

Polen de Commelinaceae y Pontederiaceae (Commelinales) de humedales rioplatenses (Argentina)

Lilian M. Passarelli¹; Cristina H. Roller¹

Resumen. Polen de Commelinaceae y Pontederiaceae (Commelinales) de humedales rioplatenses (Argentina). Se estudiaron los caracteres de los granos de polen de Commelinaceae y Pontederiaceae que crecen en áreas de humedales rioplatenses. Los estudios se realizaron con microscopio óptico y electrónico de barrido. Se actualizaron los conocimientos previos sobre elementos de esos grupos, y se describió por primera vez el polen de *Pontederia rotundifolia* y *Tradescantia cerinthoides*. Los granos de polen de ambas familias son heteropolares y tienen simetría bilateral. Son monosulcados, equinados en Commelinaceae, y disulcados, con esporodermis lisa, verrugosa o fosulada en Pontederiaceae, este último tipo, nuevo para la familia. La mayoría de los granos presentan membrana del sulco con exina ausente o presente como una delgada capa de nexina. La ornamentación varía en diferentes niveles jerárquicos: permite distinguir tribus y géneros de Commelinaceae, mientras que es un carácter específico en las Pontederiaceae del área.

Palabras clave: polen- Commelinaceae- Pontederiaceae- humedales rioplatenses.

[en] Commelinaceae and Pontederiaceae (Commelinales) pollen from river plateau wetlands (Argentina)

Abstract. Pollen grains of Commelinaceae and Pontederiaceae (Commelinales) from the Río de La Plata wetlands (Argentina). The characters of pollen grains of the Commelinaceae and Pontederiaceae growing in the Río de la Plata wetlands were studied. Analyses were performed with light and scanning electron microscope. An update of some previously known data was made, and pollen of *Pontederia rotundifolia* and *Tradescantia cerinthoides* is described here for the first time. Both families have heteropolar pollen grains with bilateral symmetry. Commelinaceae bear monosulcate, and echinate sporoderm, while disulcate, smooth, verrucose or fossulate sporoderm, were found in Pontederiaceae. Fossulate type of exine is new to the family. Membrane of the sulci is usually present, with absent or barely present exine, represented by a thin layer of nexine. Ornamentation varies in different taxonomic levels: allows distinction among of tribes and genera of the studied Commelinaceae, and is a species trait in the Pontederiaceae from the area.

Keywords: pollen, Commelinaceae, Pontederiaceae, Río de La Plata wetlands

A José María Gabriel y Galán Moris, *in memoriam*

Introducción

Se ha efectuado el estudio de la morfología del polen en las especies de dos familias del orden Commelinales Dumort: Commelinaceae Mirbel y Pontederiaceae Kunth; ambas crecen en abundancia en los humedales bonaerenses permanentes y transitorios previamente investigados por Passarelli et al. (2014).

Commelinales, juntamente con Arecales Bromhead, Poales Small y Zingiberales Grisebach, integran el clado de las monocotiledóneas commelinoides, tratado como monofilético sobre la base de la anatomía, morfología floral, polínica, vegetativa y de la biogeografía (Dalgren & Rasmussen 1983, Givnish et al. 1999, Stevenson et al. 2000) y la biología molecular (Chase et al. 1995, 2000, Duvall 1993, Soltis et al. 2000). En todos los órdenes se menciona la presencia de sílice y cristales de oxalato de calcio (Judd et al. 2002); un estudio más reciente, en Cannaceae (Baran & al. 2010) confirmó

la presencia de sílice en forma de ópalo y oxalato del tipo whewellita para esa familia y sería similar en otras de Zingiberales y Commelinales (Baran et al., datos no publicados).

Aunque Commelinales se considera un orden monofilético, es morfológicamente diverso y no es evidente un conjunto claro de caracteres morfológicos provenientes de un ancestro común y compartido por todas las familias del orden, y las sinapomorfias comunes están restringidas a la presencia de vasos escalariformes en el leño, la formación de pared celular en la cámara calazal, las semillas con dos capas protectoras (testa y tegmen) y abundante endosperma helobial, las ceras epicuticulares tubulares, los rafidios en el tapete de algunas familias (Hardy & Stevenson 2000, Prychid et al. 2003) y caracteres fitoquímicos como la presencia de fenilfenalenonas, además de variaciones en el tipo de engrosamientos del endotecio (Manning 1996). Reúne cinco familias: Commelinaceae, con unos 40 géneros y unas 650 especies herbáceas distribuidas en los trópicos, Haemo-

¹ Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 64 entre 120 y diagonal 113, B1904 DZB, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
E-mail: lmpassarelli@yahoo.com.ar

doraceae R. Brown, con unos 14 géneros y unas 80 especies que viven en Norteamérica, Centroamérica, Sudamérica, África, Nueva Guinea y Australia, Hanguanaceae Airy Shaw, monotípica, con 2 especies paleotropicales, en Sri-Lanka, E de Asia y Australia, Philydraceae Link con 3-4 géneros y 6 especies paleotropicales, que crecen en Malasia, SE de Asia y Australia y Pontederiaceae con 6 géneros y unas 30 especies más o menos ampliamente distribuidas en regiones tropicales.

Las Commelinaceae son hierbas terrestres, herbáceas o suculentas, con inflorescencias determinadas, terminales o axilares, a veces reducidas a una sola flor y sostenidas por brácteas foliáceas; las flores son actinomorfas en *Tradescantia* Ruppert ex L. y zigomorfas en *Commelina* L. El androceo presenta estambres dispuestos en dos verticilos trímeros, a veces uno de ellos formado por estaminodios (trofoanteras), con filamentos normalmente libres y con frecuencia provistos de tricomas de colores vivos, que permiten diferenciar las tribus (Faden et al. 1991). Sus flores atraen abejas, mariposas y pájaros. Crecen en lugares algo sombríos o con poca exposición, pero también pueden ser elementos ruderales tolerantes. En la Argentina crecen en el NO del país, especialmente en las provincias de Salta y Tucumán, en los bosques xerófilos mixtos del NE (Parque Chaqueño), y en los humedales rioplatenses y selvas ribereñas del delta del río de La Plata, en los que están representadas por taxones de tres géneros: *Commelina*, *Tradescantia* y *Tripogandra* Raf.

