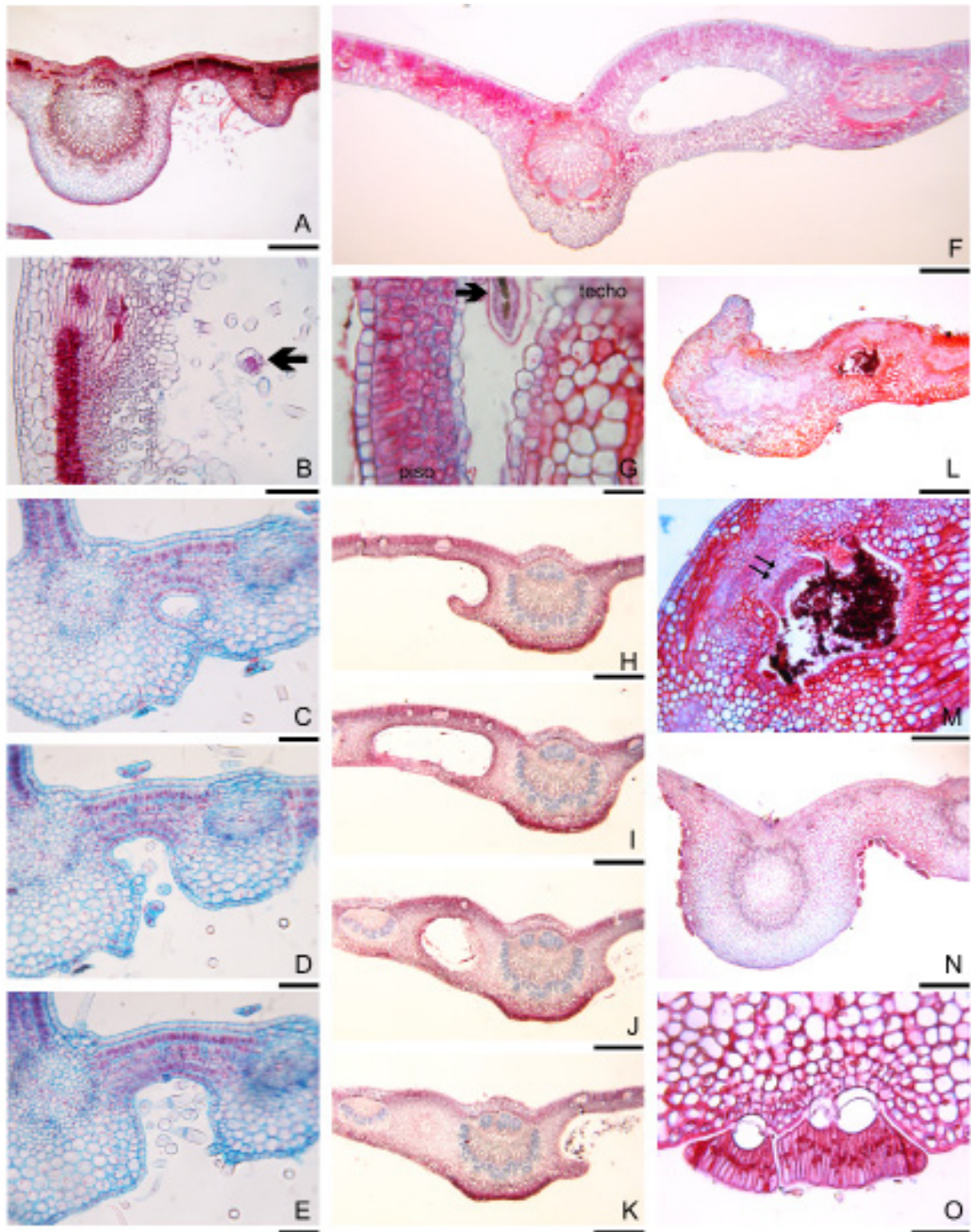


Fig. 4. Anatomía de los domacios en corte transversal de lámina foliar. **A-B:** *Tabebuia roseo-alba*. **A:** domacio en mechón de pelos. **B:** detalle de la zona del domacio, la flecha indica un huevo de insecto en corte. **C-E:** *Arrabidaea selloi*, secuencia de transcortes mostrando la cavidad del bolsillo y los tricomas. **F-G:** *Arrabidaea triplinervia*. **F:** transcorte de lámina por la zona del bolsillo. **G:** detalle de piso y techo del domacio y un huevo de insecto (flecha). **H-K:** *Tynanthus micranthus*, secuencia de transcortes mostrando la cavidad del domacio en bolsillo. **L-M:** *Tabebuia lapacho*. **L:** transcorte por la zona del domacio. **M:** detalle del bolsillo con un NEF en el interior (flecha doble) y la cavidad ocupada por hongos. **N-O:** *Catalpa bignonioides*. **N:** transcorte de hoja en la zona del campo glandular adyacente a la vena media. **O:** detalle de un par de NEF. **Escalas:** A, H-L, N: 0,5 mm; F: 0,25 mm; B: 0,1 mm; C-E, G, M, O: 50 μ m.

predominan los domacios tricómicos, pero su presencia puede variar en función de la densidad del indumento foliar. El género *Tabebuia* fue segregado por Grose & Olmstead (2007) en otros dos géneros: *Roseodendron* (sin representantes en Argentina) y *Handroanthus* que incluye seis especies en Argentina; quedando *Tabebuia aurea* y *T. nodosa* como especies argentinas del género. Autores modernos como Romero & Benson (2005) y Lozano & Zapater (2008) reconocen la presencia de los domacios formados por mechones de pelos en *H. impetiginosa* y *H. heptaphyllus*. Sin embargo, Silva *et al.* (2009) describen los domacios de estas especies como depresiones revestidas de tricomas, presentes además en *H. chrysotrichus* y *H. serratifolius*, y sin domacios a *H. ochraceus* y *T. aurea*. Zapater *et al.* (2009) en su revisión de las especies nativas y exóticas de *Tabebuia* y *Handroanthus* de Argentina solo describe la presencia de domacios tricómicos en *Tabebuia roseo-alba*. De las especies de *Handroanthus* estudiadas en el presente trabajo se encontraron domacios formados por mechones de pelos en *H. impetiginosus*, bolsillos revestidos de tricomas en *H. lapacho*, y de ambos tipos en *H. heptaphyllus*. Esta discrepancia en la presencia y tipo de domacio concuerda por la variación en la densidad del indumento entre ejemplares de la misma especie, en los domacios formados por bolsillos con tricomas es frecuente que estos últimos cubran completamente el techo del domacio, ocultando su presencia, sólo el estudio anatómico revela la existencia del bolsillo. *Tabebuia nodosa* es la única especie con hojas simples del género, siendo constante la ausencia de domacios, tampoco están presentes en *T. aurea*; si se encuentran en la especie exótica *T. roseo-alba*. Esta asociación de hojas compuestas con domacios y hojas simples sin domacios ya fue un carácter utilizado en el género *Spiroteca* por Grose & Olmstead (2007a). Gonçalves Martins *et al.* (2008) analizaron la anatomía y composición química de las hojas de *Jacaranda puberula* pero no registraron la presencia de domacios en mechones de pelos como en la presente contribución, debido probablemente al escaso desarrollo de los mismos.

