

Estudios fenéticos de las especies argentinas de la familia Bignoniaceae

GUILLERMO RIVERA*

Resumen. Se investigaron las relaciones fenéticas de 37 especies de Bignoniaceae, pertenecientes a 18 géneros de tres tribus que crecen en Argentina, utilizándose métodos de agrupamiento (UPGMA) y ordenación por análisis de las coordenadas principales. Se analizaron 48 caracteres: 30 morfológicos, cuatro anatómicos, tres ecológicos/fenológicos y 11 correspondientes a características del néctar. Los fenogramas de distancia y correlación mostraron algunas diferencias entre sí, siendo este último el que más se aproxima a la taxonomía vigente. El análisis de ordenación, sin embargo, resuelve mejor los grupos naturales siguiendo no sólo la taxonomía actual de la familia, sino también algunas asociaciones ecológicas. Los resultados de este trabajo no evidencian ninguna afinidad entre géneros que justifiquen alguna transferencia taxonómica.

Palabras clave: Bignoniaceae, Argentina, taxonomía numérica, sistemática

Abstract. The phenetic relationships of 37 species belonging to 18 genera of Bignoniaceae growing in Argentina were investigated by cluster analysis (UPGMA) and by ordination (principal coordinate analysis). Forty-eight characters, 30 morphological, four anatomical, three ecophenological and 11 on nectar features were analyzed in this study. Correlation and distance phenograms showed some differences in the association of taxa. It is, however, the principal component analysis the one that best indicates the natural groups within the family, matching not only the current taxonomy but also some ecological associations for the species analyzed. The results from this study do not justify any generic mergers.

Key words: Bignoniaceae, Argentina, numerical taxonomy, systematics.

*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. e-mail:rivera@imbiv.unc.edu.ar

Introducción

Bignoniaceae Juss. es una familia cosmopolita compuesta de lianas, árboles y en menor proporción, arbustos. Comprende más de 100 géneros y alrededor de 800 especies (Cronquist, 1988). La familia está subdividida en ocho tribus, de las cuales cinco (Bignoniaceae, Crescentieae, Eccremocarpeae, Schegelieae y Tourrettieae), se hallan exclusivamente en el Neotrópico. La tribu Tecomeae se encuentra tanto en el Viejo Mundo como en el Nuevo, con preponderancia en América, mientras que Oroxileae y Coleae habitan sólo en Asia tropical y África, respectivamente (Gentry, 1980). Alrededor de 50 especies, correspondientes a 22 géneros y cuatro tribus crecen en Argentina (Gentry, 1980; Gentry y Bernardello, 1984).

La mayor parte de las Bignoniaceae tienen flores vistosas, con corola gamopétala, ligeramente zigomorfa. En su mayoría son árboles (especialmente Tecomeae) o lianas (Bignoniaceae) y poseen semillas aladas generalmente dispersadas por el viento. Por su hábito leñoso la familia es considerada como primitiva dentro de Scrophulariales, aunque por otros caracteres (semillas sin endosperma y frecuente hábito trepador) parece ser más avanzada (Cronquist, 1988). Dentro de ella, se encuentran representados diversos biotipos florales que hacen uso de casi todo el espectro de visitantes que ocurren en una comunidad tropical: abejas, colibríes, mariposas y murciélagos (Gentry, 1974; 1980; 1990).

Existen varios artículos recientes sobre la sistemática de la familia realizados por Gentry (1973, 1973a, 1975, 1976, 1976a, 1976b, 1977, 1977a, 1978, 1979, 1979a, 1980, 1982, 1990), Awang *et al.* (1991) y D'Arcy, (1997) los cuales se suman a los ya existentes de floras del Neotrópico (Seibert, 1940; Gomes, 1955; Macbride, 1961; Fabris, 1965, Sandwith, 1968; Sandwith y Hunt, 1974). De acuerdo con Gentry (1973a), existe en la familia una desmesurada segregación genérica, siendo una de las familias con menor número de especies por género. Por tal motivo, este autor destaca la necesidad de una reevaluación en la clasificación de la familia con el propósito de agrupar las especies afines en un menor número de géneros.

Basado en estos antecedentes, y utilizando técnicas numéricas se emprende el siguiente trabajo con los siguientes objetivos: 1) establecer relaciones de similitud y diferencia entre las especies argentinas de Bignoniaceae, 2) comparar los datos obtenidos con la taxonomía actual propuesta para estas especies y 3) evaluar la posibilidad de reunir especies afines en un mismo género.

Materiales y métodos

En el análisis se incluyeron 37 especies argentinas de la familia Bignoniaceae (Cuadro 1). Las entidades citadas constituyen las 37 OTU (unidades taxonómicas operaciones). Un total de 48 caracteres fueron evaluados. De ellos, 30 son morfológicos, cuatro anatómicos, tres ecológicos/fenológicos y 11 correspondientes a características del néctar (Cuadro 2). Trece de los caracteres morfológicos

Cuadro 1. Material de Bignoniaceae estudiado. N= número de poblaciones estudiadas, N°= número de ejemplar de herbario, Fecha= fecha de colección. Los colectores se abrevian como sigue: AAC = A.A. Cocucci, C= A. Cabrera, GLR= G.L. Rivera, K= A. Krapovicas, L= R. Legname, PP= Pedro Prieto, SN= sin número.

