

## EL POLEN DE *HELICTERES* (STERCULIACEAE) Y SU COMPARACIÓN CON GÉNEROS VECINOS

por STELLA M. PIRE<sup>1</sup> Y CARMEN L. CRISTÓBAL<sup>2</sup>

### Summary

Pollen grains of 41 species representing all seven sections of *Helicteres* were studied with light and scanning electron microscopy and described. In order to establish palynological affinities *Neoregnellia cubensis*, *Kleinhovia hospita*, *Reevesia thyrsoides*, *Veeresia clarkii*, *Ungeria floribunda* and *Pterospermum acerifolium* were also examined. *Helicteres* is palynologically rather uniform with respect to the shape and size of the grains as well as the type and number of the apertures. The pollen grains are usually triporate, oblate or suboblate, amb triangular and medium sized. Nevertheless the exine surface shows great variability. Nine pollen types are recognized on the basis of the sculpture of the exine: *Type I*, tectate-perforate, baculate, in sect. *Helicteres*; *Type II*, tectate-perforate, psilate to weakly verrucate, in 4 species of sect. *Orthocarpaea*; *Type III*, tectate-perforate, with the equatorial zone verrucate and the poles psilate, in sect. *Stegogamos*; *Type IV*, microreticulate, verrucate, in sect. *Polyandria*; *Type V*, tectate, scabrate, verrucate, in sect. *Alicteres*; *Type VI*, tectate-perforate, verrucate, in 2 species of sect. *Orthocarpaea* and 4 species of sect. *Orthothecium*; *Type VII*, tectate-perforate-fossulate, verrucate, the verrucae large, irregular in outline, often anastomosed, in 3 species of sect. *Orthothecium*; *Type VIII*, tectate to tectate-perforate-fossulate, perforations and fossulae as well as micro-verrugae and micro-echinae densely concentrated at the poles, the equatorial zone psilate or scabrate, in 3 species of sect. *Orthothecium*; *Type IX*, tectate-perforate-fossulate, microechinate, the perforations and fossulae densely concentrated at the poles, the micro-echinae distributed throughout the surface but hardly differentiated on the poles, in 16 species of sect. *Sacacolha* and 5 species of sect. *Orthothecium*. The pollen types are ordered according to the complexity of the exine; with the types with uniform sculpture considered simpler and the types with polar and equatorial zones differentiated considered complex. Keys to identify the nine pollen types of *Helicteres* and the pollen types of related genera are presented. According to pollen morphology *Neoregnellia* is closely connected with *Helicteres*; this genus shares the same pollen type, IX, with sect. *Sacacolha* and some species of sect. *Orthothecium*. The pollens of *Kleinhovia* and *Helicteres* have many characters in common (shape, size, apertures), the only difference being the microreticulate surface of the former; they are rather close to each other. *Reevesia thyrsoides*, *Veeresia clarkii* and *Ungeria floribunda* stand apart from *Helicteres* in having 3-5 brevi-colp(or)ate and suprareticulate grains. The very distinctive pollen of *Pterospermum acerifolium* (large size, spheroidal, echinate) supports its segregation from the tribe *Helicteraceae*. In *Helicteres* the different patterns of exine sculpture have taxonomic and phylogenetic value. In the first place, they allow the recognition of the 4 monospecific sections (*Helicteres*, *Stegogamos*, *Alicteres* and *Polyandria*) and at the same time they reveal the coherence of the genus, since the other 3 sections which have many species (*Orthocarpaea*, *Orthothecium* and *Sacacolha*) are connected with each other not only by exomorphological characters but also by pollen characters. In the second

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, 3400 Corrientes, Rep. Argentina.

<sup>2</sup> Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET). C.C. 209, 3400 Corrientes, Rep. Argentina.

place, they provide bases for interpreting infra-generic relationships and the possible origin of the genus. Two possible evolutionary trends of exine sculpture, which are represented in two diagrams, are proposed. The first possibility starts with the Type VI; from this pollen type the evolutionary trend would have diverged in several directions. On one side, a line would lead toward increasing complexity of the exine that would end in Type VIII. This kind of pollen grain would have given rise to Type IX. On the other side, several divergent lines might have taken place; modifications in the exine sculpture would have led toward a progressive simplicity that would culminate in the absence of sculptural elements of Type II. From this kind of pollen grain Type I might have evolved. The second possibility starts from Type II; in this case the evolutionary trend of the exine would have gone in only one direction; the exine would have acquired more and more complexity, giving rise to pollen types connected with each other by transitional forms.

**Key words:** pollen, taxonomy, *Helicteres*, *Helicteraceae*

**Palabras clave:** polen, taxonomía, *Helicteres*, *Helicteraceae*

### Introducción y antecedentes

*Helicteres* L. es un género de *Sterculiaceae* que no ha sido muy estudiado desde el punto de vista palinológico y los únicos antecedentes que existen sobre la morfología polínica incluyen descripciones basadas sólo en observaciones con microscopio óptico.

Uno de los primeros en referirse al polen de *Helicteres* fue Winkler (1906: 255), quien describe los granos de *H. isora* como esféricos y levemente reticulados. Rao (1950) estudia el polen de las *Sterculiaceae* y menciona que en *Helicteres* los granos son oblatos y triangulares, con la exina finamente granulada y la intina engrosada alrededor de las aperturas. Erdtman (1966: 417, Fig. 239-D) describe, junto con el de otras *Helicteraceae*, los granos de *H. angustifolia* como 3 (-5)-colpor(oid)ados, brevicolpados y angulaperturados, oblatos; incluye el dibujo de una vista polar y un palinograma pero no hace mención al tipo de ornamentación. Posteriormente Salgado-Labouriau (1973) interpreta la figura de Erdtman como pilas muy esparcidas. A la misma conclusión llegan Melhem *et al.* (1976) al analizar el polen de 5 especies: *H. brevispira*, *H. macropetala* [*H. brevispira*], *H. mollis*, *H. ovata* y *H. sacarolha* y describen los granos como pilados, 3-porados, poros circulares, oblatos y de ámbito triangular; exina más gruesa alrededor de los poros, siendo la nexina más delgada que la sexina. Huang (1967, 1972) describe los granos de *H. angustifolia*; sus descripciones coinciden básicamente con las ante-

rioros, pero interpreta que la sexina es granulada. Chaudhuri (1969) en su contribución a la morfología polínica de las *Sterculiaceae*, incluye las especies *H. hirsuta* y *H. javensis* y considera que los granos son 3-colporados, brevicolpados y tectado-gemados.

Respecto a los otros géneros tratados en la literatura clásica dentro de la tribu *Helicteraceae*: *Kleinhovia* L., *Neoregnellia* Urb., *Pterospermum* Schreb., *Reevesia* Lindl., *Veeresia* Monach. *et* Moldenke y *Ungeria* Schott *et* Endl., la bibliografía sobre la morfología polínica es igualmente escasa y las descripciones están basadas en observaciones con microscopio óptico.

Zebe (1915) describe los granos de *Pterospermum* como esféricos, de tamaño grande, 50-80  $\mu\text{m}$ , y provistos de grandes agujijones obtusos y los de *Kleinhovia*, *Helicteres*, *Reevesia* y *Ungeria*, como granos pequeños, de 20 a 29  $\mu\text{m}$ ; agrega además que los de *Reevesia* son tetraédricos, con los ángulos brevemente alargados en forma de cilindro hueco y con escultura finamente reticulada.

Rao (1950) menciona que *Pterospermum*, con granos esféricos y espinescentes, sería más afín a las *Dombeyae* y que *Kleinhovia*, al igual que *Helicteres*, presenta granos triangulares y oblatos, pero se diferencia en que la exina es marcadamente granulada y la intina uniformemente delgada.

Erdtman (1966) describe los granos de *Kleinhovia hospita* y *Neoregnellia cubensis* como 3-brevicolpor(oid)ados, angulaperturados, oblatos a peroblatos, con elementos negativos (OL-

pattern) en el primero y elementos positivos (LO-pattern) en el segundo, y los de *Reevesia pubescens* como 4-5-brevicolporados, no angulaperturados, suboblados y reticulados. Huang (1967, 1972) junto con *H. angustifolia*, describe los granos de *Kleinhovia hospita*, *Reevesia formosana* y *Pterospermum acerifolium*; señala que en las dos primeras especies la sexina es reticulada mientras que en *Pterospermum* es equinada-granulada y además los granos son de tamaño grande (55-77  $\mu\text{m}$ ); al referirse a las aperturas el autor considera los granos como 3-porados en las tres especies. Chaudhuri (1969) analiza el polen de *Kleinhovia hospita* y *Reevesia pubescens*, cuyos granos difieren entre sí principalmente en las aperturas y en la ornamentación de la exina: 3-zonoporados y con superficie granular en la primera y 4-5-colporados y reticulados en la segunda.

Petrov & Drazheva-Stamatova (1972) analizaron la morfología del polen de tres especies de *Reevesia* (*R. pubescens* Mart., *R. thyrsoides* Lindl. y *R. longipetiolata* Merr. et Chun) con el fin de aportar el mayor número de caracteres cualitativos y cuantitativos que permitan la identificación de los granos de este género en sedimentos del Terciario; realizan una descripción detallada del polen de cada especie que básicamente coincide con la de Erdtman (*op. cit.*) y agregan que los granos pueden ser angulaperturados y que el retículo es heterobrocado y curvimurado.

En el presente estudio, al analizar la pared de los granos con microscopio electrónico de barrido, se aportan detalles de la escultura que amplían y, en el caso de *Helicteres*, modifican las descripciones anteriores.

### Materiales y métodos

Se analiza el polen de 41 especies de *Helicteres* y con fines comparativos, el de los géneros monoespecíficos afines *Neoregnellia*, *Kleinhovia* y *Ungeria* y una especie de *Reevesia*, de *Veeresia* y de *Pterospermum*. De la mayoría de las especies de *Helicteres*, se analizaron dos ejemplares de distintas localidades.