El presente estudio revela que el uso de los domacios como carácter para la taxonomía de la familia sería útil en unas pocas lianas, donde su presencia caracteriza y permite el reconocimiento de varias especies que crecen en la Argentina. Por

el contrario, su utilización estaría restringida en especies arbóreas, donde existe variabilidad tanto en formas como en su presencia. Varios géneros se reconocen por la ausencia completa de domacios: *Adenocalymma*, *Amphilophium*, *Dolichandra*, *Macfadyena*, *Pithecoctenium*, *Pandorea*, *Podranea* y *Pyrostegia*. Gomez-Silva (2009) menciona la presencia de domacios para diversas especies de *Amphilophium*, siendo *Amphilophium crucigerum* (L.) L. Lohmann (sub *Pithecoctenium crucigerum*) la única estudiada en la presente contribución y donde no se encontraron domacios.

Seibert (1948), estudió y resaltó la importancia de las glándulas en la familia Bignoniaceae. Este autor describe bajo el término de glándulas neuro-axilares a las estructuras ubicadas en las axilas de las venas laterales, en la cara abaxial de hojas o folíolos, diferenciando dos subtipos: 1) domacios o “coelic glands”, constituidos por cavidades o asociaciones de tricomas y 2) campos glandulares formados por estructuras multicelulares típicamente secretoras. Seibert (loc. cit.) ofrece una lista de especies portadoras de glándulas neuro-axilares, sin diferenciar cuales especies presentan domacios o cuáles poseen campos glandulares, tampoco cita ejemplares testigo. Estos nectarios son de tamaño reducido, por lo que frecuentemente pasan desapercibidos ya que quedan ocultos por el indumento (Leonardi *et al.*, 2002). Autores como Grose & Olmstead (2007) o Zapater *et al.* (2009) los describieron como escamas o tricomas glandulares; sin embargo por su estructura anatómica y producción de néctar muy atractivo para las hormigas se los considera aquí como nectarios extraflorales (Gonzalez, trabajo en preparación). Su estructura anatómica concuerda con la encontrada en nectarios extraflorales descritos por Elias & Gelband (1976), Elias & Newcombe (1979), Subramanian & Inamdar (1989), Thomas & Dave (1992) y los descritos como extranupciales por Galetto (1995) y Rivera (2000), ubicados en el cáliz y frutos.

En todas las especies estudiadas de Bignoniaceae se encontraron NEFs, su posición se encuentra en relación directa con los domacios, se concentran en el hipofilo, en la zona triangular del piso del domacio. Las especies que carecen de domacios también tienen los NEFs concentrados en la misma zona. Solamente *Cybistax* posee los NEFs restringidos al haz de la lámina, siendo una especie