TAXON	N	Provincia: dpto: localidad, colector, N°, fecha
Tribu Eccremocarpeae		
<i>Eccremocarpus scaber</i> Ruiz et Pav.	1	Río Negro: El Bolsón: Piltriquitrón, AAC 531, 09-I-1994
Tribu Bignoniaceae		
<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 34, 02-II-1994
<i>Amphilophium paniculatum</i> DC	1	Tucumán: Burruyacu: El Cajón, GLR 68, 22-IX-1994
<i>Anemopaegma flavum</i> Morong	1	Santa Fe: Obligado: Ocampo, C 10487, 12-XI-1958
<i>Arrabidaea chica</i> (H. et B.) Verl.	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 32, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Yacuy, GLR 33, 02-II-1994
<i>Arrabidaea corallina</i> (Jacq.) Sandwith	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 16, 05-XI-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Urundel, GLR 62, 20-IX-1994
	3	Salta: Orán: Pichanal, GLR 3, 20-IX-1994
<i>Arrabidaea selloi</i> (Spreng.) Sandwith	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 30, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Iguazú, GLR 87, 20-XII-1994
<i>Clytostoma callistegioides</i> (Cham.) Bureau exGriseb.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 10, 15-XI-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 14, 05-XI-1993
<i>Clytostoma binatum</i> (Thunb.) Sandwith	1	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 28, 01-II-1994
	2	Misiones: Iguazú: Iguazú GLR 86, 20-XII-1994
<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A. Gentry	1	Córdoba: Colón: cultivada, GLR 79, 11-XI-1994
<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	1	Córdoba: Colón: El Diquecito, GLR 40, 12-I-1994
	2	Córdoba: Capital: Villa Warcalde, GLR 41, 30-IV-1994
<i>Macfadyena dentata</i> K. Schum.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 23, 15-X-1993
	2	Misiones: Iguazú: Cataratas, GLR 90, 23-XII-1994
<i>Macfadyena uncatata</i> (Andr.) Sprague et Sandwith	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 89, 23-XII-1994
<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 17, 05-XI-1993
	2	Córdoba: Capital: Villa Allende, GLR 22, 20-X-1993
	3	Salta: Sta. Victoria: Los Toldos, GLR 65, 21-IX-1994
<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau et K. Schum.	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 75, 28-X-1994
<i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 15, 05-XI-1993
<i>Parabignonia chodatii</i> (Hassler) A. H. Gentry	1	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 100, 05-IV-1995
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. H. Gentry	1	Misiones: Iguazú: Garganta Diablo, GLR 71, 26-X-1994
	2	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR 72, 27-X-1994

Cuadro 1, continúa

TAXON	N	Provincia: dpto: localidad, colector, N°, fecha
<i>Pithecoctenium cynanchoides</i>	1	Córdoba: Colón: Villa Warcalde, GLR 26, 15-I-1994
DC	2	Córdoba: Colón: La Calera, GLR 56, 20-II-1994
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker-Gawl.) Miers	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 42, 18-V-1994
<i>Tynnanthus micranthus</i> Corr. Méillo ex K. Schum.	1	Misiones: Iguazú: ruta 101, GLR PP 80, 22-XI-1994
Tribu Tecomeae		
<i>Argylia uspallatensis</i> DC	1	Mendoza: Uspallata: Uspallata, AAC SN, 14-XII-1994
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	1	Misiones: Iguazú: Garganta Diablo, GLR 91, 22-XII-1994
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	1	Córdoba: Colón: El Diquecito, GLR 39, 12-I-1994
<i>Tabebuia alba</i> Sandwith	1	Misiones: Caingúas: Aristóbulo del Valle, K 18612, 14-IX-1972
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. et Hook.	1	Maui: Kahului: cultivada. Hawaii, U.S.A. GLR 36, 20-III-1994
<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Martius ex DC) Standl.	1	Tucumán: Burruyacú: GLR 67, 22-IX-1994
	2	Misiones: Capital: cultivada, GLR 76, 28-X-1994
<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Velloso) Toledo	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 5, 04-X-1993
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Martius ex DC) Standl.	1	Salta: Capital: Cerro San Bernardo, GLR SN, 19-XI-1994
<i>Tabebuia lapacho</i> (K. Schum.) Sandwith	1	Salta: Sta. Victoria: Los Toldos, GLR 64, 21-IX-1994
<i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.	1	Córdoba: Ischilin: Cruz del Eje, GLR 92, 24-I-1995
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 2, 14-IX-1993
	2	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 5, 05-XI-1993
<i>Tabebuia pulcherrima</i> Sandwith	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 101, 10-XII-1995
<i>Tecoma capensis</i> (Thunb.) Lindl. ¹	1	Córdoba: Capital: cultivada, GLR 44, 18-V-1994
<i>Tecoma garrocha</i> Hieron.	1	La Rioja: Capital: Los Sauces, GLR 50, 16-IX-1994
<i>Tecoma stans</i> (L.) Kunth in H.B.K.	1	Tucumán: Tafí: San Javier, GLR 12, 02-XI-1993
	2	Salta: La Caldera: La Caldera, GLR 19, 06-XI-1993
	3	Jujuy: Ledesma: Calilegua, GLR 96, 05-IV-1995
<i>Tecoma tenuiflora</i> (DC) Fabris	1	Salta: Santa Bárbara, L 546, 15-X-1948

¹ Se incluye esta especie originaria de África, ya que aparece en forma subespontánea en comunidades litorales de Argentina (Fabris, 1965).

corresponden a características vegetativas, 12 a florales y cinco a atributos morfoanatómicos de los nectarios. De los 48 caracteres, 19 son de doble estado y 29 multiestado, de los cuales 20 son cualitativos y nueve cuantitativos continuos. Los caracteres y la codificación para sus estados se encuentran resumidos en el cuadro 2. La matriz básica de datos con las OTUs y sus correspondientes valores se muestran en el Apéndice 1.

Para los datos de los caracteres 1-16, 18, 20-23, 33-38 (Cuadro 2) se analizaron individuos en poblaciones naturales. Para los datos anatómicos, 17, 19, 24-32, 39) los estudios se llevaron a cabo utilizando material fresco o conservado en FAA. Se utilizó la técnica de microtomía para microscopio óptico con inclusión en parafina (Johansen, 1940). Los cortes seriados de 9-12 μm de espesor se tiñeron con safranina y azul astral modificando la tinción propuesta por Maác y Vágás (1961).