El material polínico fue acetolizado de acuerdo a Erdtman (1966) y montado en gelatina glicerínada. Los preparados palinológicos se encuentran incluidos en la Palinoteca de la

Universidad Nacional del Nordeste (PAL-CTES). Para la observación con microscopio electrónico de barrido (MEB), se utilizaron granos acetolizados, que fueron deshidratados a través de una serie de alcoholes (60°-70°-100°), montados en una platina metálica y bañados con oro.

Las observaciones y descripciones se realizaron utilizando microscopio óptico (MO) Leitz Diaplan. De cada ejemplar se midieron, en un mínimo de 25 granos, la longitud del eje polar (P) y el diámetro ecuatorial (E) y, en un menor número de granos (10), diámetro del ectoporo y endoporo y espesor de la exina en apoporios, mesoporios y zona apertural. El análisis de la escultura de la exina se realizó sobre la base de fotomicrografías tomadas con el microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol JSM-580 0LV.

La terminología utilizada es básicamente la propuesta por Erdtman (1966) y Punt *et al.* (1994).

### Material estudiado de *Helicteres*:

*H. Andersonii* Cristóbal: BRASIL. Goiás: Agua Fria, *Hatschbach et al.* 60225 (CTES), PAL-CTES 5531; ídem, *Hatschbach et al.* 60122 (CTES) PAL-CTES 5664.

*H. angustifolia* L.: MICRONESIA. Yap, Caroline Islands, *Wong* 537 (A), PAL-CTES 5564. VIET NAM. Hue and vicinity, *Squires* 147 (A), PAL-CTES 5577.

*H. aspera* A.St.-Hil. & Naudin: BRASIL. Tocantins: 8 km N de Campos Belos, *Cristóbal et al.* 690 (CTES), PAL-CTES 5534.

*H. baruensis* Jacq.: BRASIL. Bahia: 44 km E de Ibotirama, *Krapovickas et al.* 38827 (CTES), PAL-CTES 5518; Pernambuco: Floresta, *Andrade Lima s/n* (CTES), PAL-CTES 5839. VENEZUELA. Zulia: entre Maracaibo y Urdaneta, *Bunting et al.* 11742 (CTES), PAL-CTES 5705.

*H. biflexa* Cristóbal: BRASIL. Bahia: Caetitê, *Arbo et al.* 5648 (CTES), PAL-CTES 5667.

*H. brevispira* A.St.-Hil.: BOLIVIA. Beni, Vaca Diez, *de Michel et al.* 1272 (CTES), PAL-CTES 5699. BRASIL. Minas Gerais: Joaquim Felício, *Rossi SPF* 23075 (CTES), PAL-CTES 5524; Tocantins: 7 km S de Dianópolis, *Krapovickas et al.* 37864 (CTES), PAL-CTES 5840. COLOMBIA. Cundinamarca: entre Nilo y la Porquera, *Murillo et al.* 377 (COL), PAL-CTES 5678. PARAGUAY. Amambay: 50 km SE de Bella Vista, *Schinini et al.* 20594 (CTES), PAL-CTES 5841.

*H. carthaginensis* Jacq.: COLOMBIA. Bolívar: W de Cartagena, *Gentry et al.* 47640 (CTES), PAL-CTES 5538.

*H. Cidii* Cristóbal: BRASIL. Mato Grosso: São Feliz do Araguaia, *Cid-Ferreira et al.* 6484 (CTES), PAL-CTES 5666; Santa Terezinha, *Cid-Ferreira et al.* 6383 (CTES), PAL-CTES 5697.

*H. corylifolia* Nees & Mart.: BRASIL. Goiás: 1 km E de Nazario, *Krapovickas et al.* 42916 (CTES), PAL-CTES 5529.

*H. denticulenta* Cristóbal: BRASIL. Goiás: 84 km NE de Formosa, *Arbo et al.* 3498 (CTES), PAL-CTES 5704; Mato Grosso: 40 km S de BR-070, camino a Poconé, *Krapovickas et al.* 43063 (CTES), PAL-CTES 5526.

*H. Eichleri* K. Schum.: BRASIL. Bahia: Itaberaba, *Krapovickas et al.* 38814 (CTES), PAL-CTES 5521; Pernambuco: Pombos, *Krapovickas et al.* 38015 (CTES), PAL-CTES 5694 - 5722; 6 km S de Arco Verde, *Krapovickas et al.* 38076 (CTES), PAL-CTES 5721.

*H. Eitenii* Leane: BRASIL. Maranhão: Carolina, *Krapovickas et al.* 37849 (CTES), PAL-CTES 5696-5726; Tocantins: Mun. Tocantinópolis, *Krapovickas et al.* 37840 (CTES), PAL-CTES 5590; ídem, *Krapovickas et al.* 37847 (CTES), PAL-CTES 5725.

*H. elongata* Wall. ex Mast.: BURMA. Maymyo Plateau, 28.VI.1913, *Lace* 4116 (A), PAL-CTES 5684. CHINA. Szemas, *Henry* 12218 (NY), PAL-CTES 5679.

*H. Gardneriana* A.St.-Hil. & Naudin: BRASIL. Mato Grosso: 15 km de Poconé, *Krapovickas et al.* 43088 (CTES), PAL-CTES 5527. PARAGUAY. San Pedro: Jejuí-Guazú, *Krapovickas et al.* 34270 (CTES), PAL-CTES 5700.

*H. guazumifolia* H.B.K.: BOLIVIA. Santa Cruz: Parque Nac. Kempff Mercado, *Rodríguez et al.* 691 (CTES), PAL-CTES 5680. CUBA. Pinar del Río: Loma Cayo Malo, *Bisse et al. s/n* (HAJB 38578), PAL-CTES 5688. MÉXICO. Tabasco: 18 mi E de Villa Hermosa, *Stewart et al.* 84-8 (CTES), PAL-CTES 5585. VENEZUELA. Bolívar: Cedeño, *Rutkis* 349 (CTES), PAL-CTES 5586; Cojedes: 12 km S de Santa Lucía, *Ramua et al.* 3518 (CTES), PAL-CTES 5787.

*H. heptandra* L.B.Sm.: BRASIL. Bahia: Mun. Rch. das Neves, *Krapovickas et al.* 38714 (CTES), PAL-CTES 5696; Ceará: Mun. Umirim, *Valls et al.* 11005 (CTES), PAL-CTES 5519.

*H. hirsuta* Lour.: CHINA. Hainan, 12.III.1934, *Liang* 65444 (NY), PAL-CTES 5562; ídem, 15.X.1934, *Liang* 66284 (NY), PAL-CTES 5561. FILIPINAS. Culion Is., XII.1927, *Ramos et al.* 49931 (NY), PAL-CTES 5598.

*H. isora* L.: CHINA. Hainan, *McClure* 20137 (NY), PAL-CTES 5535. INDONESIA. Java, *Buwanda* 7430 (A), PAL-CTES 5578.

*H. jamaicensis* Jacq.: ANTILLAS NEERLANDESAS. Inagua: Great Inagua, *Dunbar* 259 (GH), PAL-CTES 5686. REPÚBLICA DOMINICANA. La Vega, *Jiménez* 6199 (CTES), PAL-CTES 5594.

*H. javensis* Blume: INDONESIA. Java, *Blume s/n* (IAN), PAL-CTES 5683; ídem, *Cult. Hort. Bogor.*, 1903 (GH), PAL-CTES 5565.

*H. Krapovickasii* Cristóbal: BRASIL. Bahia: Formosa, *Mendonça et al.* 1360 (CTES), PAL-CTES 5701; Tocantins: 20 km E de Dianópolis, *Krapovickas et al.* 37866 (CTES), PAL-CTES 5540.

*H. laciniosa* Cristóbal: BRASIL. Bahia: Mun. Jandaíra, *Queiroz* 4672 (CTES), PAL-CTES 5541; ídem, *Hatschbach et al.* 63152 (CTES), PAL-CTES 5703.

*H. lanata* (Teyism. & Binn.) Kurz: TAILANĐIA. Petchaboury, VI.1868, *Pierre* 3747 (A), PAL-CTES 5677.

*H. lenta* Mart.: BRASIL. Pará: Parque Indígena do Tumucumaque, *Cavalcante* 2589 (CTES), PAL-CTES 5589.

*H. Lhotzkyana* (Schott & Endl.) K. Schum. var. *Lhotzkyana*: BRASIL. Mato Grosso: Mun. Cáceres, *Krapovickas et al.* 40201 (CTES), PAL-CTES 5723. PARAGUAY. Amambay: Cerro Corá, *Schinuni et al.* 20321 (CTES), PAL-CTES 5532.

*H. Lhotzkyana* (Schott & Endl.) K. Schum. var. *pubinervis* Kuntze: ARGENTINA. Salta: Depto. San Martín, *Charpin et al.* 22954 (CTES), PAL-CTES 5682; ídem, *Krapovickas et al.* 46332 (CTES), PAL-CTES 5724.

*H. longepedunculata* K. Schum.: BRASIL. Minas Gerais: Mun. Porteirinha, *Taylor et al.* 1498 (CTES), PAL-CTES 5592.

*H. macropetala* A. St.-Hil.: BRASIL. Bahia: 8 km de Mirangaba, *Arouck Ferreira* 65 (CTES), PAL-CTES 5698; Pernambuco: Mun. Arco Verde, *Krapovickas et al.* 38056 (CTES), PAL-CTES 5530.

*H. muscosa* Mart.: BRASIL. Ceará: Missão Velha, *Valls et al.* 10925 (CTES), PAL-CTES 5692; Pará: Serra do Cachimbo, *Kirkbride* 2789 (MO), PAL-CTES 5665; Piauí: 15 km S de Jaicos, *Krapovickas et al.* 38784 (CTES), PAL-CTES 5520.

*H. ovata* Lam.: BRASIL. Minas Gerais: 18 km N de Ouro Preto, *Krapovickas et al.* 33470 (CTES), PAL-CTES 5533 - 5838; Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Restinga do Grumari, *Sucre* 3361 (RB), PAL-CTES 5691.