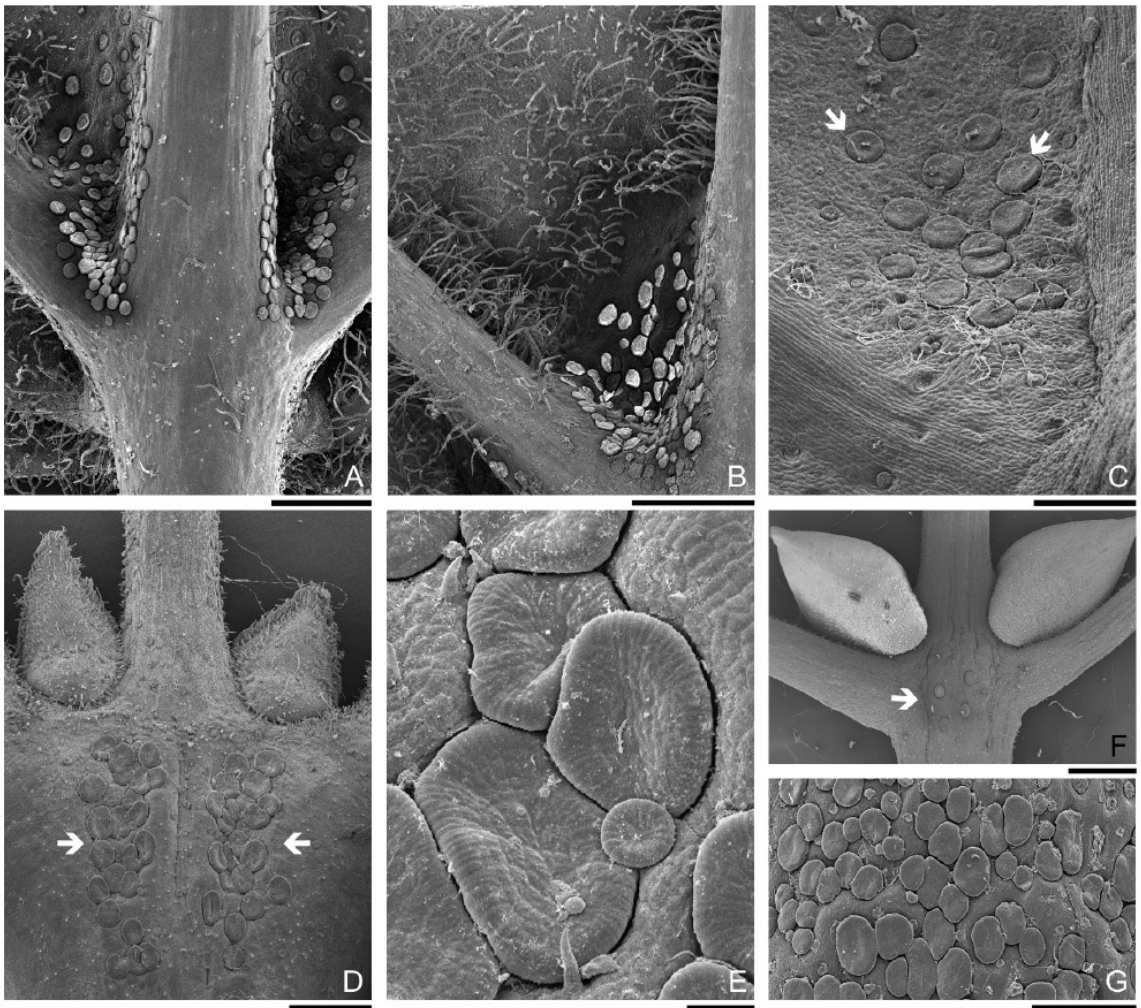


Fig. 5. Campos glandulares. **A-B:** *Catalpa bignonioides*, campos glandulares en envés de la base foliar. **C:** *Clytostoma sciuripabulum*, campo glandular en envés foliar. **D-E:** *Cuspidaria convoluta*. **D:** campo glandular en nudo (flechas). **E:** detalle de los NEFs. **F:** *Macfadyena unguis-cati*, campo glandular en nudo (flecha). **G:** *Arrabidaea mutabilis*, detalle del campo glandular en nudo. **Escalas:** A, B, F: 1mm; C: 0,25mm; D, G: 0,5mm; E: 50 μ m.

con domacio tipo tricomático de escaso desarrollo.

Tres especies son particularmente interesantes, ya que presentan campos glandulares en la zona donde usualmente se forma el domacio; en *Catalpa* dicho campo de NEFs se aprecia a simple vista; su presencia fue descrita por Elias & Prance (1978). En esta especie los campos glandulares de la hoja cumplen con funciones similares a las de un domacio, Ness (2003) demostró que *Catalpa bignonioides* usa el néctar extrafloral para la atracción de hormigas en respuesta al ataque de herbívoros. Una variación de

estos campos glandulares son los que se localizan en los nudos o campos interpeciolares, cuya presencia ha sido utilizada en la taxonomía de la familia (Gentry, 1980, 1992, 1997; Arbo, 1999; Pool, 2007, 2008).

La presencia de domacios fue registrada en 53 especies de un total de 103 especies brasileñas de la tribu Bignonieae por Gomez-Silva (2009), quien reconoció una importante variación intraespecífica. En los test de evolución correlacionada realizados, Gomez-Silva (2009) encontró que la evolución de

los domacios está siempre asociada a la evolución de la pilosidad foliar; sin embargo no demostraron correlación directa con la evolución de los NEFs, dado que los mismos serían ancestrales con respecto a los domacios. Los resultados del presente estudio aportan datos importantes para futuros estudios que involucren un mayor número de taxones, además de registrar la presencia de hormigas y ácaros como ocupantes de los domacios y estructuras glandulares. El uso del néctar por hormigas y ácaros, tanto predadores como fungívoros, tiene amplios antecedentes en la literatura (Koptur, 1992; Pemberton, 1993; Walter, 1996; Agrawal, 1997). Las plantas comparten con las hormigas una historia evolutiva común, este mutualismo ha sido demostrado en más de 100 géneros de Angiospermas y 40 especies de hormigas, de amplia distribución en los trópicos (Brouwer, 1983; Brouwer & Clifford, 1990; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Poulsen & Currie, 2009). La evolución del mirmecofitismo ha llevado a la producción de transformaciones en las plantas como los domacios y los NEFs, siendo este el primer registro de ambas estructuras anatómicas asociadas en las hojas de Bignoniaceae. Los únicos antecedentes de la presencia simultánea de estas dos estructuras se encuentra en los géneros *Viburnum* (Marjorie G. Weber, com. pers.) y en *Hirtella* (Leroy *et al.*, 2008).

El presente estudio brinda información acerca de los componentes vegetales de un probable mecanismo de defensa indirecta, término acuñado por Dicke & Sabelis (1988) para las especializaciones de plantas destinadas a atraer, alimentar o alojar a ciertos organismos, a fin de reducir la presión de sus enemigos (Bronstein *et al.*, 2006; Heil, 2008). Esta hipótesis debería profundizarse con un estudio que involucre la actividad de insectos y ácaros que utilizan estos recursos a fin de establecer un posible mecanismo coevolutivo de esta asociación mutualística.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Maria Mercedes Arbo por las determinaciones del material y a los revisores por sus sugerencias. Para la realización de este trabajo se contó con un subsidio de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), PICTO-UNNE 96.

BIBLIOGRAFÍA

- AGRAWAL, A. A. 1997. Do leaf domatia mediate a plant-mite mutualism? An experimental test of the effects on predators and herbivores. *Ecol. Entomol.* 22: 371-376.
- AGRAWAL, A. A. & R. KARBAN. 1997. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature* 387: 562-563.
- ARBO, M. M. 1999. Bignoniaceae. En ZULOAGA F. O. y O. MORRONE (eds.), *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II*, pp. 361-374. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.* 74. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- BARRINGER, K. & A. GENTRY. 1995. New species of *Gibsoniothamnus* (Bignoniaceae: Schlegelieae). *Novon* 5 (2): 120-124.
- BENSON, W. W. 1985. *Amazon ant-plants*, pp. 239-266 en *Amazonia*, G. T. Prance y T. E. Lovejoy (eds.), Pergamon Press, Oxford.
- BENTLEY, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 8:407-427.
- BRONSTEIN, J. L., R. ALARCÓN & M. GEBER. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytol.* 172(3): 412-428.
- BROUWER, Y. M. 1983. Domatia and their occurrence in the Australian flora. *Aust. Syst. Soc. Newsl.* 34: 6-9.
- BROUWER, Y. M. & H. T. CLIFFORD. 1990. An annotated list of domatia bearing species. *Notes Jodrell Lab.* 12: 1-33.
- DICKE, M. & M. W. SABELIS. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.* 38: 148-165.
- ELIAS T. S. & H. GELBAND. 1976. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 63: 1349-1353.
- ELIAS T. S. & L. F. NEWCOMBE. 1979. Foliar nectaries and glandular trichomes in *Catalpa* (Bignoniaceae). *Acta Bot. Sin.* 21: 215-224.
- ELIAS, T. S. & G. T. PRANCE. 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 39:175-181.
- FIALA, B. & U. MASCHWITZ. 1992. Domatia as the most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 180: 53-64.
- FIALA, B., J. A. MASCHWITZ & K. E. LINSENMAYER. 1999. Diversity, evolutionary specialization and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex: *Macaranga* and *Crematogaster* in South