Para la obtención de datos de los caracteres 40-48 se tomaron muestras de néctar durante la mañana, mediante capilares de vidrio a partir de varias flores en anthesis o pimpollos a punto de abrir. Inmediatamente de obtenida la muestra, se estimó la concentración de azúcares (% de sacarosa, p/p) mediante un refractómetro de bolsillo. Luego, gotas de 2-3 μl fueron depositadas sobre papel Whatman n°1, o bien, en frasquitos de vidrio conservados a -18°C hasta su posterior análisis.

La prueba de detección de aminoácidos se realizó mediante pulverizado con ninhidrina (0.2 mg) en etanol (100 ml), sobre gotas de néctar secas en papel. Se consideró reacción positiva la aparición de una mancha azul violácea. La cantidad total de aminoácidos, cuando presentes en las muestras de néctar, se cuantificó por medio de la escala de histidina (Baker y Baker, 1973).

Para las pruebas de detección de lípidos, antioxidantes, alcaloides y compuestos fenólicos, se siguió la metodología propuesta por Baker y Baker (1975). La identificación y cuantificación de carbohidratos componentes del néctar se efectuó por cromatografía gaseosa. Para ello, resultó necesario obtener compuestos derivados de las muestras por medio de trimetilclorosilano + hexametildisilano en piridina (Sweeley *et al.*, 1963). Luego, los derivados se inyectaron en un cromatógrafo gaseoso Konik 3000-HRGS equipado con un integrador Spectra-Physics SP 4290 y un detector de ionización de llama. Se utilizó una columna capilar SE 30 de 30 m de longitud, 0.25 mm de diámetro y 0.25 μm de espesor en la película interna, N_2 como gas portador (2 ml/min) y el siguiente programa de temperatura: inicial 208°C , luego $1^{\circ}\text{C}/\text{min}$ hasta los 215°C , luego $15^{\circ}\text{C}/\text{min}$ hasta los 260°C y por último $8^{\circ}\text{C}/\text{min}$ hasta 280 donde se estabiliza durante 5 min. Los azúcares testigo (Sigma Chem.) se procesaron del mismo modo. Cada análisis químico se repitió dos veces como mínimo. Una vez obtenidos y cuantificados los carbohidratos del néctar, se estimó la relación de azúcares de acuerdo a: $r = \text{sacarosa} / \text{fructosa} + \text{glucosa}$ (*cf.* Baker y Baker, 1983). La relación de hexosas se calculó mediante la relación: $rh = \text{glucosa}/\text{fructosa}$.

Para el análisis de agrupamiento se utilizó el método del ligamiento promedio no ponderado (UPGMA). La matriz básica obtenida se estandarizó y con base en ello se calcularon coeficientes de correlación cofenética para la obtención de los

fenogramas de distancia y correlación, como medida de la distorsión introducida durante el agrupamiento.

El método de ordenación utilizado fue el de coordenadas principales, graficándolo junto al árbol de menor recorrido. Para la realización de este análisis, se utilizó el coeficiente general de similitud de Gower (Sneath y Sokal, 1973). Este coeficiente tiene la ventaja que permite utilizar datos mixtos (variables continuas y discretas) y fue calculado con un programa elaborado por T. Dickinson del Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá. Se prefirió el método de ordenamiento sobre el de componentes principales debido a la imposibilidad de obtener datos sobre el néctar de todas las especies analizadas. Según Rohlf (1972) el análisis de coordenadas principales produce menos alteraciones en las representaciones que el de componentes principales cuando existen datos nulos (999) en la matriz (Cuadro 3). Se obtuvo también el coeficiente de correlación como medida de distorsión del método de ordenación. Todos los análisis numéricos fueron realizados con el programa Numerical Taxonomic System (NT-SYS) versión 1.70 (Rohlf, 1992).

Cuadro 2. Lista de caracteres utilizados en los análisis de agrupamiento y ordenación a partir de los cuales se obtuvieron los fenogramas y gráficos de ordenación tridimensionales.

1. Hábito de las plantas: lianas (1), arbustos (2), arbustos o árboles (3), árboles (4).
2. Sección del tallo: circular (1), subcuadrangular (2).
3. Campos glandulares interpeciolares: ausentes (1), presentes (2)
4. Pseudoestípulas: ausentes o inconspicuas (1), suborbiculares (2), subuladas (3), ovadas (4), espatuladas (5).
5. Tipo de hoja: simple (1), unipinnada con 2-3 folíolos (2), palmaticompuesta (3), unipinnada con 5-11 folíolos (4), bipinnada (5).
6. Forma de la lámina, folíolo o pinna: ovada (1), obovada (2), elíptica (3).
7. Consistencia de la hoja: membranácea (1), coriácea (2).
8. Pubescencia de la lámina, folíolo o pinna: glabra (1), pubescente (2).
9. Margen de lámina, folíolo o pinna: entero (1), serrado (2), dentado (3), sinuado (4).
10. Zarcillos del tallo: ausentes (1), simples (2), filamentosos compuestos (3), trigarfiados (4).
11. Tipo de inflorescencia: panícula (1), cima (2), racimo (3), fascículo de 2-3 flores a veces reducido a flores solitarias (4).
12. Posición de la inflorescencia: terminal (1), axilar y terminal (2).
13. Tipo de perianto: heteroclamídeo (1), homoclamídeo (2).
14. Tipo morfológico de las flores (Estos hacen referencia a una serie de características de la flor, como forma, tamaño y color de la corola. Tomados de Gentry, 1974 y Rivera, 1998): **Anemopaegna**: corola delgada, membranácea, tubular-campanular, con el tubo corolino algo comprimido. (1), **Cydista**: corola tubular infundibuliforme, membranácea, con tubo corolino dorso-ventralmente comprimido (2), **Martinella/Pyrostegia**: corola tubular, estambres exertos (3), **Pithecoctenium**: corola tubular-campanular, de textura gruesa y generalmente con tubo curvado. (4), **Amphilophium**: corola de textura gruesa, con lóbulos fusionados, cáliz muy engrosado (5), **Campsidium**: corola tubular, ventricosa, con el extremo del tubo con una apertura muy pequeña y estambres inclusos. (6), **Tynnanthus**: corola pequeña, lóbulos bilabiados (7).