*H. pentandra* L.: BRASIL. Rondônia: Mun. Ariquemes, *Frame et al.* 116 (CTES), PAL-CTES 5539. GUAYANA FRANCESA. Cachoeira Camarauá, *Irwin et al.* 48543 (CTES), PAL-CTES 5695.

*H. Pilgeri* R.E.Fr.: BRASIL. Mato Grosso: 130 km N de Barra do Garças, *Krapovickas et al.* 42962 (CTES), PAL-CTES 5528.

*H. Pintonis* Cristóbal: BRASIL. Bahia: 55 km de Vitória da Conquista, *Brazão* 234 (HRB), PAL-CTES 5681.

*H. Rekoj* Standl.: MÉXICO. Guerrero: Mun. La Unión, *Koch et al.* 83121 (CTES), PAL-CTES 5537.

*H. rufipila* Cristóbal: BRASIL. Bahia: Mun. Abaíra, *Ganev* 1317 (CTES), PAL-CTES 5593.

*H. sacarolha* A.St.-Hil., A. Juss. & Cambess.: BRASIL. Goiás: Caldas Novas, *Menezes*, *SPF* 22582 (CTES), PAL-CTES 5523.

*H. semitriloba* Bertero ex DC.: CUBA. Honguín: Sagua de Tánamo, *Bisse et al. s/n* (HAJB 43004), PAL-CTES 5689. REPÚBLICA DOMINICANA. Valverde: N de Guayacanes, *Cicero et al. 6378-B* (CTES), PAL-CTES 5584.

*H. trapezifolia* A. Rich.: CUBA. Honguín: North slope of Sierra Nipe, *Morton et al. 2985* (US), PAL-CTES 5595; Pinar del Río: Cajálbana, *Alain et al. 1382* (NY), PAL-CTES 5690.

*H. Vegae* Cristóbal: MÉXICO. Sinaloa: Mun. Mocorito, *Vega et al. 2074* (CTES), PAL-CTES 5536.

*H. velutina* K. Schum.: BRASIL. Bahia: Mun. Caetitê, *Carvalho et al. 1768* (CTES), PAL-CTES 5702; Minas Gerais: Vale do rio Itacambiruçu, *Semur et al., SPF* 42924 (CTES), PAL-CTES 5525.

*H. viscida* Blume: CHINA. Hainan, Dung Ka to Wen Fa Shi, 1932-33, *Chun et al. 44283* (NY), PAL-CTES 5563. VIET NAM. Annam, Vinh. XI.1920, *Poilane* 2430 (A), PAL-CTES 5685.

*H. vuarame* Mart. *emend.* Cristóbal: BRASIL. Bahia: Monte Santo, *Queiroz* 4587 (CTES), PAL-CTES 5566; Pernambuco: Rusinha, *Krapovickas et al. 38006* (CTES), PAL-CTES 5522.

### Descripción de los granos de polen de *Helicteres*

#### Caracteres generales:

Granos 3-zonoporados, con menor frecuencia 4-zonoporados. Estos últimos generalmente se presentan en porcentajes bajos (2-5%), excepto en *H. baruensis* (Bunting 11742) y *H. hirsuta* (Liang 65444) donde alcanzan un 17 y 30%, respectivamente. Isopolares y radiosimétricos, a veces algo asimétricos, por la disposición no equidistante de los poros. En *H. Lhotzkyana* var. *Lhotzkyana* (Schinini 20321), además de los granos normales (3-4 porados) se observaron granos anormales, asimétricos y con número reducido de aperturas (2 porados, con ámbito elíptico, 6%, o con ámbito triangular, 9%, y 3 porados con ámbito cuadrangular, 23%).

En general, son oblatos o suboblatos, rara vez oblato-esferoidales o peroblatos, con contorno elíptico. Ámbito triangular o cuadrangular,

angular, angulaperturado; mesoporios rectos, levemente convexos o levemente cóncavos.

En cuanto al tamaño son de pequeños a medianos, los valores medios del eje polar (P) y diámetro ecuatorial (E) oscilan entre 14,2-27,5  $\mu\text{m}$  y 22,7-37,5  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Los granos de menor tamaño se encuentran en *H. Gardneriana* y *H. rufipila* y los más grandes en *H. carthagenensis* (Tabla 1).

Poros circulares o levemente alargados en sentido meridional, endoporo de mayor diámetro que el ectoporo; rodeando al poro puede diferenciarse una zona anular (anillo) generalmente psilada.

Exina de 0,7-1,7  $\mu\text{m}$  de espesor en apoporios y mesoporios, engrosada alrededor de las aperturas (1,4-5  $\mu\text{m}$ ). Sexina igual o más gruesa que la nexina, tectada-columelada; las columelas son especialmente visibles en las cercanías de los poros, la altura de las mismas disminuye notablemente en los mesoporios; con elementos suprategales de tamaño y distribución variables. Nexina igual o más delgada que la sexina, con frecuencia poco diferenciada y generalmente muy irregular.

El microscopio electrónico de barrido reveló que la sexina es, en la mayoría de las especies, tectado-perforada, con perforaciones diminutas, del orden de 0,10  $\mu\text{m}$  de diámetro o con fósulas, que pueden llegar a alcanzar más de 1  $\mu\text{m}$  de largo; con frecuencia se anastomosan entre sí, a tal grado que dejan fragmentos aislados de exina (micro-rúgulas). En *H. Rekoii*, es microrreticulada y en *H. carthagenensis*, tectada con escasas perforaciones. En la zona que rodea a los poros es pertectada (psilada o microfoveolada).

Se pueden reconocer 3 tipos de elementos esculturales suprategales: báculos, microespinas y verrugas. Estos últimos pueden ser desde bien definidos hasta muy atenuados, gradación que culmina en una superficie totalmente lisa.

La ornamentación puede ser más o menos uniforme en toda la superficie del grano o bien presentar una clara diferenciación entre las áreas polares y la zona ecuatorial. En el primer caso, el anillo o zona anular que rodea al poro es bien definido y carece de ornamentación, mientras que, en el segundo caso no está diferenciado,

TABLA 1: Tipos polínicos y dimensiones, en micrómetros, del eje polar (P), diámetro ecuatorial (E); espesor de la exina en apoporios (Ap) y mesoporios (Msp) y alrededor de las aperturas (Apt) y diámetro de endoporos y exoporos, de las especies estudiadas de *Helicteres*.

Secciones y Especies	Tipos polínicos	P media (rango)	E media (rango)	P/E media (rango)	Espesor de la exina		Diámetro de Poros	
					Ap/Msp	Apt	Exoporo	Endoporo.
Secc. HELICTERES								
<i>H. isora</i>	TIPO I	18,2 (15,0 - 21,0)	23,2 (18,5 - 28,7)	0,77 (0,70 - 0,85)	1,0 - 1,4	2,0 - 3,5	1,4 - 2,0	2,8 - 4,0
Secc. ORTHOCARPAEA DC.								
<i>H. angustifolia</i>	TIPO II	21,0 (16,8 - 22,8)	26,0 (22,4 - 28,7)	0,78 (0,72 - 0,85)	1,0	2,8	3,5 - 4,0	4,5 - 6,0
<i>H. elongata</i>	TIPO II	23,0 (20,3 - 25,5)	30,3 (24,5 - 33,0)	0,76 (0,63 - 0,85)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,5	5,0 - 7,0	6,0 - 7,8
<i>H. lanata</i>	TIPO II	20,0 (19,0 - 21,0)	25,8 (24,5 - 27,5)	0,77 (0,71 - 0,83)	1,0	2,3 - 2,8	2,0	3,5
<i>H. javensis</i>	TIPO II	19,4 (18,2 - 21,7)	23,4 (21,2 - 25,2)	0,82 (0,73 - 0,86)	1,0	2,0 - 3,0	5,0 - 6,0	7,0 - 8,0
<i>H. hirsuta</i>	TIPO VI	20,2 (16,8 - 26,6)	27,7 (24,5 - 35,0)	0,72 (0,65 - 0,81)	1,0-1,3	2,4 - 3,5	2,0 - 2,5	3,5 - 5,0
<i>H. viscida</i>	TIPO VI	18,4 (17,5 - 19,6)	25,6 (22,4 - 28,0)	0,71 (0,67 - 0,78)	1,0 - 1,4	2,8 - 4,2	2,0 - 3,3	3,0 - 4,5
Secc. STEGOGAMOS Cristóbal								
<i>H. Vegae</i>	TIPO III	21,4 (19,6 - 22,4)	29,0 (26,0 - 33,0)	0,74 (0,65 - 0,82)	1,0 - 1,5	1,4 - 2,9	3,0 - 5,0	5,0 - 7,0
Secc. POLYANDRIA Cristóbal								
<i>H. Rekoii</i>	TIPO IV	21,5 (19,0 - 24,5)	30,6 (26,0 - 33,0)	0,70 (0,65 - 0,74)	1,0	2,0 - 2,4	3,0 - 3,5	4,0
Secc. ALICTERES (Schott et Endl.) Cristóbal								
<i>H. carthagenensis</i>	TIPO V	27,5 (21,7 - 34,3)	37,5 (30,0 - 44,5)	0,73 (0,64 - 0,80)	1,4 - 1,7	3,0 - 4,9	3,5	5,0
Secc. ORTHOTHECIUM (C. Presl) Cristóbal								
<i>H. jamaicensis</i>	TIPO VI	28,3 (26,0 - 31,5)	35,6 (34,0 - 38,5)	0,79 (0,76 - 0,81)	1,0 - 2,0	2,5 - 3,0	3,5	7,0
<i>H. laciniosa</i>	TIPO VI	24,2 (21,0 - 27,3)	31,0 (28,0 - 33,6)	0,77 (0,68 - 0,85)	1,0 - 1,4	2,8 - 3,5	2,8 - 5,0	5,6 - 8,0
<i>H. semitriloba</i>	TIPO VI	19,3 (16,0 - 21,0)	27,0 (25,2 - 29,4)	0,71 (0,60 - 0,77)	0,7 - 1,4	2,0 - 2,8	2,8 - 3,5	4,0 - 5,0
<i>H. trapezifolia</i>	TIPO VI	19,9 (18,0 - 21,0)	27,2 (24,5 - 30,0)	0,73 (0,64 - 0,85)	1,0	2,5	1,5 - 2,5	2,0 - 3,5
<i>H. baruensis</i>	TIPO VII	20,6 (16,0 - 25,2)	28,6 (24,5 - 35,0)	0,70 (0,62 - 0,80)	1,0 - 1,5	2,0 - 3,0	2,8 - 3,5	4,2 - 5,0
<i>H. Lhotzkyana</i> var. <i>Lhotzkyana</i>	TIPO VII	18,8 (17,5 - 22,0)	26,0 (22,5 - 29,4)	0,72 (0,65 - 0,83)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,4	1,6 - 2,0	5,0
<i>H. Lhotzkyana</i> var. <i>pubinervis</i>	TIPO VII	18,0 (16,5 - 20,0)	25,0 (20,0 - 28,5)	0,73 (0,70 - 0,77)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,5	3,0	5,0
<i>H. vuarame</i>	TIPO VII	24,7 (21,0 - 26,6)	32,5 (26,6 - 37,8)	0,76 (0,71 - 0,90)	1,0 - 1,7	1,6 - 3,0	2,5 - 2,8	3,5
<i>H. brevispira</i>	TIPO VIII	16,2 (12,6 - 18,6)	24,0 (21,0 - 27,3)	0,65 (0,58 - 0,80)	1,0 - 2,0	1,2 - 2,6	1,5 - 2,0	3,5 - 4,0