A. M. Gonzalez - Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas

- East Asia. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 305–331.
- GALETTO, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Pl. Syst. Evol.* 196: 99–121.
- GENTRY, A. H. 1980. Bignoniaceae Part I (Crescentieae and Tourrettieae). *Fl. Neotrop. Monogr.* 25 (1): 1–150.
- GENTRY, A. H. 1992. Bignoniaceae Part II (Tribe Tecomeae). *Fl. Neotrop. Monogr.* 25(2): 1–130.
- GENTRY, A. H. 1997. Bignoniaceae. En *Flora of the Venezuelan Guayana*, Volume 3, Araliaceae-Cactaceae. Berry, P. E., K. Yatskievych and B. K. Holst (eds.). Missouri Botanical Garden Press.
- GOMEZ-SILVA, F. 2009. Evolução de acarodomácias em Bignoniaceae (Bignoniaceae). 114 págs. Dissertação (Mestrado), Departamento de Botânica, Instituto de Biotecnologia da Universidade de São Paulo, Brasil. URL: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-24022010-112022/pt-br.php>.
- GONÇALVES MARTINS, M. B., A. A. CASTRO & A. J. CAVALHEIRO. 2008. Caracterização anatômica e química de folhas de *Jacaranda puberula* (Bignoniaceae) presente na Mata Atlântica. *Rev. Bras. Farmacogn.* 18(4): 600–607.
- GONZALEZ, A.M & C. L. CRISTÓBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287–294.
- GROSE, S. O & R. G. OLMSTEAD. 2007. Taxonomic revision in the polyphyletic genus *Tabebuia* s. l. (Bignoniaceae). *Syst. Bot.* 32: 660–670.
- GROSE, S. O. & R. G. OLMSTEAD. 2007a. Evolution of a charismatic Neotropical Clade: Molecular Phylogeny of *Tabebuia* s.l., Crescentieae, and allied genera (Bignoniaceae). *Syst. Bot.* 32: 650–659.
- HARGREAVES, P. 2006. Vegetative morphology for species identification of tropical trees: family distribution. *Cerne* 12(1): 1–7.
- HEADS, P. A. 1986. Bracken, ants and extrafloral nectaries: IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *J. Anim. Ecol.* 55: 795–80.
- HEIL, M. 2008. Indirect defence - recent developments and open questions. *Progr. Bot.* 69(4): 359–396.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. Mc Graw Hill Book Co. New York. 511 pp.
- KEELER, K. H. 2010. World list of angiosperms with extrafloral nectaries. Update: October 19, 2010, URL: <http://www.biosci.unl.edu/emeriti/keeler/extrafloral/Cover.htm>.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. En E. Bernays (ed.), *Insect-plant interactions* IV: 81–129. CRC Press, Boca Raton, FL.
- LEONARDI, D., O. DI SAPIO, M. GATTUSO & S. GATTUSO. 2002. Caracteres morfoanatómicos de la corteza y hojas de *Tabebuia impetiginosa* y *T. heptaphylla* (Bignoniaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37(1-2): 51–61.
- LEROY, C., A. JAUNEAU, A. QUILICHINI, A. DEJEAN & J. ORIVEL. 2008. Comparison between the anatomical and morphological structure of leaf blades and foliar domatia in the ant-plant *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). *Ann. Bot.* 101: 501–507.
- LOZANO, E. C. & M. A. ZAPATER. 2008. Delimitación y estatus de *Handroanthus heptaphyllus* y *H. impetiginosus*. (Bignoniaceae, Tecomeae). *Darwiniana* 46(2): 304–317.
- 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 alcão 8 GS ou 8 GX. *Acta Bot. Bras.* 10 (2): 199–212.
- NAKAMURA, T., T. TANIGUCHI & E. MAEDA. 1992. Leaf anatomy of *Coffea arabica* L. with reference to domatia. *Jap. J. Crop Sci.* 61: 642–650.
- NESS, J. H. 2003. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia* 134, 210–218.
- O'DOWD, D. J. 1994. Mite association with the leaf domatia of coffee (*Coffea arabica*) in north Queensland, Australia. *Bull. Entomol. Res.* 84: 361–366.
- O'DOWD, D. J. & M. F. WILLSON. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biol. J. Linn. Soc.* 37: 191–236.
- O'DOWD, D. J. & M. F. WILLSON. 1991. Associations between mites and leaf domatia. *Trends Ecol. Evol.* 6: 179–182.
- OLIVEIRA, P. S. & M. R. PIE. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *An. Soc. Entomol. Bras.* 27: 161–176.
- OLIVEIRA, P. S., A. F. SILVA & A. B. MARTINS. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: Ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228–230.
- PAYNE, W. W. 1969. A quick method for clearing leaves. *Ward's Bulletin new series* 8: 4–5.
- PEMBERTON, R. W. 1993. Observations of extrafloral nectar feeding by predaceous and fungivorous mites. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 95:642–43
- POOL, A. 2007. A revision of the genus *Pithecoctenium* (Bignoniaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 94(3): 622–642.
- POOL, A. 2008. A review of the genus *Pyrostegia* (Bignoniaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 95(3): 495–510.
- POULSEN, M. & C. R. CURRIE. 2009. On ants, plants