Cuadro 2, continúa

-
15. Cáliz: poculiforme a tubular (1), cupuliforme a campanulado (2), urceolado (3).
 16. Margen superior cáliz: liso (1), 5-lobado/5-dentado (2), bilabiado (3), unidentado (con apículo dorsal) (4), ondulado con limbo doble (5).
 17. Tricomas del cáliz: ausentes (1), eglandulares, unicelulares (2), eglandulares, pluricelulares filamentosos (3), eglandulares, pluricelulares ramificados con células alargadas (4), eglandulares, pluricelulares ramificados con células isodiamétricas (5), eglandulares, peltados, pie 1-2 celular, cabeza con células aplanadas (6), glandulares, pie 1-2 celular (7), glandulares, pie pluricelular (8).
 18. Color de la corola: amarillo (1), lila a violáceo (2), anaranjado a rojo (3), blanco a crema, ambas con interior tubo amarillento (4).
 19. Tricomas de la corola: ausentes (1), eglandulares, pluricelulares, ramificados, con células isodiamétricas (2), glandulares, pie pluricelular uniseriado (3), glandulares, pie pluricelular pluriseriado (4).
 20. Tipo de anteras: ditécicas (1), monotécicas (2).
 21. Pubescencia en el conectivo de las anteras: ausente (1), presente (2).
 22. Estambres en relación a la longitud del tubo corolino: inclusos (1), exertos (2).
 23. Estaminodio: menor que los estambres y no secretor (1), mayor que los estambres y secretor (2).
 24. Tipo de placentación: axilar (1), parietal (2).
 25. Ordenamiento de los óvulos en cada lóculo: biseriados (1), tetraseriados (2), multiseriados (3).
 26. Superficie de la pared externa del ovario: glabra (1), con tricomas eglandulares, 1-2 celulares (2), con tricomas eglandulares, pluricelulares uniseriados (3), con tricomas eglandulares, pluricelulares pluriseriado (4), con tricomas eglandulares, peltados, pie 1-2 celular (5), con tricomas glandulares, unicelulares (6), con tricomas glandulares, pie bicelulares con cabeza unicelular (7), con tricomas glandulares, con pie 1-2 celular y cabeza pluricelular (8), con tricomas glandulares, con pie pluricelulares y cabeza pluricelular (9), con estructuras pluricelulares con estomas terminales (10).
 27. Nectario floral: funcional (1), vestigial (2).
 28. Volumen del nectario floral (mm³)
 29. Relación nectario floral/ovario (relación de superficies en sección transversal).
 30. Nectario floral: anular (1), cilíndrico (2).
 31. Irrigación del nectario floral: floema (1), floema y xilema (2).
 32. Cáliz y corola separados por un entrenudo largo con protuberancia: ausente (1), presente (2).
 33. Tipo de dehiscencia de la cápsula: loculicida (1), septicida (2).
 34. Número de valvas de la cápsula: dos (1), cuatro (2).
 35. Ornamentación de las valvas de la cápsula: lisa (1), uncinada (2), tomentosa (3), rugosa (4), alada (5).
 36. Forma de la cápsula: fusiforme (1), linear plana (2), cilíndrica (3), globosa (4), lenticular (5).
 37. Orden de maduración de los verticilos fértiles: protandria (1), protoginia (2), simultánea (3).
 38. Fenología de floración (Según Gentry, 1980): «steady» -continua por un período superior a los 2 meses- (1), «cornucopia» -sincrónica con una duración de 4-8 semanas (2), «big bang» -muy sincrónica entre los individuos de la población, muy breve y una vez anual- (3), «big bang multiple» -igual a la anterior con una frecuencia superior a una floración anual- (4).

Cuadro 2, continúa

-
39. Nectarios extranupciales del cáliz: simple (con una célula basal) (1), con varias células basales (2), ausente (3).
 40. Concentración del néctar floral (% peso/peso).
 41. Fenoles en el néctar floral: ausentes (1), presentes (2).
 42. Ácidos reductores en el néctar floral: ausentes (1), presentes (2).
 43. Aminoácidos en el néctar floral (escala de histidina según Baker y Baker, 1973).
 44. Porcentaje de sacarosa en néctar floral.
 45. Porcentaje de fructosa en néctar floral.
 46. Porcentaje de glucosa en néctar floral.
 47. Relación de azúcares en néctar floral (sacarosa/glucosa + fructosa).
 48. Relación de hexosas en néctar floral (glucosa/fructosa).
-

Resultados*a. Análisis de agrupamiento*

Las figuras 1 y 2 muestran los fenogramas de correlación y distancia resultantes del análisis de agrupamiento. Se observan diferencias en el ordenamiento general entre ambos fenogramas, aunque se mantienen algunos grupos de especies que están asociados de la misma manera en ambos gráficos. Los coeficientes de correlación cofenética resultaron similares, siendo levemente superior el obtenido para el fenograma de distancia (0,86 contra 0,83 del de correlación) e indicando poca distorsión en ambos respecto de la matriz original.

En el fenograma de correlación (Fig. 1) se diferencian dos grandes grupos. El superior agrupa a todas las especies de Tecomeae y, en forma aislada, a la única de Eccremocarpeae, en tanto que en el inferior lo hacen todas las especies de Bignonieae. El grupo superior posee además subgrupos: uno de ellos comprende todas las especies de *Tabebuia*, otro subgrupo abarca todas las especies de *Tecoma* y un tercer subgrupo donde se separan sucesivamente *Eccremocarpus scaber*, *Argylia uspallatensis* y las dos especies de *Jacaranda*. Dentro de los subgrupos se distinguen a su vez otros menores, relacionados no sólo por sus características morfológicas, sino también por tipo de polinizador. Por ejemplo, dentro del subgrupo de *Tecoma* spp. se separa *Tecoma stans*, árbol con flor amarilla y polinizado por abejas, de las otras especies con flores rojas y supuestamente ornitófilas. A su vez, dentro de estas últimas, *Tecoma capensis* se halla separada de las otras dos especies ornitófilas, debido a diferencias en la constitución química de su néctar. En el subgrupo de *Tabebuia*, por su parte, se agrupan *T. nodosa* y *T. aurea*, las cuales comparten entre sí las flores amarillas y muchas otras características, *T. heptaphylla* y *T. impetiginosa* ambas con flores lila-rosadas, se agrupan junto a *T. alba*, mientras que el resto de los *Tabebuia* con flores amarillas aparecen separados de los anteriores.