Las Pontederiaceae son hierbas acuáticas, flotantes o sumergidas, anuales o perennes, con rizomas o tallos estoloníferos rastreros o flotantes con aerénquima. Las inflorescencias son determinadas con el aspecto de racimos o espigas, a veces reducidas a una sola flor, terminal o lateral, sostenidas por una bráctea. Las flores son actinomorfas o moderadamente zigomorfas, de colores blanco, azul o púrpura, y generalmente con guías de néctar coloreadas, entomófilas. En la Argentina crecen en el NE y centro del país, en zonas anegadizas, lagunas y humedales. Un análisis morfológico y molecular reciente, efectuado por Pellegrini (2017) estableció dos subgéneros en la familia: *Pontederia* L., con unas 25 especies neotropicales y paleotropicales y *Heteranthera* Ruiz & Pavón. Adicionalmente, esos autores (Pellegrini, 2017) dividieron *Pontederia* en cinco subgéneros: *Pontederia* subg. *Pontederia*, *Pontederia* subg. *Eichhornia* (Kunth) M. Pell. & C.N.Horn, monoespecífico, incluyendo *Pontederia crassipes* Mart., *Pontederia* subg. *Oshunae* M.Pell. & C.N.Horn, *Pontederia* subg. *Cabanisia* (Klotzsch ex Schldl.) M.Pell. & C.N.Horn y *Pontederia* subg. *Monochoria* (C.Presl.) M.Pell. & C.N.Horn, este último con unas diez especies exclusivamente paleotropicales. En el área en estudio, que abarca los humedales rioplatenses y selvas ribereñas del delta del río de La Plata, el género *Pontederia* está representado por tres de los cinco subgéneros.

El polen de Commelinales se ha estudiado con diferentes grados de aproximación. Fue descrito como monosulcado por Zavada (1983), Dahlgren et al. 1985 y Mangaly & Nayar (1990). Furness & Rudall (1999) estudiaron la microsporogénesis en Monocotiledóneas, elaboraron un cuadro comparativo de los tipos que exhibe este proceso en el orden y analizaron los datos conocidos hasta ese momento sobre la abertura de los granos de polen en las familias. Zona (2001) efectuó una amplia prospección de almidón en polen de monocotiledóneas commelinoides. Más recientemente, Passarelli et al. (2016) observaron más variación morfológica en el polen de monocotiledóneas commelinoides en general, mencionando granos omniaberturados, espiroaberturados, disulcados y sulcados, estos últimos más comunes.

En Commelinaceae, Rowley (1959) estudió la estructura de la esporodermis y posteriormente, Poole & Hunt (1980) analizaron palinológicamente varias especies americanas del género *Commelina*. Más recientemente, Salamma et al. (2019) realizaron un estudio de numerosas especies de *Commelina* de India. El polen se ha utilizado como rasgo de tribu (Faden & Hunt 1991, Faden et al. 1998) y mencionan polen con exina lisa o sin espínulas en Tradescantiae y polen equinado o espinuloso, en Commelineae. La presencia de estaminodios o trofoanteras y el dimorfismo de los estambres en Commelinaceae ha sido relacionada con el tipo de polinización por Vogel (1978) y Faden & Hunt (1991). Las mencionadas trofoanteras mimetizan anteras cargadas de polen ofreciendo una abundante recompensa a los polinizadores, aunque carecen de polen o sólo aportan una pequeña cantidad, no viable, de este recurso (Vogel, 1978), mientras que las anteras con colores no llamativos son las encargadas de depositar la mayor cantidad de polen sobre el vector y aportan realmente el polen adecuado para la reproducción.

El polen de Pontederiaceae fue estudiado por Simpson (1987) en un trabajo que incluyó dos especies de *Eichhornia* (actualmente un subgénero de *Pontederia*) y una de *Pontederia*, también revisadas posteriormente por Basilio & Romero (1996) y Fagúndez (2003), como parte de estudios melisopalinológicos efectuados en mieles del área rioplatense y Delta del río Paraná. Pellegrini (2017) sólo se refiere a la presencia generalizada de granos disulcados.

El polen se ha estudiado aquí en seis taxones de Commelinaceae: *Commelina diffusa* Burm. f. var. *diffusa*, *Tradescantia cerinthoides* Kunth, *T. fluminensis* Vell., *T. pallida* (Rose) D.R. Hunt, *Tripogandra diuretica* (Mart.) Handl., *T. glandulosa* (Seub.) Rohw., y en cuatro de Pontederiaceae, pertenecientes a tres subgéneros: *Pontederia azurea* Sw. (subgénero *Eichhornia*), *P. crassipes* Mart. (subg. *Oshunae*), *P. cordata* L. y *P. rotundifolia* L. f. (ambas agrupadas en el subg. *Pontederia*). *Pontederia rotundifolia* y *Tradescantia cerinthoides* se describen por primera vez.

Este estudio se propone profundizar los conocimientos sobre la morfología polínica de taxones de

monocotiledóneas commelinoides, y en especial, los presentes en los humedales rioplatenses, además de actualizar o poner en evidencia el valor diagnóstico de ese rasgo y su eventual variación en diferentes niveles jerárquicos.

Materiales y Métodos

Se estudió material fresco y de herbario. Los taxones seleccionados fueron recolectados por las autoras a lo largo de un quinquenio en las áreas de humedales permanentes y transitorios, durante todas las estaciones del año.

Se determinaron sobre la base de las floras de la zona y las muestras de polen de cada ejemplar se conservan en el Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática (LEAVES) y en material herborizado. La procedencia de los ejemplares se agregó en cada descripción palinológica. Se consultaron los herbarios de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (LP) y del Instituto de Botánica Darwinion (SI).

El estudio morfológico se realizó utilizando granos frescos, obtenidos en general en colecciones recientes de realización frecuente, con microscopio óptico (MO) y electrónico de barrido (MEB), sin fijación en punto crítico. Si bien los granos de polen se deshidratan con mucha facilidad y no tienen una forma perfecta, es precisamente en esta forma en la que se encuentran en sedimentos, muestras de mieles o cargas de insectos y la forma que adoptan es un aporte más a su determinación. Esta técnica de observación coincide con trabajos previos y permite la comparación con autores que adoptaron similar enfoque, como Gamarro (1986) y Fagúndez (2003). Cuando los granos son tratados para su fijación en punto crítico, previamente a su observación con MEB, su forma es diferente a la que se observa en muestras obtenidas de sedimentos, de la misma planta o de mieles, acentuándose su forma globosa, más o menos esferoidal y no elipsoidal.