- and fungi. *New Phytol.* 182(4): 785–788
- RICO-GRAY, V. & P. S. OLIVEIRA. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago, IL, USA and London, UK: The University of Chicago Press.
- RIVERA, G. L. 2000. Nuptial nectary structure of Bignoniaceae of Argentina. *Darwiniana* 38: 227–239.
- ROGERS, C. E. 1985. Extrafloral nectar: entomological implications. *Bull. Entomol. Soc. America* 31: 15-20.
- ROMERO, G. Q. & W. W. BENSON. 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. *Curr. Opin. Pl. Biol.* 8(4): 436-440.
- SCHNELL R., G. CUSSET, V. TCHINAYE & A. TÔ NGOC. 1968. Contribution à l'étude des "acarodomaties" la question des aisselles de nervures. *Rev. Gén. Bot.* 75: 5–64.
- SEIBERT, R. J. 1948. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35(2): 123-137.
- SILVA, A. M. L. DA, M. F. BORTOLIN COSTA, V. GONÇALVES LEITE, A. ALVES REZENDE & S. DE PÁDUA TEIXEIRA. 2009. Anatomia foliar com implicações taxonômicas em espécies de ipês. *Hoehnea* 36(2): 329-338.
- SOLÍS, S. M. 1997. Estudio anatómico de domacios foliares en tres especies de la familia Rutaceae. *Bonplandia*. Vol. 9 (3-4): 295-303.
- SOLÍS, S. M. 2003. Domacios foliares en dos especies de *Terminalia* L. (Combretaceae). *Madroño* 50(2): 94-100.
- SOLÍS, S. M. 2004. Domacios foliares en dos especies de *Campomanesia* (Myrtaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38 (3-4): 59-64.
- SUBRAMANIAN, U. B. & J. A. INAMDAR. 1989. The structure, secretion and biology of nectaries in *Tecomaria capensis* Thunb. (Bignoniaceae). *Phytomorphology* 39: 69-74.
- THOMAS, V. & Y. DAVE. 1992. Structure and biology of nectaries in *Tabebuia serratifolia* Nichols (Bignoniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 39-400.
- TILLBERG, C. V. 2004. *Cordia gerascanthus* (Boraginaceae) produces stem domatia. *J. Trop. Ecol.* 20:355–357
- TÔ NGOC, A. 1966. Sur la structure anatomique et l'ontogénèse des acarodomaties et les interprétations morphologiques qui paraissent s'en dégager. *Adansonia* 6: 147–151.
- WALTER, D. E. 1996. Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 101-114.
- WATSON, L. & M. J. DALLWITZ. 1992 onwards. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 20th May 2010. <http://delta-intkey.com>.
- WILKINSON, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf), part IV domatia. In: METCALFE C. R. & CHALK L., (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed., Vol. 1. pp. 132–140. Oxford: Clarendon Press.
- ZAPATER, M. A.; L. M. CALIFANO; E. M. CASTILLO, DEL; M. A. QUIROGA & E. A. LOZANO. 2009. Las especies nativas y exóticas de *Tabebuia* y *Handroanthus* (Tecomaeae, Bignoniaceae) en Argentina. *Darwiniana* 47(1): 185-220.

Recibido el 9 de febrero de 2011, aceptado el 7 de junio de 2011.

A. M. Gonzalez - Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas

Anexo. Material estudiado, ejemplares testigo depositados en Herbario CTES, salvo se indique lo contrario; AMG: Ana M. Gonzalez, *: ejemplar herborizado.

Adenocalymna marginatum (Cham.) DC.

Prov. Corrientes: Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, camino viejo, 30-I-2006, AMG 78. Dpto. Sto. Tomé, Azara, balneario Ay. Chimiray, 2-XI-2007, AMG 121. Prov. Misiones: Dpto. L. N. Alem, 2 Km E Cerro Azul, RN 14, 2-XI-2007, AMG 124. Dpto. Candelaria, Mártires, 2-XI-2007, AMG 134. Loreto, 12-II-2008, AMG 141. Candelaria, alrededores de Balneario, 15-XII-2010, AMG 446. Dpto. Capital, RN 12 y desvío a Garupá, 13-XII-2010, AMG 408. Dpto. Iguazú, RP 101 y Arroyo Ñandú, 14-XII-2010, AMG 430.

Adenocalymna paulistarum Bureau & K. Schum.

Prov. Misiones: Dpto. Guaraní, RP 2 entre Mesa Redonda y Pque. Pcial. Moconá, 27-XI-2008, AMG 177.

Amphilophium vauthieri DC.

Prov. Corrientes: Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, Punta Iglesia, 30-I-2006, AMG 77. Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Loreto, 19-III-2009, AMG 202. Dpto. Iguazú, camino acceso a Pto. Iguazú, 13-XII-2010, AMG 422. RP 101 y puesto de Gendarmería, 14-XII-2010, AMG 428.

Amphilophium pannosum (DC.) Bureau & K. Schum.

Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Pque. Nac. Calilegua, 23°41'44.5"S 64°52'0.2"W, 28-XI-10, AMG 339.

Arrabidaea caudigera (S. Moore) A.H. Gentry

Prov. Corrientes: Dpto. Ituzingó, Isla Apipé Grande, 18-XII-2008, AMG 240. Prov. Misiones: Dpto. Caingúas, RP 7 y Ruiz de Montoya, 27-XI-2008, AMG 181. Dpto. Candelaria, Loreto, 19-III-2009, AMG 205.

Arrabidaea chica (Humb. & Bonpl.) Verl.

Prov. Misiones: Dpto. Iguazú, camino acceso a Pto. Iguazú, 10-III-2009, AMG 208, AMG 212, AMG 213, AMG 220, AMG 226. Pque. Nac. Iguazú, estación tren Garganta del Diablo, 14-XII-2010, AMG 427. Pque. Nac. Iguazú, RP 101, 25°40'23"S 54°16'10"W, 14-XII-2010, AMG 432.

Arrabidaea corallina (Jacq.) Sandwith

Prov. Chaco: Dpto. Pcia. de la Plaza, R.N. 16, Guayaibí, 23-IX-2006, AMG 81. RN 16, 30 km. E Pcia. de la Plaza, 30-IX-2006, AMG 90. Dpto. Libertad, Pto. Tirol, 30-IX-2006, AMG 94. Prov. Corrientes: Dpto. San Cosme, Pto. Gonzalez, 30-I-2006, AMG 72. Pto. Toledo, entrada a cementerio, 30-I-2006, AMG 75, AMG 76. Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, RN 34 entre Ledesma y Fraile Pintado, 23°16'57"S 64°13'48"W, 28-XI-10, AMG 334.