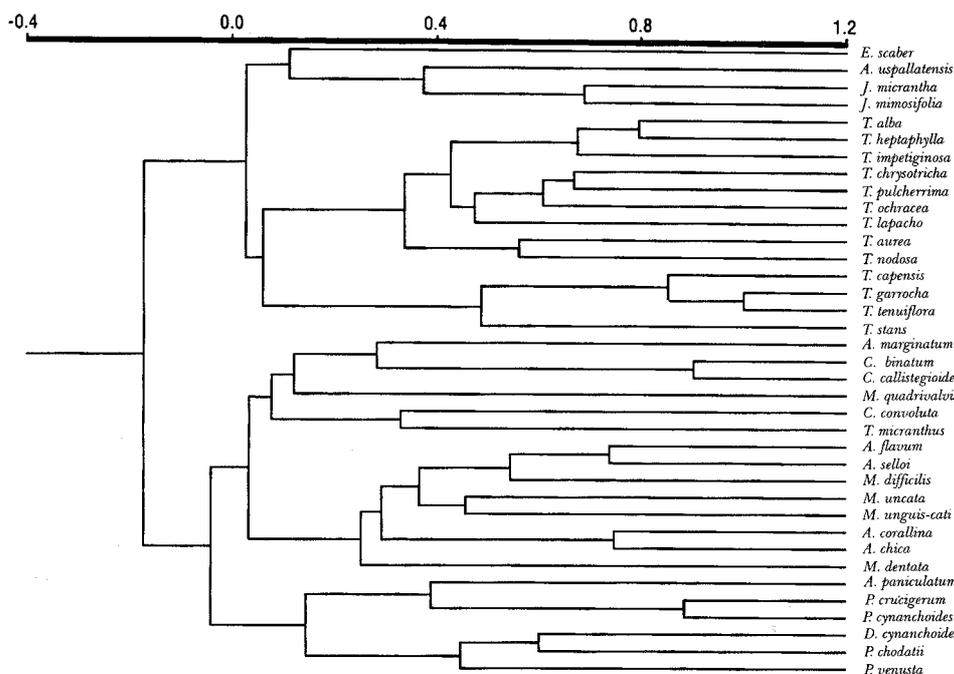


Fig. 1. Fenograma de correlación de las relaciones entre 37 especies de Bignoniaceae resultantes del análisis de agrupamiento (UPGMA). Coeficiente de correlación cofenética (r)= 0.83.

El subgrupo conformado por las lianas también revela agrupaciones menores, conformadas por especies estrechamente relacionadas por su hábitat, color de la flor y polinizador. Así por ejemplo las especies ornitófilas se encuentran todas juntas en un subconjunto y la mayoría de las melitófilas (especialmente de los géneros *Arrabidaea* y *Macfadyena*) hacen lo propio en otro grupo.

En el caso del fenograma de distancia (Fig.2), no se definen dos grupos importantes separando las tribus Tecomeae-Eccremocarpeae y Bignonieae como ocurre en el fenograma de correlación. En esta representación se separa primero e individualmente, *Eccremocarpus scaber*, luego y sucesivamente *Melloa quadrivalvis* y las dos especies de *Jacaranda*. Al igual que en el fenograma de correlación, las especies ornitófilas de la tribu Bignonieae se separan en un subgrupo. Lo propio hacen las especies de *Pithecoctenium* con *Amphilophium paniculatum* que aparecen agrupadas. Posteriormente, se desprende una rama con *Cuspidaria convoluta* y *Tynnanthus micranthus* y otros dos grandes grupos: uno inferior con el resto de las Bignonieae y una superior con las restantes Tecomeae (sin las especies de *Jacaranda*). En este último, se repite el agrupamiento de las especies de *Tecoma* descrito en el fenograma de correlación.

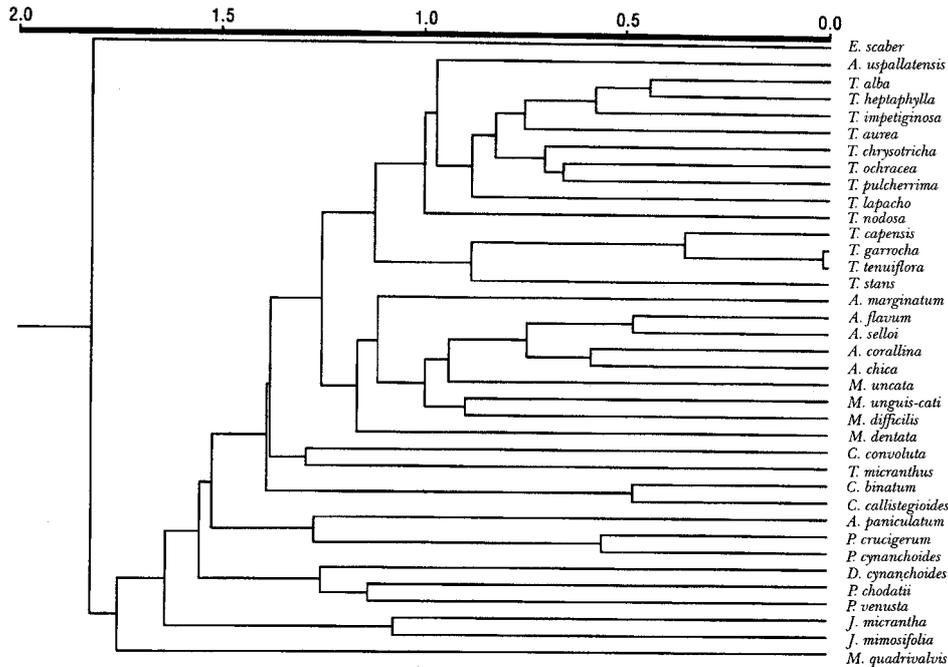


Fig. 2. Fenograma de distancia de las relaciones entre 37 especies de Bignoniaceae resultantes del análisis de agrupamiento (UPGMA). Coeficiente de correlación cofenética (r) = 0.86.