Los granos de polen se describen usando la terminología de Sáenz Laín, (2004), Punt et al. (2007) y Halbritter et al. (2018) y en relación con el tamaño, se sigue a Erdtman (1958). Los términos monoanasulcado, dianasulcado y dianacatasulcado utilizados en las descripciones de cada especie se usaron según la clasificación NPC; su uso es infrecuente pero en este caso las autoras consideraron de interés utilizar la clasificación NPC (Erdtman et al 1958), combinando el número de aberturas (N), posición proximal, distal o ecuatorial (P) y su condición (C), es decir, sulco o colpo, poro o colporo, con el fin de enfatizar el hecho de que, en los granos disulcados, las aberturas se encuentran en el polo distal y no en el ecuador o pueden ser dianacatasulcados, con uno de los sulcos en el polo distal y el otro en el proximal.

Se destaca que las aberturas se aprecian en vista polar distal, latitudinal, motivo por el que se las

designa como *sulcos*. Es importante aquí llamar la atención sobre el hecho de que existe en la bibliografía una cierta confusión en relación con este término. En algunos casos los sulcos son llamados colpos y los granos con doble abertura, dicolpados (Gamarro 1986), términos que llevan a error ya que el colpo es una abertura longitudinal situada en el ecuador. Un término poco frecuente es *meridionosulcado*, utilizado por Ferguson & Harden (1993) para describir el polen de algunos géneros de *Arecaceae* Schultz Sch., que también presentan polen disulcado con los sulcos dispuestos en forma meridional y de manera similar a lo que ocurre en *Pontederia*. Otro término utilizado para este tipo de morfología es *sulculus* (Erdtman 1966), una abertura distal, latitudinal, más o menos paralela al polo del grano pero no centrada como el sulco y que puede continuar, envolviendo al grano y formando un anillo. En algunas descripciones también se ha utilizado el término prolato para este tipo de granos (Salamma et al. 2019), una palabra que los designa según la clasificación basada en el índice que se obtiene de la relación longitud del eje polar/ diámetro ecuatorial en granos isopolares, radiosimétricos, es decir granos con el eje polar mayor o alargado en forma longitudinal (Erdtman 1958) y, por ende, no debería utilizarse en el tipo de granos que aquí se estudian.

Los caracteres considerados fueron: simetría, forma y tamaño en vista ecuatorial y vista polar, presencia, número y tipo de aberturas, espesor, estratificación y ornamentación de la exina.

La ornamentación de la membrana del sulco y la presencia de polenkit no ha sido observada en todas las muestras, por lo tanto, se cita solamente en aquellas que lo presentaron de forma muy evidente o más abundante.

Las descripciones se basan en los caracteres anteriores y se han ordenado alfabéticamente en cada familia. Si bien las especies de *Commelina* y *Tripogandra* presentan dos tipos de anteras, se ha descrito la morfología de los granos provenientes de anteras funcionales. Solamente en dos especies de esos taxones se analizaron granos provenientes de estaminodios, en parte debido a la ausencia de material (trofoanteras vacías) o disponibilidad mínima del mismo, y también al hecho de que, aún presentes, suelen ser granos que no han completado su desarrollo y permanecen en etapas iniciales de la microsporogénesis (Gamarro 1986).

Resultados

En *Commelinaceae* los granos son monoanasulcados, heteropolares, con simetría bilateral. La exina es tectada, variablemente equinada o microequinada, rugulada o microgranulada con ornamentación positiva y negativa.

En *Pontederiaceae* los granos son generalmente dianacatasulcados, heteropolares, con simetría bila-

teral. La exina es tectada, está bien desarrollada y ornamentada, pero con ornamentación poco conspicua. La ornamentación varía y generalmente es positiva, aunque, por primera vez en la familia, se ha observado ornamentación negativa en *P. rotundifolia*.

Los caracteres de la intina, como espesor comparado en relación con la exina y aspectos de su contorno, tales como contorno lisa irregularidades, no se observan con MEB, pero sí es posible apreciarlos en corte óptico con MO. En general se trata de una capa cuyo espesor es casi 2-4 veces menor que el de la exina.

En taxones de ambas familias es frecuente la presencia de polenkit o cemento polínico sobre la superficie de los granos; esta sustancia procede del tapete y tiene varias funciones, entre ellas evitar la desecación y permitir que los granos se mantengan unidos durante el trasladado.

Descripciones

La morfología del polen viable de Commelinaceae y Pontederiaceae se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1. Morfología del polen viable de Commelinaceae y Pontederiaceae.

	Taxones	Abertura	Tamaño promedio (µm)	Ornamentación	Membrana del sulco	polenkit
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i>	monoanasulcados	25 x 50	equinada y homogéneamente perforada	equinada	abundante
	<i>Tradescantia cerinthoides</i>	monoanasulcados	35 x 51	microgranulada	microgranulada	no se observó
	<i>T. fluminense</i>	monoanasulcados	23 x 40	microgranulada	equinada	escaso
	<i>T. pallida</i>	monoanasulcados	31,3x 48	rugulada, perforada	equinada	escaso
	<i>Tripogandra diuretica</i>	monoanasulcados	17 x 26	microequinada, con escasas perforaciones	equinada	presente
	<i>T. glandulosa</i>	monoanasulcados	19 x 28	microgranulada	equinada	no se observó
Pontederiaceae	<i>Pontederia azurea</i>	dianacatasulcados	21 x 43,5	rugulada, sin perforaciones	psilada	abundante
	<i>P. cordata</i>	dianacatasulcados	22 x 41	verrugada, con perforaciones	psilada	abundante
	<i>P. crassipes</i>	dianacatasulcados	27 x 85	microverrugas que forman aréolas, sin perforaciones	psilada	presente
	<i>P. rotundifolia</i>	dianacatasulcados	11 x 25	fosulada, con fósulas dispuestas irregularmente	granulada	abundante

Commelinaceae

Commelina diffusa var. *difussa* (Fig. 1 A-B). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropolares, con simetría bilateral, elipsoidales, medianos, de P: (22) 25 (32) x E: (36) 50 (61) µm, con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina bien desarrollada, tectada, equinada y perforada en forma homogénea, intina formando una capa más delgada, con la mitad del espesor de la exina. Membrana del sulco ornamentada, equinada, con procesos de mayor tamaño que los presentes en áreas no aberturales. Abundante polenkit sobre la superficie, uniendo a los granos.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: La Plata, alrededores de la ciudad, en zonas húmedas de Boca Cerrada, *Passarelli 180* (LEAVES). Ensenada, camino de entrada a la isla Santiago, *Passarelli 185* (LEAVES).