Arrabidaea florida DC.

Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Loreto, 12 -2-2008, AMG 143. Acceso a Mártires, 13-XII-2010, AMG 418.

Arrabidaea mutabilis Bureau & K. Schum.

Prov. Formosa: Dpto. Formosa, RP 5 hacia San Hilario, 26°10'38"S 58°39'22.2"W, 28-XI-10, AMG 322. Prov. Misiones: Dpto. L.N.Alem, 2 Km E Cerro Azul, RN14, 2-XI-2007, AMG 123. Dpto. San Ignacio, San Ignacio, camino a camping, 2-XI-2007, AMG 137. Dpto. Iguazú, camino acceso a Pto. Iguazú, 13-XII-2010, AMG 424. Pque. Nac. Iguazú, RP 101, 25°40'51.8"S 54°13'6"W, 14-XII-2010, AMG 431.

Arrabidaea samydoides (Cham.) Sandwith

Prov. Misiones: Dpto. Iguazú, Pque. Nac. Iguazú, Paseo Superior, Salto Mbiguá, 18-IX-1996, Herrera 201*.

Arrabidaea selloi (Spreng.) Sandwith

Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, entrada a Pque. Nac. Calilegua, Ruta 83, 3-XII-2005, Arbo 8955. Pque. Nac. Calilegua, 23°44'32.4"S 64°51'11.3"W, 28-XI-10, AMG 342. Pque. Nac. Calilegua, sendero La Herradura, 28-XI-10, AMG 343, AMG 345. Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Mártires, 2-XI-2007, AMG 131. Candelaria, 27°29'S 55°44'W, 3-XII-2008, AMG 194. RP 103 y Mártires, 19-III-2009, AMG 201. Dpto. Caingúas, RP 220 a Salto Encantado, 27-XI-2008, AMG 169. Ruta 7, 10 Km W de A. del Valle, 27-XI-2008, AMG 179. Dpto. Eldorado, RN 12 y Eldorado, 19-III-2009, AMG 207. Dpto. Guaraní, RP 2 entre Mesa Redonda y Pque. Pcial. Moconá, 27-XI-2008, AMG 176. Dpto. Iguazú, Pque. Nac. Iguazú, 10-III-2009, AMG 215. 10-III-2009, AMG 216. Prov. Salta: Dpto. Metán, Ruta 34, entre Río Piedras y Lumbrera, 3-XII-2005, Arbo 8944. Dpto. Orán, RN 50 hacia H. Irigoyen, 21°6'5.5"S 64°13'2"W, 28-XI-10, AMG 328.

Arrabidaea triplinervia (DC.) Baill. ex Bureau

Prov. Misiones: Dpto. Iguazú, Camino acceso a Pto. Iguazú, 10-III-2009, AMG 211. Pque. Nac. Iguazú, 10-III-2009, AMG 221.

Campsis radicans L. Bureu

Prov. Chaco: Dpto. Com. Fernández, Sáenz Peña, cultivada, 23-IX-2006, AMG 85.

Catalpa bignonioides Walter

Prov. Jujuy: Dpto. La Caldera, La Caldera, cultivado en calle camino de acceso al Cristo, 1-XII-2010, AMG 384.