TABLA 1(cont.): Tipos polínicos y dimensiones, en micrómetros, del eje polar (P), diámetro ecuatorial (E); espesor de la exina en apoporios (Ap) y mesoporios (Msp) y alrededor de las aperturas (Apt) y diámetro de endoporos y exoporos, de las especies estudiadas de *Helicteres*.

<i>H. macropetala</i>	TIPO VIII	16,2 (14,7 - 18,0)	26,6 (23,8 - 30,0)	0,61 (0,53 - 0,71)	1,0 - 1,4	1,5 - 2,1	1,5 - 2,0	2,5 - 4,2
<i>H. rufipila</i>	TIPO VIII	14,2 (13,0 - 17,0)	27,5 (24,5 - 30,0)	0,51 (0,48 - 0,64)	1,0	2,2	1,5	3,0
<i>H. Andersonii</i>	TIPO IX	19,5 (17,5 - 24,5)	24,2 (21,0 - 28,0)	0,80 (0,71 - 0,91)	1,0 - 1,4	2,8 - 3,5	1,5 - 2,0	2,0 - 4,0
<i>H. biflexa</i>	TIPO IX	20,8 (19,0 - 22,4)	26,6 (24,5 - 28,0)	0,78 (0,71 - 0,83)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,4	2,8	3,5
<i>H. longepedunculata</i>	TIPO IX	16,5 (15,5 - 18,2)	23,2 (21,5 - 24,5)	0,71 (0,65 - 0,79)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,4	1,5 - 2,0	2,0 - 4,0
<i>H. ovata</i>	TIPO IX	22,5 (20,3 - 25,2)	31,0 (28,7 - 36,5)	0,72 (0,63 - 0,84)	1,0 - 2,0	2,2 - 4,4	2,0 - 2,8	2,8 - 4,5
<i>H. velutina</i>	TIPO IX	16,7 (14,5 - 25,2)	24,0 (21,0 - 25,2)	0,69 (0,61 - 0,82)	1,0 - 1,4	2,4 - 2,8	2,0 - 2,8	4,2 - 5,0
Secc. SACAROLHA K Schum.								
<i>H. aspera</i>	TIPO IX	22,3 (18,9 - 24,5)	28,5 (26,6 - 30,8)	0,78 (0,71 - 0,84)	1,2	2,0 - 2,4	2,8 - 3,5	5,0 - 6,3
<i>H. Cidii</i>	TIPO IX	21,2 (20,3 - 22,5)	27,3 (26,0 - 28,0)	0,77 (0,73 - 0,81)	1,0 - 1,5	2,0 - 2,5	2,0	5,0
<i>H. corylifolia</i>	TIPO IX	18,6 (16,8 - 22,4)	24,3 (22,0 - 25,9)	0,77 (0,68 - 0,86)	1,0 - 1,5	2,5	2,0 - 2,8	2,8 - 4,0
<i>H. denticulenta</i>	TIPO IX	20,8 (16,8 - 23,8)	26,2 (24,5 - 28,0)	0,79 (0,68 - 0,91)	0,7 - 1,4	1,5 - 3,5	2,0 - 2,8	3,5 - 5,0
<i>H. Eichleri</i>	TIPO IX	16,6 (15,5 - 19,5)	23,8 (21,0 - 26,0)	0,69 (0,61 - 0,80)	1,0 - 1,4	2,0 - 3,5	2,0 - 2,5	3,0 - 3,5
<i>H. Eitenii</i>	TIPO IX	20,3 (17,5 - 24,5)	27,0 (25,2 - 30,0)	0,74 (0,62 - 0,85)	1,0 - 1,5	2,5 - 3,5	2,5 - 3,0	5,0
<i>H. Gardneriana</i>	TIPO IX	17,7 (16,0 - 19,0)	22,7 (21,7 - 24,2)	0,78 (0,73 - 0,84)	1,0 - 1,2	2,0 - 2,6	1,5 - 2,5	2,5 - 3,5
<i>H. guazumifolia</i>	TIPO IX	20,2 (16,0 - 23,8)	26,0 (23,8 - 29,4)	0,77 (0,65 - 0,91)	1,0 - 1,4	2,4 - 3,5	2,8 - 3,5	4,2 - 6,0
<i>H. heptandra</i>	TIPO IX	17,6 (16,0 - 23,6)	23,8 (22,0 - 27,3)	0,74 (0,67 - 0,79)	1,0 - 1,4	1,4 - 2,4	2,5 - 3,5	4,2 - 5,0
<i>H. Krapovickasii</i>	TIPO IX	18,3 (14,7 - 21,5)	25,5 (20,3 - 28,0)	0,71 (0,63 - 0,81)	1,0 - 2,0	2,0 - 3,0	2,8 - 3,5	5,0
<i>H. lenta</i>	TIPO IX	21,3 (21,0 - 22,4)	28,2 (26,0 - 29,4)	0,75 (0,71 - 0,82)	1,0 - 1,4	2,5	2,5 - 4,0	3,5 - 6,3
<i>H. muscosa</i>	TIPO IX	18,9 (16,5 - 21,7)	25,8 (23,0 - 28,0)	0,73 (0,65 - 0,81)	1,0 - 2,1	2,0 - 2,5	2,0 - 3,0	3,5 - 5,0
<i>H. pentandra</i>	TIPO IX	19,2 (16,8 - 20,8)	26,5 (21,7 - 29,4)	0,72 (0,59 - 0,88)	1,0 - 1,7	2,0 - 3,7	2,0 - 3,5	4,0 - 5,5
<i>H. Pilgeri</i>	TIPO IX	18,7 (17,5 - 20,3)	26,0 (23,8 - 28,0)	0,72 (0,64 - 0,83)	1,2	2,4	2,0 - 3,5	3,0 - 7,0
<i>H. Pintonis</i>	TIPO IX	20,4 (19,5 - 21,7)	28,3 (27,0 - 31,5)	0,72 (0,69 - 0,77)	1,2	2,5	2,8	3,5
<i>H. sacarolha</i>	TIPO IX	20,2 (17,5 - 23,0)	26,9 (24,5 - 29,4)	0,75 (0,67 - 0,84)	1,0 - 1,2	2,7 - 3,0	2,0 - 3,0	4,0 - 6,0

de manera que en granos ornamentados los elementos esculturales, aunque muy atenuados, llegan hasta el borde de las aperturas.

### Descripción de los tipos polínicos:

Teniendo en cuenta los caracteres de la exina se pueden reconocer 9 tipos polínicos. El ordenamiento de los tipos polínicos sigue la secuencia que se presenta en la aparición de los distintos elementos esculturales suprategales y en una mayor complejidad de las perforaciones, la cual se puede interpretar como una especialización adaptativa para la función harmomégata. Se consideran como más simples los tipos polínicos que presentan una escultura uniforme en todo el grano y más complejos o "avanzados", los que presentan diferenciación entre las zonas polares y la ecuatorial.

#### Tipo I (Fig.1, A-B):

Se presenta únicamente en *H. isora* (secc. *Helicteres*).

Tectado-perforado, con báculas suprategales dispersas en toda la superficie. Perforaciones circulares distribuidas uniformemente en toda la superficie, excepto alrededor de los poros. Báculas de hasta 1 µm de altura, distanciadas 1-3 µm entre sí.

Ámbito triangular, con mesoporios levemente convexos. Poros circulares, de 2-3,5 µm de diámetro, con anillo psilado.

#### Tipo II (Fig.1, C-F):

Especie característica *H. angustifolia*. Se presenta también en *H. elongata*, *H. lanata* y *H. javensis* (secc. *Orthocarpaea*).

Tectado-perforado, psilado o con verrugas suprategales muy atenuadas. Perforaciones usualmente circulares, uniformemente distribuidas. En *H. lanata* y *H. javensis*, la superficie es siempre psilada, en cambio en *H. angustifolia* y *H. elongata*, hay granos totalmente psilados y otros con verrugas débilmente marcadas, de distribución irregular.

Ámbito triangular con mesoporios convexos o levemente cóncavos o rectos en *H. elongata*.

Poros circulares de 2-7 µm de diámetro, anillo poco diferenciado.

#### Tipo III (Fig. 2, A-B):

Se presenta únicamente en *H. Vegae* (secc. *Stegogamos*).

Tectado-perforado, con verrugas suprategales localizadas principalmente en los mesoporios, mientras que las zonas polares son psiladas. La superficie del tectum, en mesocolprios, es densamente perforada y las verrugas miden, aproximadamente, 1 µm de ancho x 0,5 µm de alto. Hacia los polos, disminuye el número de perforaciones y las verrugas se atenúan hasta desaparecer.