Tradescantia cerinthoides (Fig. 1 C). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropolares, con simetría

bilateral, elipsoidales, medianos a grandes, P: (28) 35 (39) x E: (41) 51 (62) µm, con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano hasta el ecuador. Exina, tectada, microgranulada, intina con espesor equivalente a un tercio del de la exina. Membrana del sulco ornamentada, con microgránulos semejantes a los de las zonas no aberturales. Polenkit no observado.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: La Plata, alrededores de la ciudad en baldíos, *Passarelli 199* (LEAVES). Berisso, en terrenos removidos cerca UTA (Universidad Tecnológica Argentina), *Passarelli & Roller 201* (LEAVES).

Tradescantia fluminensis (Fig. 1 D). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropolares, con simetría bilateral, elipsoidales, medianos, P:(19) 23 (31) x E: (29) 40 (47) µm, con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina tectada, microgranulada, intina aproximadamente un tercio más delgada que la exina. Membrana del sulco ornamentada, equinada, con procesos de mayor tamaño que

en las zonas no aberturales. Polenkit escaso en superficie. Rafidios sobre la superficie del grano de polen y sobre la antera.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: Ensenada, Punta Lara, *Cabrera 5413* (LP). Tigre, *Lanfranchi 582* (LP).

Tradescantia pallida (Fig. 1 E-F). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropares, con simetría bi-

lateral, elipsoidales, medianos P: (28) 31,3 (34) x E: (43) 48 (58) μm , con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina tectada, rugulada-perforada y, vista con MEB, endexina claramente lisa (Fig. 1 F), intina con espesor que es la mitad o un tercio del de la exina. Membrana del sulco ornamentada, equinada, con procesos de mayor tamaño que en las zonas no aberturales. Polenkit escaso en superficie.

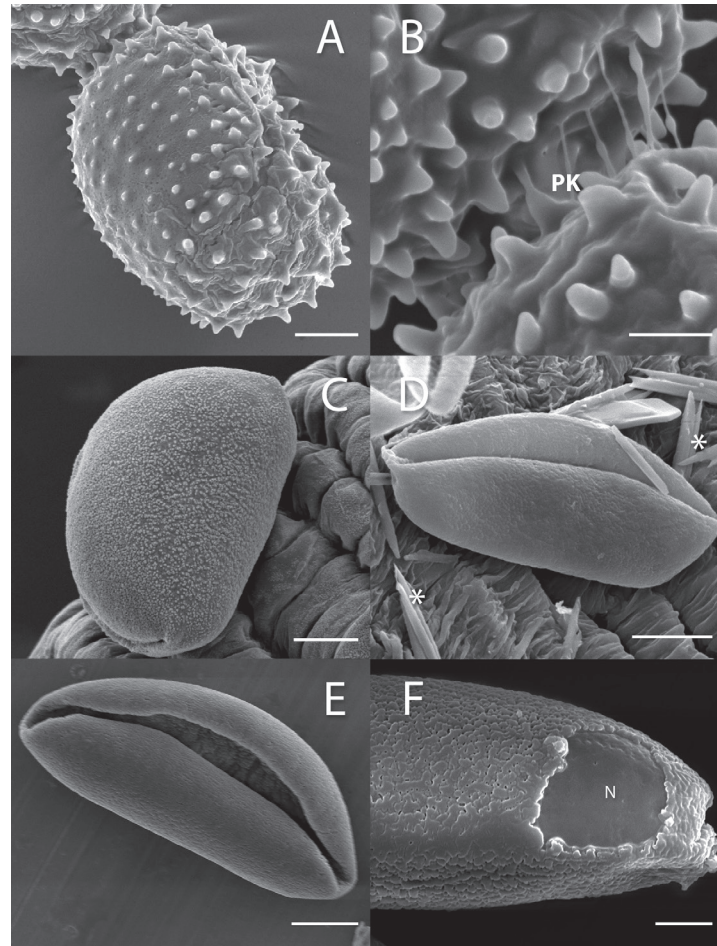


Fig. 1. Polen monoanasulcado en especies de *Commelina* y *Tradescantia*. A-B: *C. diffusa* var. *diffusa*. C: *T. cerinthoides*. D: *T. fluminensis*. E- F: *T. pallida*. Escalas: A-E: 10 μm , B-C-D-F: 5 μm . * rafidios; N: nexina.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: Ringuelet, cruce Arroyo El Gato y Parque Centenario, *Passarelli 270* (LEAVES). City Bell, terrenos bajos cerca de Arroyo Rodríguez, *Passarelli 276* (LEAVES).

Tripogandra diuretica (Fig. 2 A-B). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropares, con simetría bilateral, elipsoidales a cuadrangulares, pequeños, P: (15) 17 (21) x E: (25) 26 (32) μm , con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina tectada, microequinada, con escasas perforaciones, intina cuyo espesor es aproximadamente la mitad del de la exina. Membrana del sulco ornamentada, equinada, con procesos de mayor tamaño que en las zonas no aberturales. Polenkit presente en la superficie.

Granos de polen de estaminodios (Fig. 2 C). Mónadas, granos monoanasulcados, heteropares, con simetría bilateral, pequeños, P: (18) 22 (24) x E: (22)

28 (32) μm , con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina bien desarrollada, tectada, con doble ornamentación: negativa, con fósulas, y también positiva, con gemas homogéneamente distribuidas; intina delgada irregular. Membrana del sulco ornamentada con procesos similares a los de las zonas no aberturales. No se observó polenkit sobre la superficie de los granos.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, Isla Martín García, *Hurrell et al. 3565* (LP). Isla Martín García, *Hurrell et al. s.n.* (LP). Tigre, Delta, *Hurrell et al. 6844* (LP).

Tripogandra glandulosa (Fig. 2 D) -Mónadas, granos monoanasulcados, con simetría bilateral, elipsoidales, globosos, pequeños a medianos, P: (12) 19 (24) x E: (22) 28 (35) μm , con un sulco que se extiende a lo largo del eje mayor del grano. Exina tectada, microgranulada. Intina 2 veces más delgada que la

exina. Membrana del sulco ornamentada, equinada, con procesos de mayor tamaño que en las zonas no aberturales. No se observa polenkit sobre la superficie de los granos.