Clytostoma binatum (Thunb.) Sandwith

Prov. Corrientes: Dpto. Sto. Tomé, RP 120 y Río

- Aguapey, 1 -XI-2007, AMG 117; 12 -II-2008, AMG 140; 26-XI-2008, AMG 162; 13-XII-2010, AMG 400.
- Clytostoma callistegioides*** (Cham.) Bur. ex Griseb.
Prov. Misiones: Dpto. Iguazú, Pque. Nac. Iguazú, RP 101, 25°40'23"S 54°16'10"W, 14-XII-2010, AMG 434.
- Clytostoma sciuripabulum*** Bureau & K. Schum
Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Bonpland, camino a C. Corá, 27-IX-2007, AMG 110.
- Cuspidaria convoluta*** (Vell.) A.H. Gentry
Prov. Corrientes: Dpto. San Carlos, RN 12 y Arroyo Itaembé, 13-XII-2010, AMG 404. Prov. Misiones: Dpto. Capital, San Isidro, a 15 Km Posadas, 24-X-2006, AMG 101. Dpto. Candelaria, RN 12 y Santa Ana, 27-IX-2007, AMG 104. Loreto, 12 -2-2008, AMG 142. Candelaria, alrededores de Balneario, 15-XII-2010, AMG 444. Dpto. Capital, Ay. Zaimán, 13-XII-2010, AMG 405.
- Cybastax antisyphilitica*** (Mart.) Mart.
Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Finca Las Peñas, 7 Km W de Ruta Prov. 34, Ingenio San Martín del Tabacal, 23°40'S 64°45'W. 3-XII-2005, Arbo 8949. Calilegua, cultivado en calle en esquina de Avda. principal, 30-XI-2010, AMG 351 y AMG 359.
- Dolichandra cynanchoides*** Cham.
Prov. Chaco: Dpto. Gral. Donovan, RN 16, a 7 Km E de Makallé, selva marginal del Río Negro, 23-IX-2006, AMG 79. Prov. Corrientes: Dpto. Itatí, Scorza Cué, RN 12, 30-XI-2010, AMG 312. Dpto. San Cosme, Pto. González, 30-I-2006, AMG 70.
- Handroanthus albus*** (Cham.) Mattos
Prov. Misiones: Dpto. Cainguás, Aristóbulo del Valle, Picada Libertad, km 24, 17-III-1981, Legname et al. 7915* (LIL). Dpto. Guaraní, Predio Guaraní, 26° 54'59"S, 54° 12'18"W, hacia el Ay. Gracielita, desde el Tramo 1, 29-XI-1994, Tressens 5082*. Dpto. Iguazú, Paraje Aguaray, Lote "P" (A.P.S.A.), entre rodal 5 y 6, 7-IX-2001, Keller 1229*. Dpto. Oberá, camino a Campo Ramón, 27°27'07" S, 56°03'03" W, 23-IX-2000, Múlgura de Romero 2274*.
- Handroanthus chrysotrichus*** (Mart. ex DC) Mattos
Prov. Chaco: Dpto. San Fernando, Resistencia, 23-X-2006, AMG 99. Prov. Salta: Dpto. Capital, Salta, Pasaje Mollinedo 300, 11-XI-2002, Novara 11788*.
- Handroanthus heptaphyllus*** (Vell.) Mattos
Prov. Chaco: Dpto. San Fernando, RN 16 y Monte Alto, 12-X-2006, AMG 97. Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Fac. Cs. Agrarias UNNE, 6-XII-2010, AMG 399.
- Handroanthus impetiginosus*** (Mart. Ex DC) Mattos
Prov. Jujuy: Dpto. Palpalá, Carahunco. RP 59 a 40 S de S.S. Jujuy, 26-VII-2008, AMG 154; 16-IX-2010, Sato 14; 1-XII-2010, AMG 367, AMG 368. Prov. Salta: Dpto. Capital, Salta, cultivada, 24-VII-2008, AMG 150. San Lorenzo, 24-VII-2008, AMG 151. Dpto. La Viña, Ampascachi, 24-VII-2008, AMG 153. Dpto. Gral. J. de San Martín, Embarcación, 28-XI-10, AMG 324. Dpto. Orán, H. Irigoyen, 28-XI-10, AMG 329; AMG 330.
- Handroanthus lapacho*** (K. Schum.) S. O. Grose
Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Pque. Nac. Calilegua, Aguada del Tigre, 23°41'12,3"S 64°53'51"W, 29-XI-2010, AMG 338. Prov. Salta: Dpto. Capital, Vaqueros, Finca El Darigui, a la izquierda de Ruta 9, a unos metros de la Policía de Vaqueros hacia La Caldera, varios árboles cultivados de semilla procedente de Los Toldos, 24-VII-2008, AMG 152. Dpto. Orán, 2 km antes del pueblo de San Andrés, en bajada del camino hacia el río, en ladera a mano izquierda, 23°04'34"S, 64° 50'15"W, 19-VIII-2005, Zapater & Califano 2563* (MCNS).
- Handroanthus ochraceus*** (Cham.) Mattos
Prov. Chaco: Dpto. San Fernando, Resistencia, 15-IX-2008, AMG 158. Prov. Jujuy: Dpto. Palpalá, Carahunco, RP 59 a 40 S de S.S. Jujuy: 16-IX-2010, Sato 15. Dpto. Ledesma, Ruta 34, llegando a Ay. El Quemado, desvío a la izquierda más o menos 10 km camino maderero, 22-IX-1981, Legname 7818* (LIL). Pque. Nac. Calilegua, a 3 km de la entrada a mano izquierda, 23°44'14,6"S 64°51'04,9"W, 20-IX-2004, Zapater 2438* (MCNS). Calilegua, cultivado Avda. principal, 30-XI-2010, AMG 348. Prov. Salta: Dpto. Orán, camino a El Oculito, Km 18, 10-X-2004, Zapater 2454* (MCNS). H. Irigoyen, 28-XI-10, AMG 331.
- Handroanthus pulcherrimus*** (Sandwith) S. O. Grose
Prov. Chaco: Dpto. San Fernando, RN 16 y Monte Alto, cultivada, 23-IX-2006, AMG 96. Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Mártires, 2-XI-2007, AMG 132. Dpto. San Ignacio, Complejo Club del Río, Base de Peñón de la Cruz, 7-XI-2009, Keller 7735*. Dpto. Oberá, PR 103 a 500 m W de RN 14, 13-XII-2010, AMG 416.
- Jacaranda cuspidifolia*** Mart. ex DC.
Prov. Salta: Dpto. Orán, 2 Km al W de San Ramón de la Nueva Orán, 23°10'S 64°20'W, 12-III-2001, Arbo 8987. 3 km S de Orán, RN 50, 23°10'S 64° 20'W, 11-II-2005, Fortunato 7108.
- Jacaranda micrantha*** Cham.
Prov. Misiones: Dpto. Cainguás. RP 220 a Salto Encantado, 27-XI-2008, AMG 167. Dep. Iguazú, Pque. Nac. Iguazú, sendero Macuco, 1-XII-1993, Vanni 3079.

A. M. Gonzalez - Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas

Jacaranda mimosifolia D. Don

Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Corrientes, cultivada, 1-X-2010, AMG 308. Prov. Salta: Dpto. Orán, H. Irigoyen, alrededores cementerio, 29-XI-2010, AMG 332.

Jacaranda puberula Cham.

Prov. Misiones: Dpto. Eldorado, Eldorado, Fac. Cs. Forestales, UNAM, 5-XII-2008, AMG 204.

Macfadyena dentata K. Schum.

Prov. Misiones: Dpto. Capital, Ay. Zaimán, 3-XII-2008, AMG 183. Dpto. Candelaria, Candelaria, balneario, 27-IX-2007, AMG 105. Candelaria, 27°29' S 55°44' W, 3-XII-2008, AMG 195. Candelaria, alrededores de Balneario, 15-XII-2010, AMG 445.

Macfadyena hassleri Sprague

Prov. Corrientes: Dpto. Sto. Tomé, RP120 y Rio Aguapey, 26-XI-2008, AMG 160. Prov. Misiones: Dpto. Capital, Ay. Zaimán, 13-XII-2010, AMG 406.

Macfadyena uncata (Andrews) Sprague & Sandwith

Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Mártires, 2-XI-2007, AMG 136.

Macfadyena unguis-cati (L.) A.H. Gentry

Prov. Chaco: Dpto. Gral. Donovan, RN16, La escondida, 23-IX-2006, AMG 80. Prov. Formosa, Dpto. Formosa, RP 5 hacia San Hilario, 26°10'38"S 58°39'22.2"W, 28-XI-10, AMG 323. Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, San Isidro, a 5 Km Posadas, 24-X-2006, AMG 102. Bonpland, 27-IX-2007, AMG 111. Mártires, 12 -2-2008, AMG 144. Dpto. Eldorado, Eldorado, camino al Puerto, 10-III-2009, AMG 206. Dpto. L.N. Alem, Cerro Azul y RN 14, 13-XII-2010, AMG 411.