b. Análisis de ordenación

La figura 3 muestra el gráfico tridimensional del análisis de ordenación por el método de las coordenadas principales. El coeficiente de correlación obtenido fue de $r = 0.87$, indicando una baja distorsión en la aplicación de este método. Para el análisis se contó con la ayuda de varias representaciones tridimensionales vistas desde distintos ángulos, por lo que algunas afirmaciones en el texto no resultan obvias en la figura 3. Sin embargo, ésta constituye la que mejor refleja la mayoría de las relaciones entre las especies.

Este análisis muestra que las tribus Bignonieae y Tecomeae se encuentran bien separadas, con *Eccremocarpus scaber* (tribu Eccremocarpeae), en una posición intermedia aunque más cerca de Bignonieae (específicamente de *Pyrostegia venusta*). *Argylia uspallatensis* resulta el centro de Tecomeae, uniéndose al grupo de *Tabebuia* por un lado y a las especies de *Tecoma* por el otro. Las especies de *Jacaranda*, por otra parte, se unen a *Tecoma stans*. Los *Tabebuia* con flores lila-rosadas se encuentran próximos. De los de flores amarillas, *T. pulcherrima*, *T. ochracea* y *T. chrysotricha* constituyen el grupo más cercano entre sí, mientras que *T. nodosa*, *T. lapacho* y *T.*

aurea, se relacionan independientemente con *A. uspallatensis*. (El ángulo de la figura 3 muestra a *T. aurea*, número 6, oculto y próximo a *T. chrysotricha*; sin embargo, la observación del gráfico con otro ángulo revela que su posición es lejana). Las especies de *Tecoma* aparecen claramente separadas del resto mostrando algunas asociaciones entre sí.

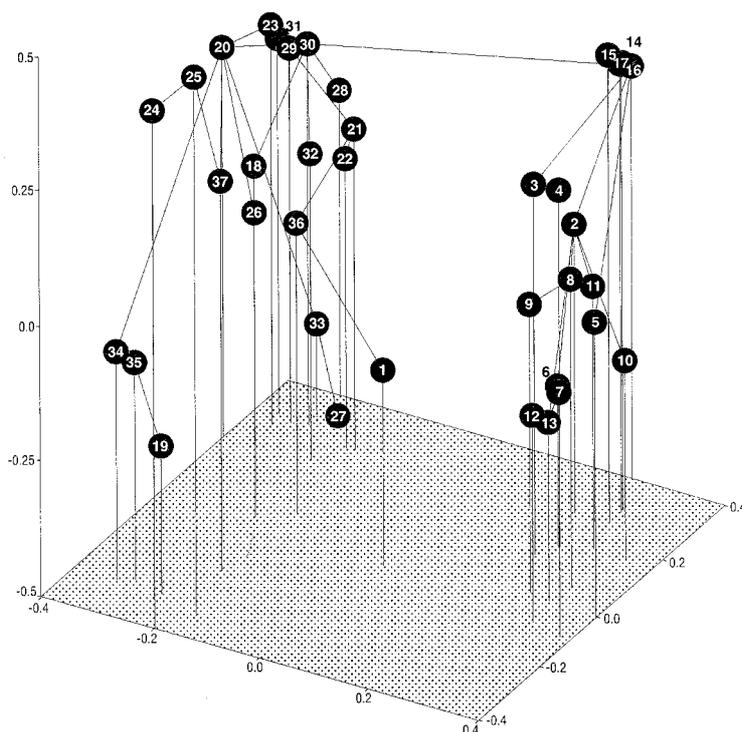


Fig. 3. Gráfico tridimensional de las relaciones entre las especies argentinas de Bignoniaceae de acuerdo al análisis de las coordenadas principales en proyección oblicua, y superponiendo las líneas de árbol de distancia mínima Coeficiente de correlación (r) = 0.87. 1 = *Eccremocarpus scaber*, 2 = *Argylia uspallatensis*, 3 = *Jacaranda micrantha*, 4 = *J. mimosifolia*, 5 = *Tabebuia alba*, 6 = *T. aurea*, 7 = *T. chrysotricha*, 8 = *T. heptaphylla*, 9 = *T. impetiginosa*, 10 = *T. lapacho*, 11 = *T. nodosa*, 12 = *T. ochracea*, 13 = *T. pulcherrima*, 14 = *Tecoma capensis*, 15 = *T. garrocha*, 16 = *T. stans*, 17 = *T. tenuiflora*, 18 = *Adenocalymma marginatum*, 19 = *Amphilophium paniculatum*, 20 = *Anemopaegma flavum*, 21 = *Arrabidaea corallina*, 22 = *A. chica*, 23 = *A. selloi*, 24 = *Clytostoma binatum*, 25 = *C. callistegioides*, 26 = *Cuspidaria convoluta*, 27 = *Dolichandra cynanchoides*, 28 = *Macfadyena dentata*, 29 = *M. uncatata*, 30 = *M. unguis-cati*, 31 = *Mansoa difficilis*, 32 = *Melloa quadrivalvis*, 33 = *Parabignonia chodatii*, 34 = *Pithecoctenium crucigerum*, 35 = *P. cynanchoides*, 36 = *Pyrostegia venusta*, 37 = *Tynnanthus micranthus*.