Granos de polen de estaminodios. Mónadas, granos inaberturados, apolares, con simetría bilateral, elipsoidales, pequeños, P: (18) 22 (25) x E: (22) 27,5

(35) μm . Exina poco desarrollada, tectada, psilada. Los granos parecen no haberse desarrollado por completo. No se observa polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, isla Martín García, *Hurrell* 937 (LP). Ensenada, cercanías Reserva Ecológica Punta Lara, *Passarelli & Rolleri* 301 (LEAVES).

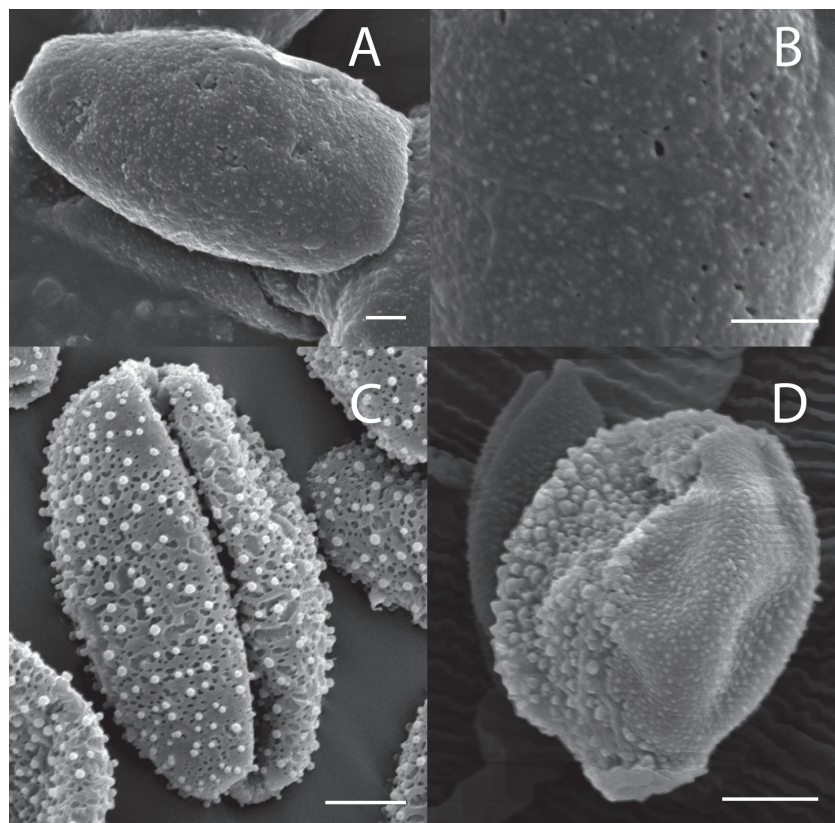


Fig. 2. Polen monoanasulcado en especies de *Tripogandra*. A-B: *T. diuretica*, granos viables de anteras fértiles. C: *T. diuretica*, granos no viables provenientes de estaminodios. D: *T. glandulosa*. Escalas: A-B: 2 μm , C- D: 5 μm .

Pontederiaceae

Pontederia azurea (Fig. 3 A-B). Mónadas, granos dianacatasulcados, heteropolares, con simetría bilateral, medianos, elipsoidales, P:(17) 21 (30) x E:(41) 43,5 (47) μm , con sulcos que se extienden a lo largo del eje mayor del grano. Exina bien desarrollada, tectada, rugulada, sin perforaciones sobre la superficie de la esporodermis; intina delgada, la mitad de espesor de la exina. Membrana del sulco psilada, formada sólo por intina. Abundante polenkit.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, isla Martín García, costa septentrional, cerca de Punta Lara, *Hurrell et*

al. 3512 (LP). Ensenada, Isla Santiago, *Passarelli & Rolleri* 196 (LEAVES).

Pontederia cordata (Fig. 3 C-D). Mónadas, granos dianacatasulcados, heteropolares, P: (18) 22 (26) x E: (30) 41 (50) μm , elipsoidales, con sulcos que se extienden a ambos lados del eje mayor del grano. Exina tectada, verrugada, con perforaciones; intina 3-4 veces más delgada que la exina. Membrana del sulco psilada, Polenkit muy abundante aglutinando los granos.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, Isla Solís, *Hurrell et al.* 5518 (SI). Ensenada, Isla Santiago, *Passarelli & Rolleri* 197 (LEAVES).

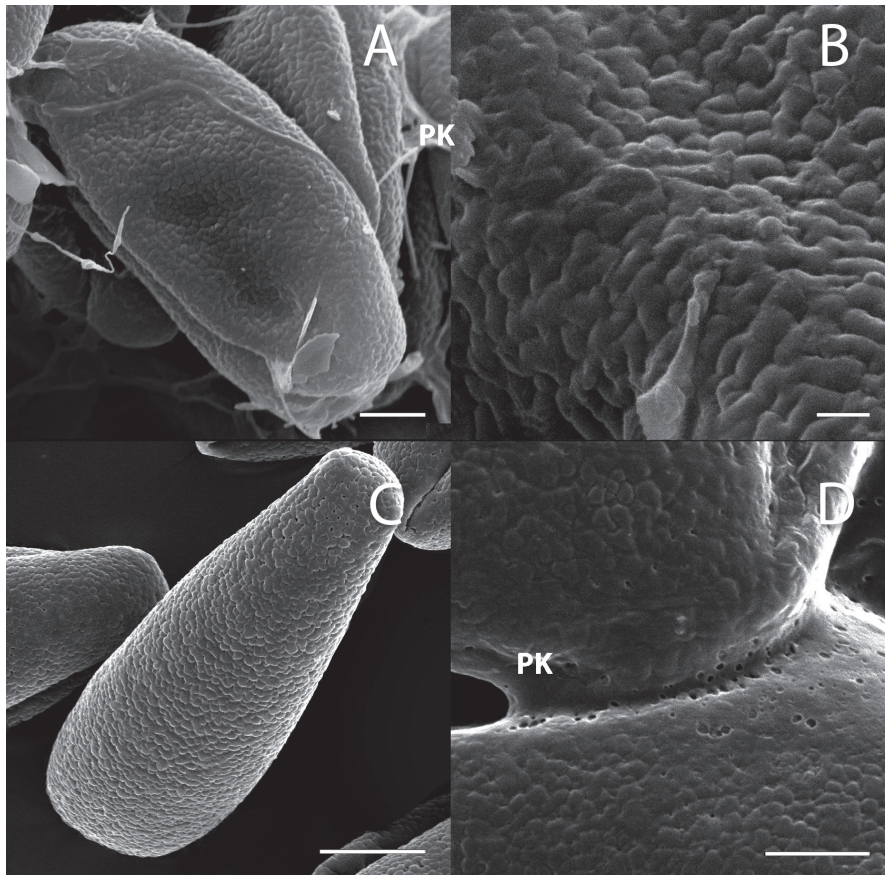


Fig. 3. Polen monoanastomado en especies de *Pontederia*. A-B: *P. azurea*. C-D: *P. cordata*. Escalas: A-D: 5 μ m, B: 1 μ m, C: 10 μ m. PK: polenkit.