Mansoa difficilis (Cham.) Bureau & K. Schum.

Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Mártires, 2-XI-2007, AMG 130. Profundidad, Pque. Prov. "Cañadón", 2-XI-2007, AMG 139. Dpto. Eldorado, Eldorado, RN12, 10-III-2009, AMG 203. Dpto. L.N. Alem, 2 Km E Cerro Azul, RN14, 2-XI-2007, AMG 126. Camino a Cerro Azul, RN14, 2-XI-2007, AMG 128.

Melloa quadrivalvis (Jacq.) A.H. Gentry

Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Pque. Nac. Calilegua, 23°44'32.4"S 64°51'11.3"W, 28-XI-10, AMG 341.

Pandorea jasminoides (Lindl.) K. Schum.

Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Corrientes, 23-IX-2006, AMG 83.

Parabignonia chodatti (Hassler) A. H. Gentry

Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Pque. Nac. Calilegua, 28-XI-10, AMG 346.

Pithecoctenium carolinae (Lindl.) G. Nicholson

Prov. Chaco: Dpto. San Fernando, RN16, entrada a

Col. Popular, 23-IX-2006, AMG 82. Fontana, 30-IX-2006, AMG 88. RN 16 y acceso Resistencia, 12-X-2006, AMG 98. Dpto. 25 de Mayo, RN 16, Machagai, 27-X-2007, AMG 116.

Pithecoctenium crucigerum (L.) A.H. Gentry

Prov. Corrientes: Dpto. Sto. Tomé, Col. Liebig. y Ay. Chimiray, 2-XI-2007, AMG 120. Prov. Misiones: Dpto. Cainguás, RP 8, 4 Km O de RN 14, 26-XI-2008, AMG 165. RP 220 a Salto Encantado, 27-XI-2008, AMG 168. Ruta 7 y acceso a Ruiz de Montoya, 27-XI-2008, AMG 180. Dpto. Guaraní, RP 2 entre Mesa Redonda y Pque. Pcial. Moconá, 27-XI-2008, AMG 78. Dpto. L.N. Alem, 2 Km E Cerro Azul, RN14, 2-XI-2007, AMG 125. RN 14 y Arroyo Mártires, 13-XII-2010, AMG 414. Dpto. Iguazú, RP 101 y puesto de Gendarmería, 14-XII-2010, AMG 429.

Podranea ricasoliana (Tanfani) Sprange

Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Corrientes, cultivada Fac. Ciencias Agrarias, 23-IX-2006, AMG 84.

Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers

Prov. Corrientes: Dpto. Sto. Tomé, 10 Km SE de Azara, 2-XI-2007, AMG 122. Prov. Misiones: Dpto. Candelaria, Bonpland, camino a C. Corá, 27-IX-2007, AMG 109. Dpto. L.N. Alem, camino a Cerro Azul, RN14, 2-XI-2007, AMG 127. Dpto. Oberá, camino a Sta. Ana, 2-XI-2007, AMG 129.

Tabebuia aurea (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore

Prov. Formosa: Dpto. Pirané, Mayor Villafañe, 26°12'16,6" S 59°0,4'13,9" W, 28-XI-10, AMG 320. Prov. Salta: Dpto. Orán, 2 Km al W de San Ramón de la Nueva Orán, 23°10' S 64°20' W, Arbo 8992.

Tabebuia nodosa (Griseb.) Griseb.

Prov. Chaco: Dpto. Pcia. de la Plaza, RN16, 10 km. E Pcia. de la Plaza, 30-IX-2006, AMG 89. Prov. Corrientes: Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, 2-IX-2006, AMG 86.

Tabebuia roseo-alba (Ridl.) Sandwith

Prov. Jujuy: Dpto. Ledesma, Sala del Ingenio Ledesma en Calilegua, cultivado en Pque., 30-XI-2010, AMG 347. Calilegua, cultivado en calle en esquina de Avda. principal, 30-XI-2010, AMG 350.

Tecoma capensis (Thunb.) Lindl.

Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Corrientes, cultivada, 3-IV-2002, AMG 182b.

Tecoma garrocha Hieron.

Prov. Jujuy: Dpto. J. M. Belgrano, RN 9, 7 Km de Lozano camino a Volcán, Rio León, 10-XII-98, Giussani 3181*. Dpto. Rosario de Lerma, Quebrada del Toro, 5 km N de Campo Quijano. 42° 53' S 65°

41' W, 6-III-2001, Fortunato 6951*. *Dpto. San Pedro*, San Pedro, RN 34, 24° 15' 12,7" S 64° 53' 55,7" W, 686 m.s.n.m., 30-XI-10, AMG 357.

Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth var. *stans*

Prov. Chaco: Dpto. Cte. Fernández, Pcia. Roque Sáenz Peña, 25-X-2010, AMG 315. *Prov. Corrientes: Dpto. Capital*, Corrientes, 1-X-2010, AMG 309. *Prov. Salta: Dpto. La Caldera*, margen Río Calderas, 24-VII-2008, AMG 149. *Dpto. Orán*, RN 50 hacia H. Irigoyen, 21°6'5.5"S 64°13'2"W, 28-XI-10, AMG 325.

Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth var. *velutina* A. DC

Prov. Salta: Dpto. Sta. Victoria, R 40 de Condado a Toldos, 22°13' S 64°41'W, 5-XII-2005, Arbo 9059.

Tecoma tenuiflora (DC.) Fabris

Prov. Jujuy: Dpto. Sta. Bárbara, R 23 rumbo a Sta. Clara, 3 Km S de El Fuerte, 24°16' S, 64°26' W, Solis Neffa 783*. *Prov. Salta: Dpto. Sta. Victoria*, R 40 de Condado a Toldos, 22°13' S 64°41' W, 4-XII-2005, Arbo 9056.

Tynanthus micranthus Correa de Mello ex K. Schum

Prov. Misiones: Dpto. Iguazú, RP 101 a 35 Km puesto de Gendarmería, 25°31'3.6"S 54°12'15.8"W, 14-XII-2010, AMG 426.