Ámbito triangular, con mesoporios rectos. Poros alargados en sentido meridional, de 2,8-3,5 x 4-6 µm, a veces circulares, con anillo psilado.

#### Tipo IV (Fig. 2, C-D):

Se presenta únicamente en *H. Rekoii* (secc. *Polyandria*).

Microrreticulado con verrugas suprategales en toda la superficie. Microrretículo formado por lúmenes circulares o alargados, de (0,1) 0,5 (0,8) µm de diámetro y muros de 0,15-0,3 µm de ancho; verrugas de aproximadamente 0,3-0,8 µm de diámetro basal, distribuidas irregularmente.

Ámbito triangular con mesoporios rectos a levemente cóncavos. Poros circulares, de 3-3,5 µm de diámetro, con anillo psilado.

#### Tipo V (Fig. 2, E-F):

Se presenta únicamente en *H. carthagenensis* (secc. *Alicteres*).

Tectado, escábrido, con microverrugas suprategales tanto en apoporios como mesoporios. Verrugas de aproximadamente 0,5-1 µm de diámetro, densamente dispuestas. Puede presentar perforaciones aisladas.

Ámbito triangular, mesoporios levemente convexos. Poros alargados en sentido meridional, de 2-3,5 x 3-6 µm, con anillo psilado.

**Tipo VI** (Fig. 3, A-D):

Especie característica *H. semitriloba*. Se presenta en *H. hirsuta*, *H. viscida* (secc. *Orthocarpaea*), *H. jamaicensis*, *H. laciniosa*, *H. semitriloba* y *H. trapezifolia* (secc. *Orthothecium*).

Tectado-perforado con verrugas suprategales en toda la superficie. Perforaciones generalmente circulares, densamente distribuidas en toda la superficie. Verrugas de 1  $\mu\text{m}$  o menos de diámetro basal y de contorno circular.

Ámbito triangular, con mesoporios rectos a levemente convexos. Poros circulares, de 2-3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, con anillo pilado.

**Tipo VII** (Fig. 3, E-F; Fig. 4, A-B):

Especie característica *H. vuarama*. Se presenta, además, en *H. baruensis*, *H. Lhotzkyana* var. *Lhotzkyana* y *H. Lhotzkyana* var. *pubinervis* (secc. *Orthothecium*).

Tectado-perforado, fosulado, con verrugas suprategales en toda la superficie. Perforaciones y fósulas (formadas por fusión de varias perforaciones dispuestas linealmente) distribuidas en toda la superficie. Verrugas de 1-1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, a veces anastomosadas en grupos de 2-4. En *H. Lhotzkyana* var. *Lhotzkyana* las verrugas pueden encontrarse casi totalmente soldadas entre sí en los mesoporios (Fig. 4, B), de modo que la superficie es casi lisa en corte óptico ecuatorial.

Ámbito triangular, con mesoporios rectos a levemente convexos. Poros circulares, de 2-3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, con anillo pilado.

**Tipo VIII** (Fig. 4, C-F):

Especie característica *H. brevispira*. Se presenta además en *H. macropetala* y *H. rufipila* (secc. *Orthothecium*).

Tectado a tectado-perforado, fosulado, parcialmente micro-equinado-verrugado. Las perforaciones y fósulas están concentradas en las áreas polares, de modo que los mesoporios son tectados, lisos o levemente escabrados. Las fósulas con frecuencia se fusionan entre sí (Fig. 4, D), hasta el extremo de dejar fragmentos ais-

lados de exina muy irregulares (micro-rúgulas). En los polos se localizan, también, los procesos esculturales, del orden de 0,5  $\mu\text{m}$ , que son una combinación de microverrugas y microespinas, densamente dispuestos.

Ámbito triangular, con mesoporios rectos a levemente cóncavos. Poros circulares, de 1,5-2  $\mu\text{m}$  de diámetro o alargados en sentido meridional (2 x 3  $\mu\text{m}$ ) en *H. macropetala*; sin anillo diferenciado.

**Tipo IX** (Fig. 5, A-F; Fig. 6, A-F):

Especie característica *H. sacarolha*. Se presenta en 16 de las 18 especies de la secc. *Sacarolha* que han podido ser estudiadas y en algunas especies de la secc. *Orthothecium* (*H. Andersonii*, *H. biflexa*, *H. longepedunculata*, *H. ovata* y *H. velutina*).

Tectado-perforado, fosulado, microequinado en toda la superficie del grano. En la zona ecuatorial, el téctum es casi completo, foveolado y/o con perforaciones diminutas (punctas) y las microespinas son muy pequeñas o apenas insinuadas y llegan hasta el borde de los poros.

En las zonas polares las microespinas son más evidentes; igualmente, las perforaciones y fósulas. Estas últimas presentan una gran variación en cuanto a forma y tamaño: pueden ser lineares, sinuosas, ramificadas, cortas o largas, angostas o muy abiertas, oscilan entre 0,1 a casi 1  $\mu\text{m}$  de ancho x 0,2 a más de 2  $\mu\text{m}$  de largo. En *H. Andersonii*, *H. Cidii* y *H. Eitenii*, hay predominio de perforaciones circulares, mientras que, en *H. aspera*, *H. Eichleri*, *H. heptandra*, *H. Pintonis* y *H. velutina*, predominan las fósulas que, además, pueden llegar a estar casi totalmente fusionadas entre sí. El resto de las especies presenta una variabilidad intermedia entre estos dos extremos. Estos caracteres no tienen valor diagnóstico para diferenciar las especies, debido a que la variabilidad puede presentarse aún dentro de un mismo espécimen.

Ámbito triangular con mesoporios levemente convexos. Poros circulares, de 1,5-3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, sin anillo.

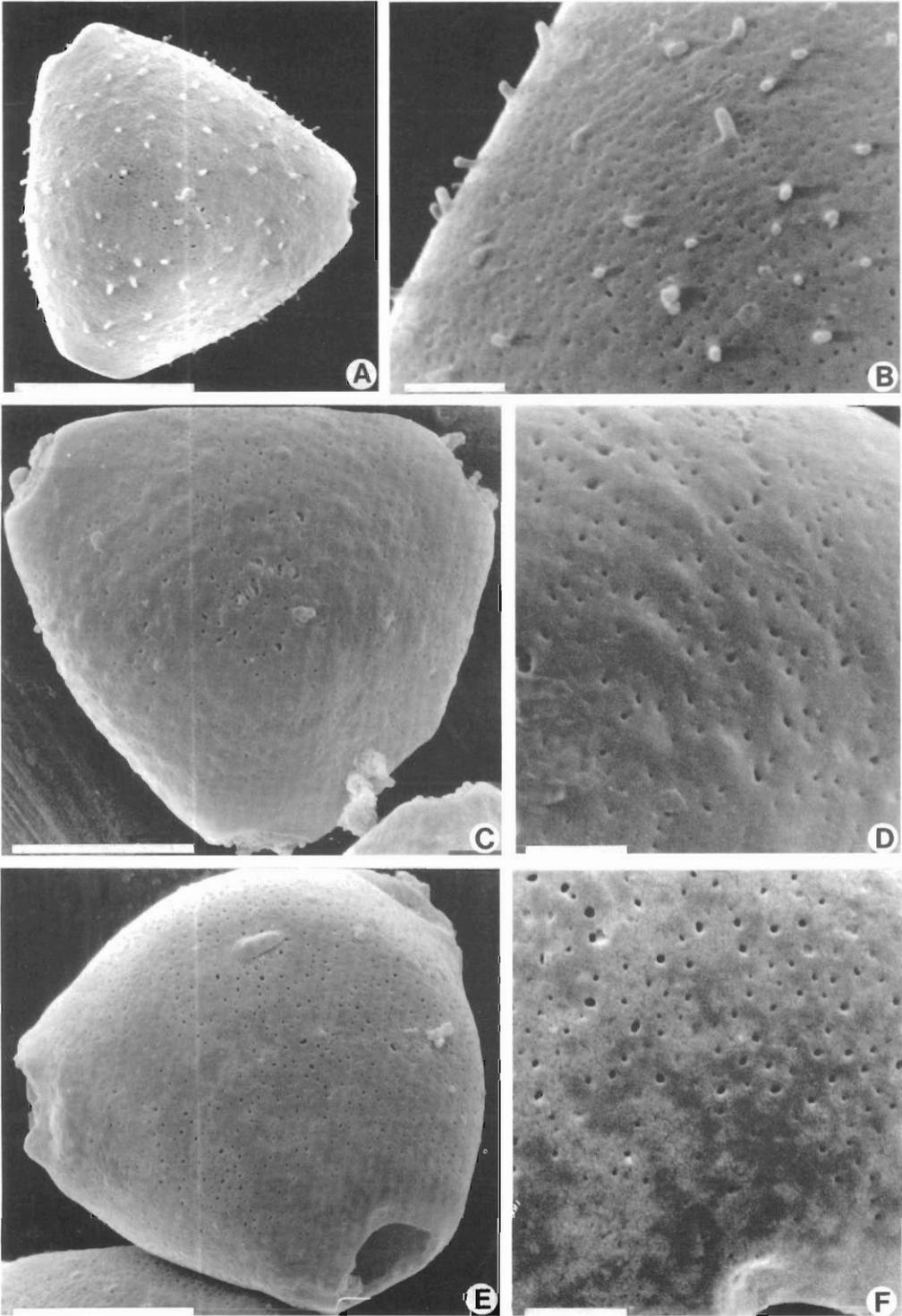


Fig. 1. Tipo I: A-B, *Helicteres isora* (McClure 20137). Tipo II: C-D, *H. angustifolia* (Wong 537); E-F, *H. javensis* (Cult. Hort. Bogor. 1903). Escalas=10 µm (A,C,E); 2 µm (B,D,F).