Las especies con nectario vestigial (*Clytostoma* spp.) se hallan cercanas entre sí y resultan las más próximas a *Tynnanthus micranthus* que posee un nectario reducido. Las especies de *Macfadyena* aparecen agrupadas, al igual que las de *Arrabidaea* (nuevamente aquí, el ángulo de la figura 3 muestra una distorsión, aunque si observamos las líneas del árbol de menor recorrido, se aprecia que *Arrabidaea selloi* con el número 23, se halla próxima a *A. corallina*).

Discusión

a. Análisis de agrupamiento

Los fenogramas de correlación y distancia mostraron algunas diferencias entre sí. El fenograma de correlación refleja parcialmente la taxonomía de la familia al nivel de tribus (Gentry, 1974; 1980), separando Tecomeae y Eccremocarpeae por un lado y Bignoniaceae por otro. Esta representación de la clasificación de la familia no resulta sorprendente, si consideramos el gran número de caracteres morfológicos tenidos en cuenta en la elaboración de la matriz básica. En un análisis similar en 15 especies de Bignoniaceae, Galetto (1995) encontró que los fenogramas reflejaban más las correlaciones de los polinizadores con los tipos morfológicos que la taxonomía de la familia. No obstante, en su matriz de datos, este autor utiliza sólo siete caracteres concernientes a la morfología o color de la corola y 17 atributos relativos al néctar y al nectario.

Dentro del subconjunto que comprende a Bignoniaceae, los taxones no se agrupan por género, sino más bien por características relacionadas directa o indirectamente a sus polinizadores. Las especies de *Arrabidaea* y *Macfadyena*, todas melitófilas, se agrupan en un subconjunto, aunque mezcladas entre sí a pesar de poseer corolas de colores lilas y amarillas respectivamente. Baker y Baker (1982; 1983) aseguran que las abejas de probóscide corta prefieren néctar con bajo contenido de sacarosa, lo que explicaría la aparición de las especies de *Arrabidaea* entremezcladas con las especies de *Macfadyena* con néctar bajo en sacarosa, mientras que *M. dentata* (con néctar rico en sacarosa) está algo más alejada.

Las especies ornitófilas se encuentran separadas de acuerdo a las tres tribus a las que pertenecen (Eccremocarpeae, Tecomeae y Bignoniaceae) y sólo secundariamente algunas de ellas se agrupan en subconjuntos dentro de sus respectivas tribus. Esto se diferencia de lo resultante en el análisis de Galetto (1995), donde estas especies se agrupan en un conjunto independientemente de su procedencia tribal, con la excepción de *Campsis radicans*.

En resumen, los métodos de agrupamiento, especialmente el reflejado en el fenograma de correlación, resuelven la división de la familia por tribus, no así los taxones inferiores que se hallan algo mezclados pero mostrando algunas correlaciones entre las especies y sus polinizadores.

b. Análisis de ordenación

El análisis de ordenación de coordenadas principales es el que mejor refleja no sólo la taxonomía de la familia (Gentry, 1974; 1980), sino también afinidades relativas a la biología floral de las especies. Para este análisis, se destaca la importancia de la superposición de las líneas (o árbol) de menor recorrido desarrollado por varios autores y definido en Rohlf (1992). Su importancia radica en el hecho de que su visualización permite determinar el taxón más cercano de cualquier otro que se desea analizar. Este hecho no siempre resulta obvio en los gráficos de ordenación, debido a las distorsiones que frecuentemente se producen por la representación de los mismos (Sneath y Sokal, 1973). Un claro ejemplo es la ubicación que posee *Arrabidaea selloi*. aparentemente estaría junto a *Macfadyena* spp. sin embargo, la línea de menor recorrido la une a *A. corallina* (Fig. 3).

La división de las tribus en Bignoniaceae se fundamenta principalmente en características morfológicas de su fruto, en especial aquéllas que determinan su dehiscencia (Gentry, 1974). A pesar de considerar en este trabajo sólo dos caracteres relativos a la dehiscencia del fruto (número de valvas y tipo de dehiscencia), la taxonomía de la familia se mantiene en el esquema tridimensional. Esto se debe seguramente a que existen otros caracteres asociados a las distintas tribus (el hábito, por ejemplo). La posición intermedia de *Eccremocarpeae* afirmaría que se trata de una tribu en sí misma (Gentry, 1974). Si bien se encuentra asociada a *Bignoniaceae* (*Pyrostegia venusta*), este vínculo se debería más a causas relacionadas con el biotipo ornitófilo, que a afinidades sistemáticas. En efecto, sus similitudes con *Crescentieae* en lo que se refiere a su placentación y tipo de dehiscencia del fruto, la ubicarían más próxima a *Tecomeae* (cf. Gentry, 1974).

La tribu *Tecomeae* se halla claramente separada del resto, a la vez que las especies del mismo género se hallan próximas entre sí. Por otra parte las agrupaciones que se establecen entre las nueve especies de *Tabebuia* coinciden con varios de los grupos establecidos por Gentry (1990) en el análisis sistemático de *Tecomeae*. Se observa que en la agrupación de estas especies prevalece la sistemática actual sobre las relaciones ecológicas.

Dentro de *Bignoniaceae*, *Anemopaegma flavum* resulta quizá el centro de radiación a la que indirectamente se relacionan todas las lianas. Esto tiene sentido si consideramos que *Anemopaegma* sería el tipo morfológico elemental de flor que mejor representa la morfología básica de las flores de *Bignoniaceae* y a partir del cual se derivaron todos los otros (Gentry, 1974). Dentro de esta tribu, las especies de *Pithecoctenium* se encuentran próximas a *Amphilophium paniculatum* y aisladas del resto, debido a las características de la corola, del nectario y de los tricomas.