Pontederia crassipes (Fig. 4 A-B)-Mónadas, granos dianacatasulcados, heteropolares, con simetría bilateral, naviculares, grandes, P: (23) 27 (31) x E:(71) 85 (93) μ m, elipsoidales, con sulcos se extienden a lo largo del eje mayor del grano. Exina bien desarrollada, intina de igual espesor que la exina. Esporodermis tectada, con microverrugas que se unen con frecuencia y forman aréolas, sin perforaciones sobre la superficie. Membrana del sulco psilada, formada sólo por intina. Polenkit presente.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, isla Martín García, costa occidental, *Hurrell et al.* 3510 (LP). Ensenada,

camino a Reserva ecológica de Punta Lara, *Passarelli & Rolleri* 190 (LEAVES).

Pontederia rotundifolia (Fig. 4 C-D). Mónadas, granos dianacatasulcados, heteropolares, con menos frecuencia, isopolares, con simetría bilateral, medianos, P: (9) 11 (14) x E: (21) 25 (28) μ m, elipsoidales, con sulcos que se extienden a lo largo del eje mayor del grano. Exina bien desarrollada; intina engrosada en la zona abertural, 2-4 veces más delgada que la exina. Esporodermis tectada, fosulada, con fósulas dispuestas irregularmente sobre la superficie. Endexina muy delgada en las zonas aberturales formando gránulos sobre la membrana. Polenkit muy abundante aglutinando los granos.



Fig. 4. Polen monoanulcado en especies de *Pontederia*. A-B: *P. crassipes* C-D: *P. rotundifolia*. Escalas: A: 5 μ m, B: 2 μ m, C: 10 μ m D: 2 μ m. PK: polenkit.

Observaciones: en todas las muestras hay un porcentaje 3- 4% de granos isopolares, en los que, según el grado de hidratación, los sulcos se localizan en posiciones equidistantes, y no se distinguen los polos.

Ejemplares de referencia seleccionados: Argentina: Buenos Aires: San Fernando, Isla Martín García, Puerto Viejo, *Hurrell et al.* 2837 (LP). Puerto Viejo, arenal occidental *Hurrell et al.* 2862 (LP).

Discusión y conclusiones

Se ha realizado una actualización de la morfología del polen de Commelinaceae y Pontederiaceae en especies presentes en los humedales rioplatenses; se analizaron seis taxones de Commelinaceae y cuatro de Pontederiaceae, en este último caso pertenecientes a tres de los cinco subgéneros de Pontederiaceae recientemente propuestos por Pellegrini (2017).

Las dos familias se caracterizan por una notable variación en caracteres vegetativos y florales, sobre los que existen opiniones diferentes de autores como Givnish et al. (1999) y Evans et al. (2000) y sobre la homología de estos rasgos, que serían homoplásicos y relacionados con la polinización. En relación con otros caracteres vegetativos y con la morfología floral, la sistemática generalmente ha tenido en cuenta sólo la simetría y expresiones del androceo. Debido a que las flores son efímeras, y no mantienen el color

ni la forma en el secado para la herborización (Hasseler, 2018), el estudio de los granos de polen aporta datos complementarios importantes para la determinación de los taxones.

Los granos de polen de ambas familias son heteropolares y tienen simetría bilateral. Son monosulcados y variablemente equinados o microequinados, a veces rugulados o con microgránulos, con ornamentación positiva o negativa en Commelinaceae, mientras que son disulcados en Pontederiaceae, con la esporodermis lisa o verrugosa (ornamentación positiva) o bien fosulada (negativa).

La mayoría de los granos presenta una membrana sobre los sulcos. En general en los granos aberturados, la intina tiene un espesor mayor que la exina en las zonas de las aberturas, y aún en esas áreas, puede estar ausente la exina o bien estar presente como una tenue capa resistente a la acetólisis y sólo constituida por nexina. Esta membrana de la abertura está presente en granos de ambas familias, pero de acuerdo con las observaciones efectuadas con MO se observan diferencias: tiene ornamentación granular en las especies de Commelinaceae (*C. difusa*, *Tradescantia pallida* y *Tripogandra glandulosa*) o bien es lisa, como en *Pontederia azurea* y *P. crassipes*, en las que puede estar formada por una capa delgada de intina.

Las Commelinaceae, consideradas como un grupo monofilético (Burns. *et al.* 2011) presentan gra-

nos monosulcados, el tipo morfológico ancestral de las Angiospermas (Doyle 2005, Furness & Rudall 2001). Los géneros estudiados aquí pertenecen a dos tribus: Commelineae, con el género *Commelina*, que presenta polen equinado (y con flores actinomorfas y zigomorfas) y Tradescantieae, con los géneros *Tradescantia* y *Tripogandra*, con una ornamentación no equinada (y con flores actinomorfas), caracteres que coinciden con lo expresado por Evans et al. (2000, 2003) y Faden & Hunt (1991) quienes agregan la presencia de pelos no moniliformes sobre el filamento en Commelineae y pelos moniliformes en Tradescantieae. Si bien la presencia o ausencia de espinas sobre el esporodermis ha sido uno de los rasgos que se mencionaron para distinguir las tribus, el carácter estenopalínico monosulcado heteropolar de esta familia ha dejado de lado ciertos rasgos que sí son diferenciales en los niveles genérico y específico. Los granos de Tradescantieae presentan ornamentación microgranulada y son pequeños en las dos especies observadas de *Tripogandra* y en *Tradescantia fluminensis*; en cambio *Tradescantia cerinthoides* posee microgránulos dispuestos en forma homogénea y *T. pallida* puede distinguirse por la ornamentación rugulada de la esporodermis y ambas especies por el tamaño grande del grano. En el caso del polen de anteras largas, no viable, se ha documentado el de *T. diuretica* debido a que tiene una ornamentación muy diferente de la observada en cualquier grano de polen de Angiospermas.