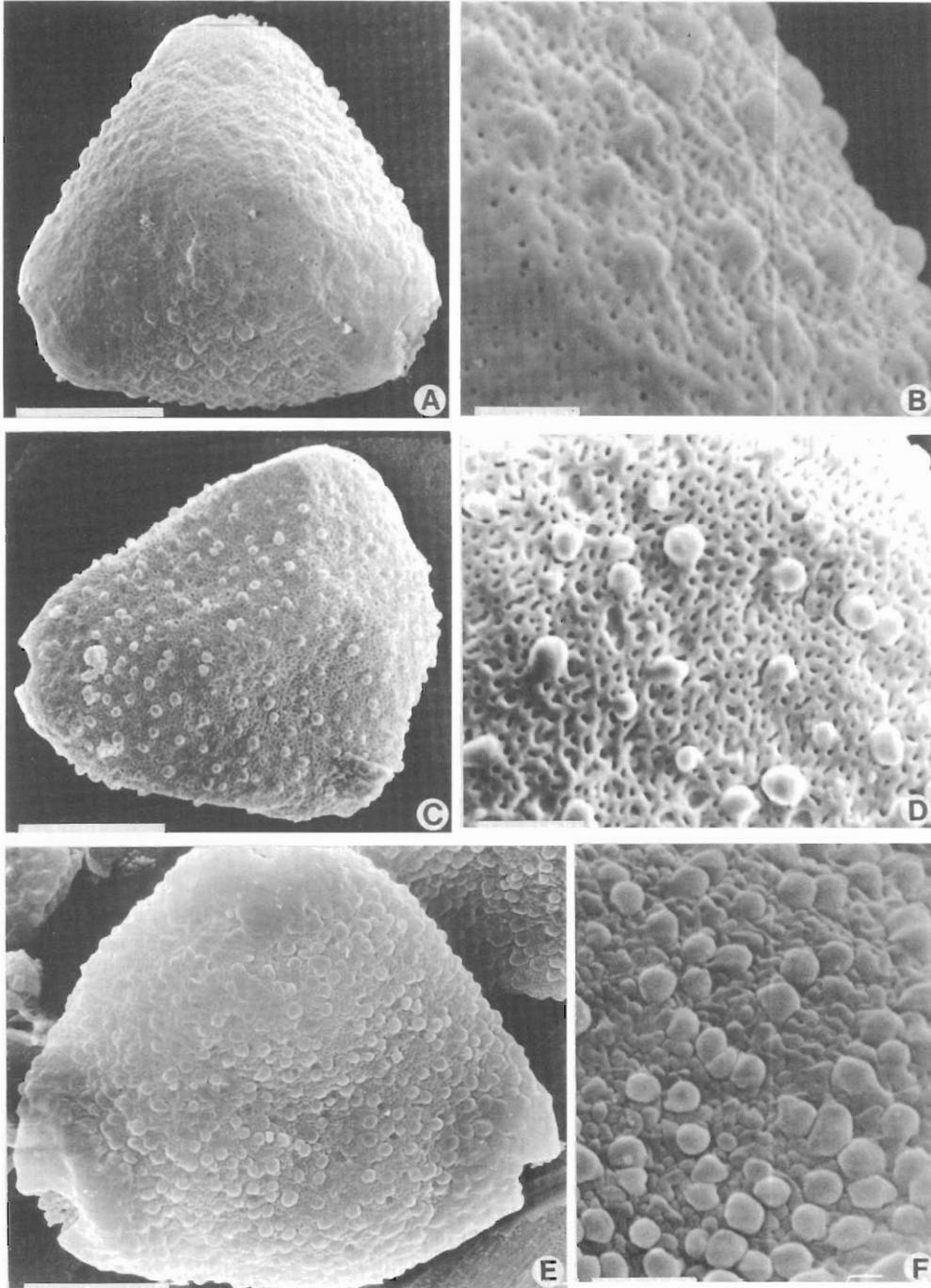


Fig. 2. Tipo III: A-B, *Helicteres Vegae* (Vega et al. 2074). Tipo IV: C-D, *H. Rekoii* (Kochet et al. 83121). Tipo V: E-F, *H. carthagenensis* (Gentry et al. 47640). Escalas=10  $\mu$ m (A,C,E); 2  $\mu$ m (B,D,F).

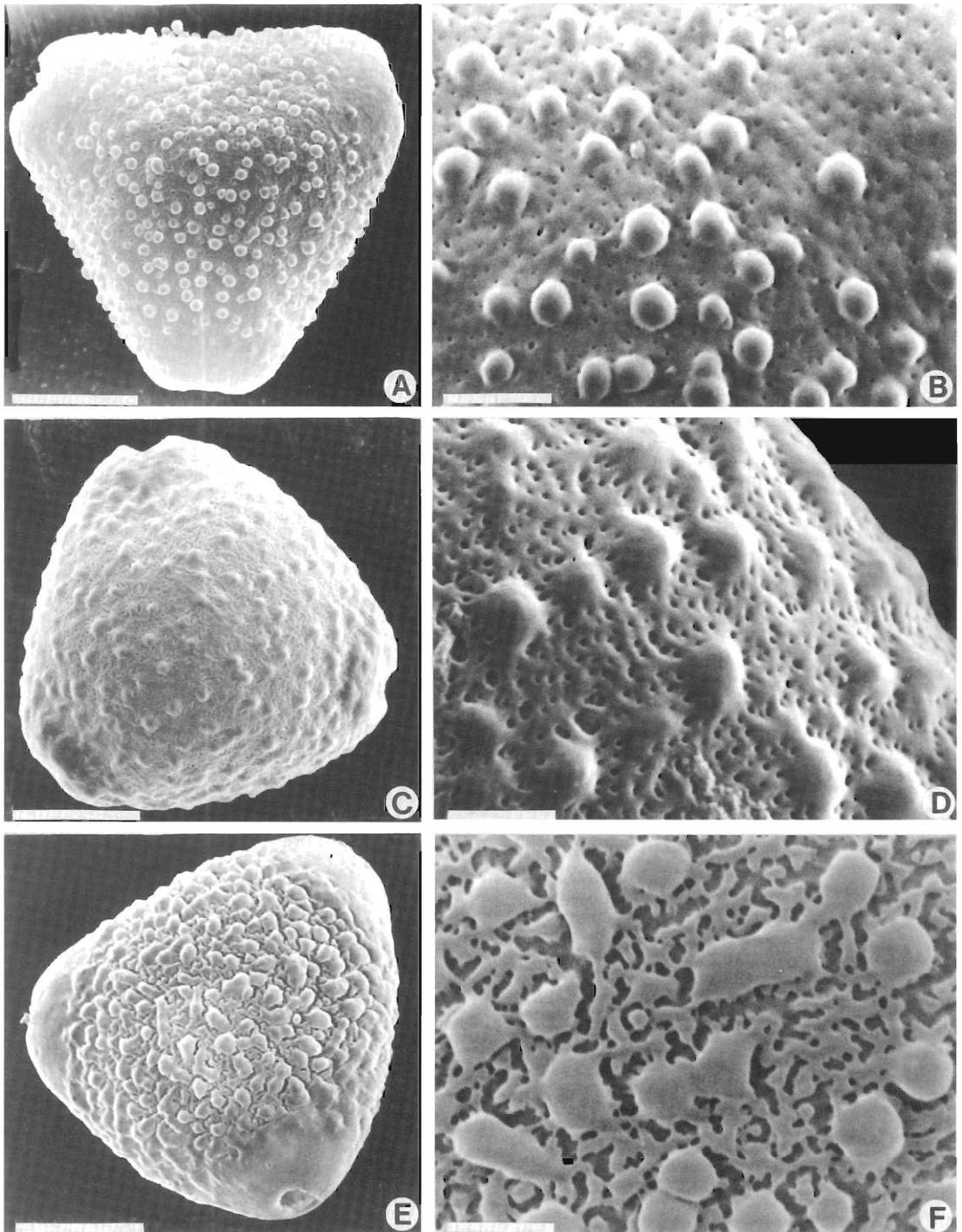


Fig. 3. Tipo VI: A-B, *Helicteres semitriloba* (Cicero *et al.* 6378-B); C-D, *H. hirsuta* (Liang 65444). Tipo VII: E-F, *H. vuaramae* (Krapovickas *et al.* 38006). Escalas=10  $\mu\text{m}$  (A,C,E); 2  $\mu\text{m}$  (B,D,F).