Las relaciones observadas por medio del método de ordenación resultan imposibles de visualizar por los métodos de agrupamiento. De acuerdo a Sneath y Sokal (1973), los fenogramas resultan más apropiados para el análisis con OTUS bien distribuidas y que encajan bien en jerarquías, mientras que las ordenaciones resultan especialmente valiosas para la comprensión de estructuras taxonómicas de más detalle, a nivel genérico o específico. La interpretación de estos gráficos

debe realizarse teniendo en cuenta los caracteres utilizados, resultando más provechosos aquellos análisis de representaciones obtenidas a partir de numerosos datos de distinta índole como genéticos, ecológicos, químicos, morfológicos, anatómicos, etc. Teniendo en cuenta estas limitaciones puede afirmarse que no se evidencian afinidades entre especies que justifiquen alguna transferencia genérica entre las especies analizadas. Los métodos y los caracteres resultan sin embargo válidos y podrían utilizarse en un estudio más comprensivo que abarque, por ejemplo, todas las especies neotropicales.

Agradecimientos. Deseo expresar mi agradecimiento a los curadores de los herbarios de Corrientes y Miguel Lillo (CTES y LIL); a la Lic. M.T. Arbo, por la ayuda en la identificación de las especies, al Centro de Investigación de Estudios Subtropicales en Iguazú, Misiones, por el apoyo brindado en los viajes de colección y a dos revisores anónimos por las sugerencias realizadas sobre el manuscrito original. También agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Conicet) y al Consejo de Investigaciones y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba (Conicor) por el apoyo económico.

Literatura citada

- AWANG, D., B. A. DAWSON, J. C. ETHIER, A. H. GENTRY, M. GIRARD, Y D. KINDACK, 1991. A chemical investigation of commercial *Tabebuia* species. *Revista Latinoamericana de Química* 14: 118-126.
- BAKER, H. G. Y I. BAKER, 1973. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241: 543-545.
- BAKER, H. G. Y I. BAKER. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution, In: L. E. Gilbert y P. H. Raven (eds.) *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 100-140
- BAKER, H. G. Y I. BAKER. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny, en M. H. Nitecki (ed.) *Biochemical aspects of evolutionary biology*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 131-171.
- BAKER, H. G. Y I. BAKER. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type, In: C. E. Jones y R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions, New York, pp. 117-141.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York.
- D'ARCY, W. G. 1997. A review of the genus *Eccremocarpos* (Bignoniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 103-111.
- FABRIS, H. A. 1965. Flora Argentina. Bignoniaceae. *Revista del Museo de La Plata, Secc. Bot.* 9: 273-419.
- GALETTO, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 196: 99-121.
- GENTRY, A. H. 1973. Flora of Panama: Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 60: 781-977.

- GENTRY, A. H. 1973a. Generic delimitations of Central American Bignoniaceae. *Brittonia* 25: 226-242.
- GENTRY, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 728-759.
- GENTRY, A. H. 1975. Identification of Vellozo's Bignoniaceae. *Taxon* 24: 337-344.
- GENTRY, A. H. 1976. Amphitecna-Enallagma-Dendrosicus revisited: *Taxon* 25: 108-108.
- GENTRY, A. H. 1976a. Studies in Bignoniaceae 18: notes on S. Moore's Mato Grosso Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 42-45.
- GENTRY, A. H. 1976b. Studies in Bignoniaceae 19: generic mergers and new species of South American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 46-80.
- GENTRY, A. H. 1977. *Flora of Ecuador. Bignoniaceae*. Department of Systematic Botany, University of Göteborg.
- GENTRY, A. H. 1977a. Studies in Bignoniaceae 25: new species and combinations in South American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 311-319.
- GENTRY, A. H. 1978. Studies in Bignoniaceae 31: new species and combinations from Amazonian Peru and Brazil. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 725-735.
- GENTRY, A. H. 1979. Additional generic mergers in Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 778-787.
- GENTRY, A. H., 1979a. Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae: some phyto-geographic implications. In: K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.) *Tropical botany*. Academic Press, London, pp. 339-354.
- GENTRY, A. H. 1980. Bignoniaceae, Part I (Crescentieae and Tourrettieae): *Flora Neotropica Monographs* 25(I): 1-150.
- GENTRY, A. H. 1982. *Bignoniaceae. Flora de Venezuela*. Instituto Nacional de Parques, Caracas.
- GENTRY, A. H. 1990. Bignoniaceae, Part II (Tecomaeae). *Flora Neotropica Monographs* 25(II): 1-372.
- GENTRY, A. H. Y L. M. BERNARDELLO. 1984. Bignoniaceae. In: A. T. Hunziker (ed.) Los géneros de fanerógamas de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23(1-4): 68-71.
- GOMES, J. C. J. 1955. Contribuição a sistemática das Bignoniaceae Brasileiras: *Arquivos do Serviço Florestal* 9: 261-296.
- MAÁ CZ, C. J. Y E. VÁ GÁS. 1961. A new method for staining cellulose and lignified walls. *Mikroskopie (Wien)* 16: 40-43.
- MACBRIDE, J. F. 1961. *Bignoniaceae*. Field Museum of Natural History, Botanical Series.
- ROHLF, F. J. 1972. An empirical comparison of three ordination techniques in numerical taxonomy. *Systematic Zoology* 21: 271-280.
- ROHLF, F. J. 1992. *NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exeter, New York.
- SANDWICH, N. Y. 1968. Notes on Bignoniaceae XXIV: Arrabidaea in Martius's 'Flora Brasiliensis' and subsequently. *Kew Bulletin* 22: 403-420.
- SANDWICH, N. Y. Y D. R. HUNT. 1974. Bignoniáceas. In: P. Raulino Reitz (ed.) *Flora ilustrada catarinense*. Herbario "Barbosa Rodrigues", Itajai, Brasil, pp. 1-172.
- SEIBERT, R. J. 1940. Botany of the Maya area: Miscellaneous papers XXI: The Bignoniaceae of the Maya area. *Publications of the Carnegie Institute*, New York, pp. 375-434.
- SNEATH, P. H. Y R. R. SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.

SWEELEY, E. C., R. BENTLEY, M. MAKITA Y W. W. WELLS. 1963. Gas liquid chromatography of trimethylsilyl derivatives of sugars and related substances. *Journal of the American Chemical Society* 85: 2497-2507.