Aunque no existen datos bibliográficos previos, la presencia de membranas ornamentadas, observadas aquí en las especies de Commelinaceae, con procesos de ornamentación más desarrollados que los de las zonas no aberturales son destacables y por tratarse de un rasgo apreciable con MO, podría constituir también un elemento diagnóstico adicional. En las especies de Commelinaceae aquí estudiadas se ha observado que la ornamentación sobre la membrana del sulco es muy notoria, con procesos diferentes y de mayor tamaño que los presentes en zonas no aberturales, algo que se ilustra en la base de datos PalDat para granos de polen de *Commelina tuberosa* L., con una amplia membrana abertural con procesos sobresalientes y conspicuos. Los granos monosulcados columelados del tipo Commelinaceae se han observado en algunas Dicotiledóneas basales de la subclase Magnoliidae, aunque, según Cronquist (1981), se desconoce el significado de su ausencia en las Eudicotiledóneas.

Las Pontederiaceae son consideradas un grupo monofilético por varios autores (Dalgren & Rasmussen 1983, Duvall 1993, Soltis et al. 2000, Stevenson et al., 2000 y otros). Más recientemente un estudio morfológico y molecular estableció dos géneros, *Heteranthera* y *Pontederia*, en el que quedó incluido *Eichhornia* (Pellegrini et al. 2018). *Pontederia* presenta polen dianacatasulcado, un carácter de la familia poco frecuente en las Angiospermas y que comparte, entre las Commelinales, sólo con las Arecaceae. Este

tipo de aberturas es considerado por Simpson (1990) como una forma derivada del tipo monosulcado y una sinapomorfía por Pellegrini et al. (2018).

Como las Commelinaceae, las Pontederiaceae son estenopalínicas, y para Simpson (1987) la ornamentación baculada predomina en la familia a excepción de *Pontederia* con granos escábridos a psilados, rasgo que permitiría diferenciar a este género del resto. El tamaño y la ornamentación de los granos de polen de *Pontederiaceae* aquí estudiados varían en las especies: es rugulada, sin perforaciones en *P. azurea*, areolada con perforaciones y microverrugas en *P. crassipes* y verrugada, con perforaciones en *P. cordata*, tres especies incluidas en subgéneros diferentes por otros rasgos no polínicos. La ornamentación negativa, fosulada hallada en *P. rotundifolia*, no se conocía para otras especies de la familia. Las membranas de los sulcos son psiladas o con muy escasa ornamentación y falta la exina (nexina). Los estudios filogenéticos sugieren afinidades entre Pontederiaceae y Philydraceae cuyo polen comparte caracteres ornamentales y con Haemodoraceae, aunque en esta última familia el polen es monosulcado o 2-7- porado, y bicelular en la liberación, mientras que en Pontederiaceae es tricelular en la liberación (Graham & Barrett 1995, Graham et al. 1998). Si bien aún no se han estudiado otras especies neotropicales, a priori, los caracteres de los granos de polen vistos aquí coincidirían con los subgéneros de *Pontederia* propuestos por Pellegrini et al. (2018).

Finalmente, se destaca que los estudios de los granos de polen de estas monocotiledóneas commelinoideas son sugerentes en cuanto a que apoyan el valor diagnóstico específico de caracteres como tamaño, forma, estratificación y ornamentación de la esporodermis y aún otros, poco investigados, como los relacionados con la ornamentación de la membrana abertural. Se aportan datos en distintos niveles taxonómicos y resultan de importancia no sólo para el conocimiento y sistematización del grupo sino también para estudios aplicados.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado en el marco del Programa de Incentivos para Docentes Investigadores de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) 11/N 809 y 11/N 954. Se utilizó el servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Referencias bibliográficas

- Baran, E.J., González Baró A.C., Ciciarelli M.M. & Rolleri C.H. 2010. Characterization of biominerals in species of genus *Canna* (Cannaceae). *Revista de Biología Tropical* 58 (4): 1507-1515.