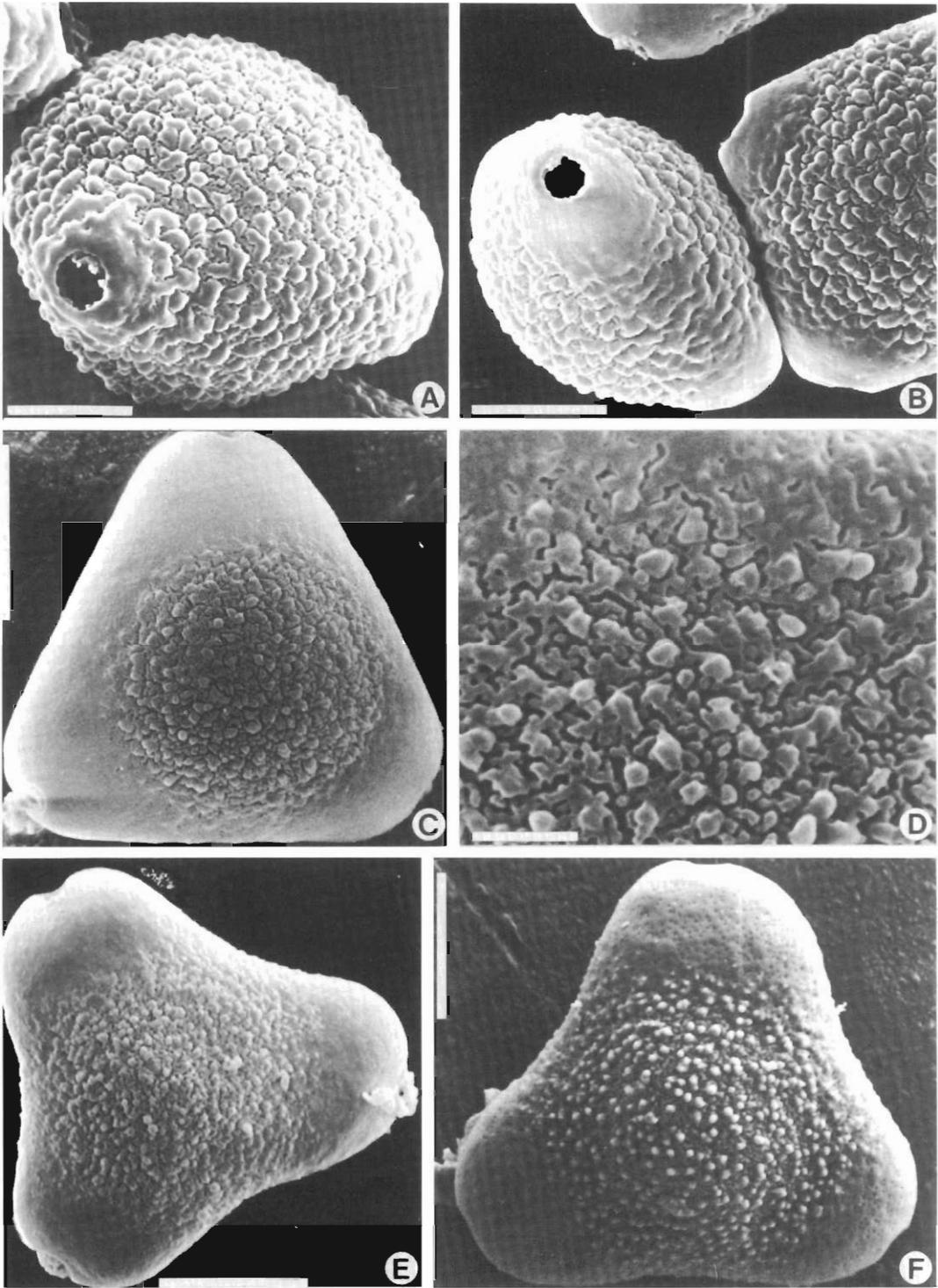


Fig. 4: Tipo VII: A, *Helicteres vuarame* (Krapovickas et al. 38006); B, *H. Lhotzkyana* var. *Lhotzkyana* (Schinini et al. 20321). Tipo VIII: C-D, *H. brevispira* (Rossi SPF 23075); E, *H. macropetala* (Krapovickas et al. 38056); F, *H. rufipila* (Ganev 1317). Escalas=10  $\mu$ m (A,B,C,E,F); 2  $\mu$ m (D).

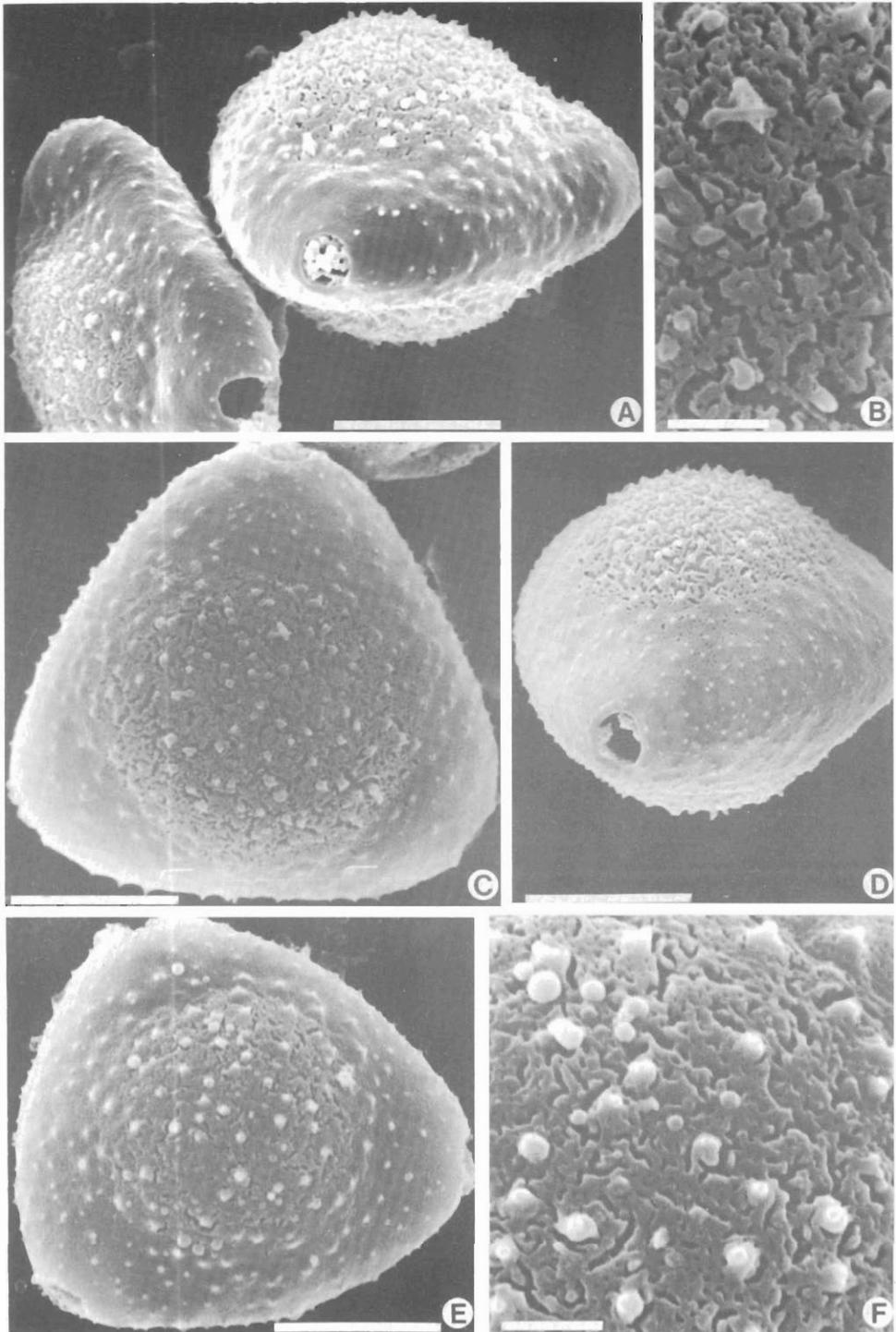


Fig. 5. Tipo IX: A-C, *Helicteres sacarolha* (Menezes SPF 22582); D, *H. muscosa* (Krapovickas et al. 38784); E-F, *H. Eitenii* (Krapovickas et al. 37840). Escalas=10  $\mu$ m (A,C,D,E); 2  $\mu$ m (B,F).

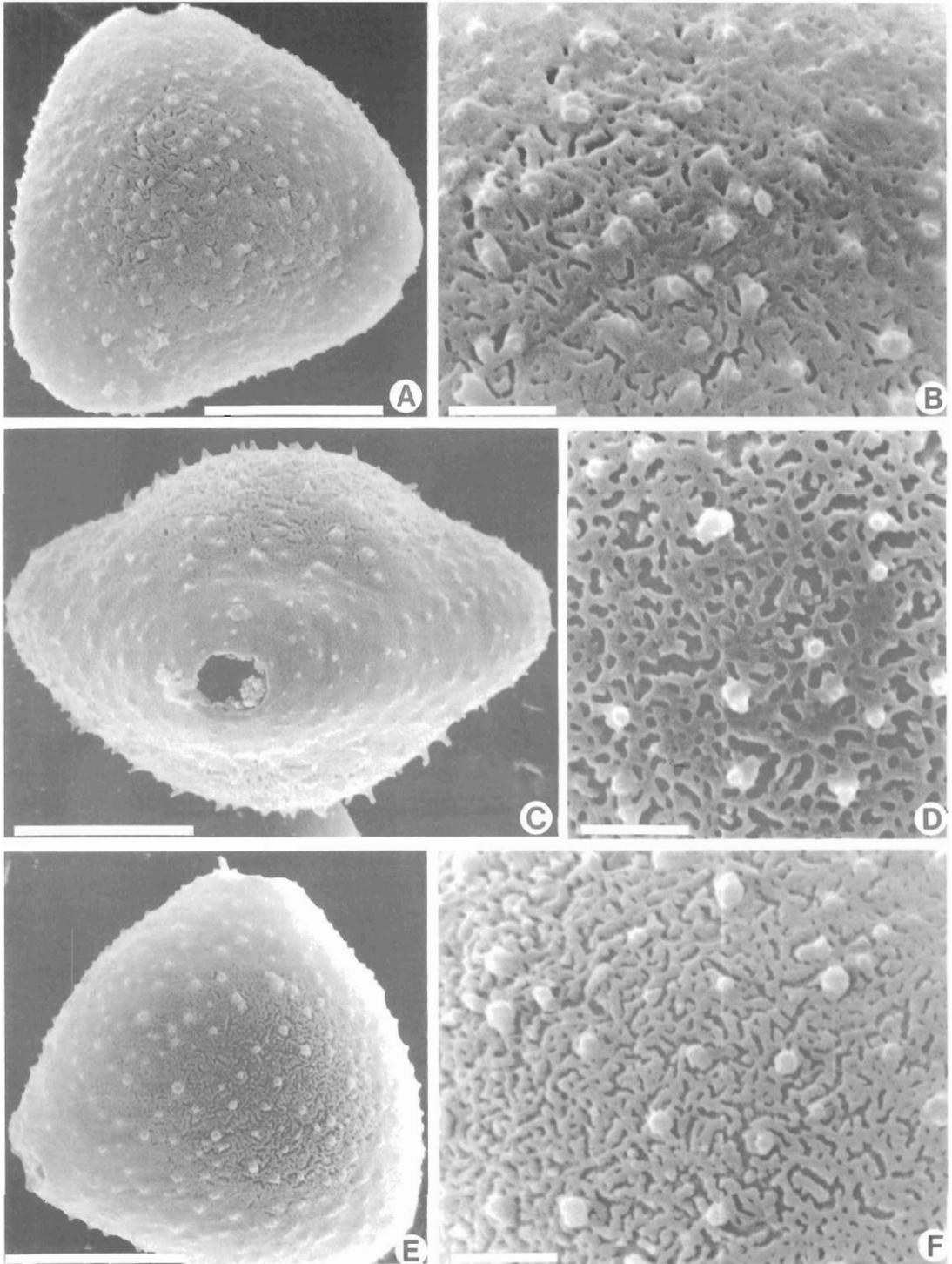


Fig. 6. Tipo IX: A-B, *Helicteres Andersonii* (Flatschbach et al. 60225); C-D, *H. ovata* (Sucre 3361); E-F, *H. velutina* (Carvalho et al. 1768). Escalas=10  $\mu\text{m}$  (A,C,E); 2  $\mu\text{m}$  (B,D,F).