- Basilio A. & Romero E. 1996. Contenido polínico en las mieles de la región del Delta del Paraná. *Darwiniana* 34: 113-120.
- Burns Jean H., Faden R.B. & Steppan S. J. 2011. Phylogenetic studies in the Commelinaceae Subfamily Commelinoideae inferred from nuclear ribosomal and Chloroplast DNA Sequences. *Systematic Botany* 36 (2): 268-276.
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L. & Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. *Grana* 37(6): 321-336.
- Chase M.W., Stevenson D.W., Wilkin P. & Rudall P.J. 1995. *Monocot systematic: a combined analysis*. En: P.J. Rudall, P.J. Cribb & D.F. Cutler (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*: 685-730. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Chase M.W., Soltis D.E., Soltis P.S., Rudall P.J., Fay M.F., Hahn W.H., Sullivan S., Givnish J.T., Sytsma K.J. & Pires J.C. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. En: K.L. Wilson & D.A. Morrison (eds.) *Monocots systematics and evolution*: 3-16. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Nueva York: Columbia University Press.
- Dahlgren R., Clifford H. & Yeo, P. 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Doyle J.A. 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana* 44: 227-251.
- Duvall M.R., Clegg M.T., Chase M.W., Clark W.D., Kress W.J., Eguiarte L.E., Smith J.F., Gaut B.S., Zimmer E.A. & Learns Jr., G.H. 1993. Phylogenetic hypotheses for the Monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607-619.
- Erdtman G. & Vishnu-Mittre. 1958. On terminology in pollen and spore morphology, *Grana Palynologica* 1:3, 6-9.
- Erdtman G. 1966. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms (An introduction to palynology. I. Corrected reprint and new addendum)*. Hafner Publ. Co., New York.
- Evans M., Robert B., Faden R.B., Simpson M.G. & Sytsma K.J. 2000. Phylogenetic relationships in the Commelinaceae: I. A cladistic analysis of morphological data. *Systematic Botany* 25: 668-691.
- Evans T.M., Sytsma K.J., Faden R.B., Givnish T.J. 2003. Phylogenetic relationships in the Commelinaceae. II. A cladistic analysis of *rbcL* sequences and morphology *Systematic Botany* 28: 270-292.
- Faden R.B. & Hunt D.R. 1991. The classification of the Commelinaceae. *Taxon.* 40 (1):19-Faden, Robert B. 1998. Commelinaceae. En: Kubitzki, Klaus (ed.): *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer: 109-128.
- Fagúndez G. 2003. Diagnósis polínica de especies características de mieles de "Isla" de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s.* 5 (2): 351-361.
- Ferguson I.K. & Harden M.M. 1993. The significance of new and recent work on pollen morphology in the Palmae. *Kew Bulletin* 48: 205-243
- Furness C.A. & Rudall P.J. 1999. Microsporogenesis in monocotyledons. *Ann. Bot.* 84: 475-499.
- Furness C.A. & Rudall P.J. 2001. Pollen and anther characters in monocot systematics. *Grana* 40:1-2, 17-25.
- Gamero J.C. 1986. Dimorfismo y viabilidad del polen en *Tripogandra diuretica* (Commelinaceae). *Darwiniana* 27, No. 1/4: 143-152.
- Givnish T.J., Evans E.T., Pires J.C. & Sytsma, K.J. 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 360-385.
- Graham S.W., Barrett S.C.H. 1995. Phylogenetic systematics of Pontederiales: implications for breeding-system evolution. En: Rudall P.J., Cribb P.J., Cutler D.F. & Humphries C.J., ed. *Monocotyledons: Systematics and evolution*. (Royal Botanic Gardens edition). Kew: 415-441.
- Graham S.W., Kohn J.R., Morton B.R., Eckenwalder J.E. & Barrett S.C.H. 1998. Phylogenetic congruence and discordance among one morphological and three molecular data sets from Pontederiaceae. *Syst. Biol* (47): 545-567.
- Grayum M.H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. *Monographs in Systematic Botany from Missouri Botanical Garden* 43: 1- 167.
- Halbritter H. & Hesse M. 1993. Sulcus morphology in some monocot families. *Grana* 32: 87-99.
- Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M. & Frosch-Radivo A. 2018. *Illustrated Pollen Terminology*. Springer International Publishing.
- Hardy C.R. & Stevenson D.W. 2000. Floral organogenesis in some species of *Tradescantia* and *Callisia* (Commelinaceae). *Internat. J. Plant Sci.* 161: 551-562.
- Harley M.M. & Baker W.J. 2001. Pollen aperture morphology in Arecaceae: Application within phylogenetic analyses, and a summary of record of palm-like pollen the fossil. *Grana* 40: 45- 77.
- Hertweck K., Kinney M., Stuart S., Maurin O., Mathews S, Chase M.W., Gandolfo M. & Pires J.C. 2015. Phylogenetics, divergence times, and diversification from three genomics partitions in monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 375-393.
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. & Donoghue M.J. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*, 3rd ed. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates.
- Mangaly J. & Nayar J.1990. Palynology of South Indian Zingiberaceae. *Botanical Journal of Linnean Society.* 103-104: 351-366
- Manning, J. C. 1996. Diversity of endothelial patterns in the angiosperms. En: D'Arcy W.G. y Keating, R. C.,

- ed. *The Anther, Form, Function and Phylogeny*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 136-158.
- Passarelli L.M., Rolleri C.H., Ciciarelli M.M., Dedomenici A.C. & González G. 2014. Flora vascular de humedales permanentes y transitorios bonaerenses (Buenos Aires, Argentina). *Botanica Complutensis* 38:139-154.
- Passarelli L., Dedomenici A.C., Rolleri C. 2016. Polen de Zingiberales de humedales rioplatenses y selvas subtropicales del NE de la Argentina. *Botanica Complutensis* 40: 147-160.
- Pellegrini M. 2017. Morphological phylogeny of *Tradescantia* L. (Commelinaceae) sheds light on a new infrageneric classification for the genus and novelties on the systematics of subtribe Tradescantiinae. *PhytoKeys* 89: 11-72.
- Pellegrini M., Horn Ch. & Almeida R. 2018. Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. *PhytoKeys* 108: 25-83.
- Poole M.M. & Hunt D.R. 1980. Pollen morphology and the taxonomy of the Commelinaceae: An exploratory survey. American Commelinaceae: VIII. *Kew Bull* 34:639-660.
- Prychid C., Furness C. & Rudall P. 2003. Systematic significance of cells inclusions in Haemodoraceae and Allied Families: Silica Bodies and Tapetal Rafides. *Annals of Botany* 92: 571-580.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S. & LeThomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Paleob. Palynol.* 143: 1-81.
- Rowley J. 1959. The Fine Structure of the pollen wall in the Commelinaceae. *Grana* 2: 3-31.
- Rudall P.J. & Wheeler A. 1988. Pollen morphology in Tigridaeae (Iridaceae). *Kew Bulletin* 43(4): 693-701.
- Saarela J.M., Prentis P.J., Rai H.S. & Graham S.W. 2008. Phylogenetic relationships in the monocot order Commelinales, with a focus on Philydraceae. *Botany* 86: 719-731.
- Sáenz Laín, C. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.
- Salamma S., Ganga Kailas J., Chennakesavulu Naik M., Prasad Rao B. & Hari H. 2019. Pollen morphology of 15 species in Commelinaceae (Commelinids: Angiosperms) from Andhra Pradesh, India. *Indian J. Agric. Res.* 53(3): 291-296.
- Simpson M.G. 1987. Pollen ultrastructure of the Pontederiaceae. *Grana* 26: 113-1.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C. & Farris J.S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18S rDNA, rbcL and atpB sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.
- Stevenson D.W., Davis J.I., Freudenstein J.V., Hardy C.R., Simmons M.P. & Specht C.D. 2000. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. En: Wilson K.L. & Morrison D.A., ed. *Monocots: Systematics and evolution*. (CSIRO Publ. edition). Collingwood, Australia. pp. 17-24.
- Vogel S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: The pollination of flowers by insects, *Linnean Soc. Symp.* Series 6: 89-96
- Zavada M. 1983. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *Bot. Rev.* 49: 331-379.
- Zona S. 2001. Starchy pollen in Commelinoid Monocots. *Annals of Botany* 87: 109-116.

Páginas web:

PalDat: Palynological Data Base: on line publication on recent pollen: <http://pldat.org>