**Clave para diferenciar los tipos polínicos de *Helicteres***

- 1. Granos con verrugas suprategales bien diferenciadas o desde muy atenuadas a totalmente ausentes.
  - 2. Verrugas bien diferenciadas.
  - 3. Verrugas localizadas principalmente en los mesoporios Tipo III
  - 3. Verrugas distribuidas en todo el grano (excepto en anillos).
    - 4. Tectum imperforado o con escasas perforaciones, escábrido Tipo V
    - 4. Tectum perforado o microrreticulado.
      - 5. Superficie microrreticulada Tipo IV
      - 5. Superficie tectado-perforada.
        - 6. Perforaciones normalmente circulares, verrugas menores de 1 µm Tipo VI
        - 6. Perforaciones usualmente alargadas, verrugas de 1 µm o más de diámetro, a veces fusionadas entre sí Tipo VII
  - 2. Verrugas muy atenuadas o totalmente ausentes (superficie psilada) Tipo II
- 1. Granos con báculas o microespinas suprategales.
  - 7. Tectum con perforaciones y báculas distribuidas en toda la superficie del grano Tipo I
  - 7. Tectum con perforaciones localizadas predominantemente en las zonas polares.
    - 8. Microespinas concentradas en las zonas polares Tipo VIII
    - 8. Microespinas distribuidas en toda la superficie del grano Tipo IX

**Relación entre el polen de *Helicteres* y otros géneros de la tribu *Helictereeae***

Con fines comparativos y para establecer el grado de afinidad palinológica entre *Helicteres* y géneros vecinos, se analizó la morfología polínica de algunas especies pertenecientes a géneros ubicados clásicamente en la tribu *Helictereeae*.

***Neoregnellia cubensis* Urb.**  
(Fig. 7, A-B):

Granos 3-porados; isopolares y radiosimétricos, oblatos. Ámbito triangular, angulaperturado; mesoporios rectos a suavemente convexos. Tamaño de los granos mediano, P=18,5 (21,5) 26 µm, E=26,6 (28,5) 31,5 µm. Poros circulares a levemente alargados en sentido meridional, de 2-4 µm de diámetro. Exina delgada, 1 µm de espesor, siendo la sexina aproximadamente del mismo espesor que la nexina y engrosada alrededor de la aperturas (1,4 µm). Sexina columelada, tectada a tectado-perforada,

microequinada. Con el MEB se observa una clara diferenciación entre las áreas polares y la zona ecuatorial. En los polos, el tectum es perforado-fosulado; perforaciones del orden de 0,1 µm y fósulas de, aproximadamente, 1 µm de largo. En los mesoporios, el tectum es casi continuo, microfoveolado, con algunas perforaciones aisladas. Las espínulas, de aproximadamente 1 µm de alto en los polos, se atenúan hasta casi desaparecer en mesoporios y aperturas.

Género monoespecífico, propio de Cuba y encontrado también en la República Dominicana.

Material estudiado: REP. DOMINICANA. Bánica. Cueva de San Francisco. 18.IX.1977, *Cicero et al.* 8415 (CTES), PAL-CTES 5591.

***Kleinhovia hospita* L.**  
(Fig. 7, C-D):

Granos 3-porados; isopolares y radiosimétricos, suboblatos. Ámbito triangular, angulaperturado; mesoporios levemente convexos.

Tamaño pequeño,  $P=14-16\ \mu\text{m}$ ,  $E=16,8-20\ \mu\text{m}$ . Poros pequeños, de  $1,5\ \mu\text{m}$  de diámetro, poco visibles con el MO. Exina delgada y de espesor uniforme en todo el grano ( $1\ \mu\text{m}$ ), sexina más gruesa que la nexina, columelada y microrreticulada. Microrretículo con lúmenes muy irregulares, de aproximadamente  $1\ \mu\text{m}$  de largo, con muros sinuosos de  $0,2\ \mu\text{m}$  de ancho; hacia el ecuador se reduce el tamaño de los lúmenes.

Género monoespecífico, distribuido en trópicos y subtrópicos del Viejo Mundo.

Material estudiado: PUERTO RICO. Mayagüez, Cult. Campus Univ. Puerto Rico, 11.XI.1993, *Nee 44184* (CTES), PAL-CTES 5596.

### *Reevesia thyrsoides* Lindl.

(Fig. 8, A-B):

Granos 3-brevicolporados; isopolares, radiosimétricos y suboblatos. Ámbito subtriangular angulaperturado; mesocolpos convexos. Tamaño de los granos pequeño,  $P=10,3-14,7\ \mu\text{m}$ ,  $E=15,5-17,5\ \mu\text{m}$ . Colpos cortos y angostos, de  $2,8-3,5\ \mu\text{m}$  de largo  $\times$   $1-1,4\ \mu\text{m}$  de ancho; endoaperturas circulares a levemente lalongadas, de  $2,8-3,5\ \mu\text{m}$ ; en sentido meridional ambas aperturas (externa e interna) tienen el mismo diámetro no así en sentido ecuatorial, de modo que sólo es posible observar las endoaperturas con MO. Exina de  $1,2\ \mu\text{m}$  de espesor, sexina ( $0,7\ \mu\text{m}$ ) más gruesa que la nexina ( $0,5\ \mu\text{m}$ ); alrededor de las endoaperturas la nexina se engrosa hasta  $1\ \mu\text{m}$ . Sexina tectado-perforada, supra-reticulada. El supra-retículo es angustimurado, con muros levemente sinuosos, de  $0,3\ \mu\text{m}$  de ancho y lúmenes irregulares, de  $0,4-1,5\ \mu\text{m}$  de ancho  $\times$   $0,6-2,5\ \mu\text{m}$  de largo en los polos, el tamaño de los lúmenes se reduce hacia la zona ecuatorial.

Género con ca. de 3 especies distribuidas en el SE de Asia.

Material estudiado: Annam, Quang-tri, 2.VI.1924, *Poilaine 10720* (P), PAL-CTES 5815.

### *Veeresia clarkii* Monach. et Moldenke

(Fig. 8, C-D):

Granos 4-zonobrevicolporados; isopolares, radiosimétricos y suboblatos a oblatos. Ámbito

cuadrangular planaperturado o angulaperturado o a veces subcircular-periaperturado; mesocolpos rectos a convexos. Tamaño de los granos pequeño,  $P=13,3$  (14,8)  $17,7\ \mu\text{m}$ ,  $E=15,5$  (18,7)  $24,5\ \mu\text{m}$ . Colpos cortos y angostos, de  $3-4\ \mu\text{m}$  de largo  $\times$   $1-1,4\ \mu\text{m}$  de ancho; endoaperturas circulares a lalongadas, de  $1,4-3,8\ \mu\text{m}$   $\times$   $1,4-2\ \mu\text{m}$ . Exina de  $1-1,2\ \mu\text{m}$  de espesor, siendo la sexina aproximadamente del mismo espesor que la nexina, ésta se engrosa levemente alrededor de las endoaperturas. Sexina tectado-perforada, supra-reticulada. El supra-retículo es angustimurado, con muros levemente sinuosos, de  $0,3\ \mu\text{m}$  de ancho y lúmenes irregulares, de  $0,4-1,5\ \mu\text{m}$  de ancho  $\times$   $0,6-2,5\ \mu\text{m}$  de largo en los polos, más pequeños hacia el ecuador. Las perforaciones se localizan principalmente en la base de los muros.

Género hasta la fecha constituido por una sola especie nativa de México. De acuerdo a estudios de S. Solheim (WIS) aun no formalmente publicados, *Veeresia* debería asimilarse al género asiático *Reevesia* Lindl. que contaría con una segunda especie mexicana.

Material estudiado: MÉXICO, Hidalgo, Mun. Chapahuacán, 14 km SW of Tamazunchale, 7.VII.1984, *Solheim 1765* (CTES), PAL-CTES 5588.

### *Ungeria floribunda* Schott et Endl.

(Fig. 8, E-F):

Granos 5-zonobrevicolporados, isopolares y radiosimétricos. Oblatos, de ámbito circular. Tamaño de los granos pequeño,  $P=12,6$  (14)  $16\ \mu\text{m}$ ,  $E=16$  (18)  $22\ \mu\text{m}$ . Colpos cortos y angostos, de  $4-5\ \mu\text{m}$  de largo  $\times$   $1-1,5\ \mu\text{m}$  de ancho. Exina de  $1\ \mu\text{m}$  de espesor, siendo la sexina más gruesa ( $0,7\ \mu\text{m}$ ) que la nexina ( $0,3\ \mu\text{m}$ ); en el margen de los colpos la nexina forma costillas de  $1-1,5\ \mu\text{m}$  de espesor. Sexina columelada, reticulada en apocolpos y psilada en mesocolpos. Retículo heterobrocado, con lúmenes de  $0,5-1\ \mu\text{m}$  de ancho  $\times$   $1-2\ \mu\text{m}$  de largo, entre los que se intercalan otros más pequeños, del orden de  $0,3\ \mu\text{m}$  de diámetro; muros, más o menos rectilíneos, de aproximadamente  $0,2\ \mu\text{m}$  de ancho. Hacia los mesocolpos el tamaño de los lúmenes se reduce gradualmente hasta constituir un tectum continuo, suavemente foveolado.

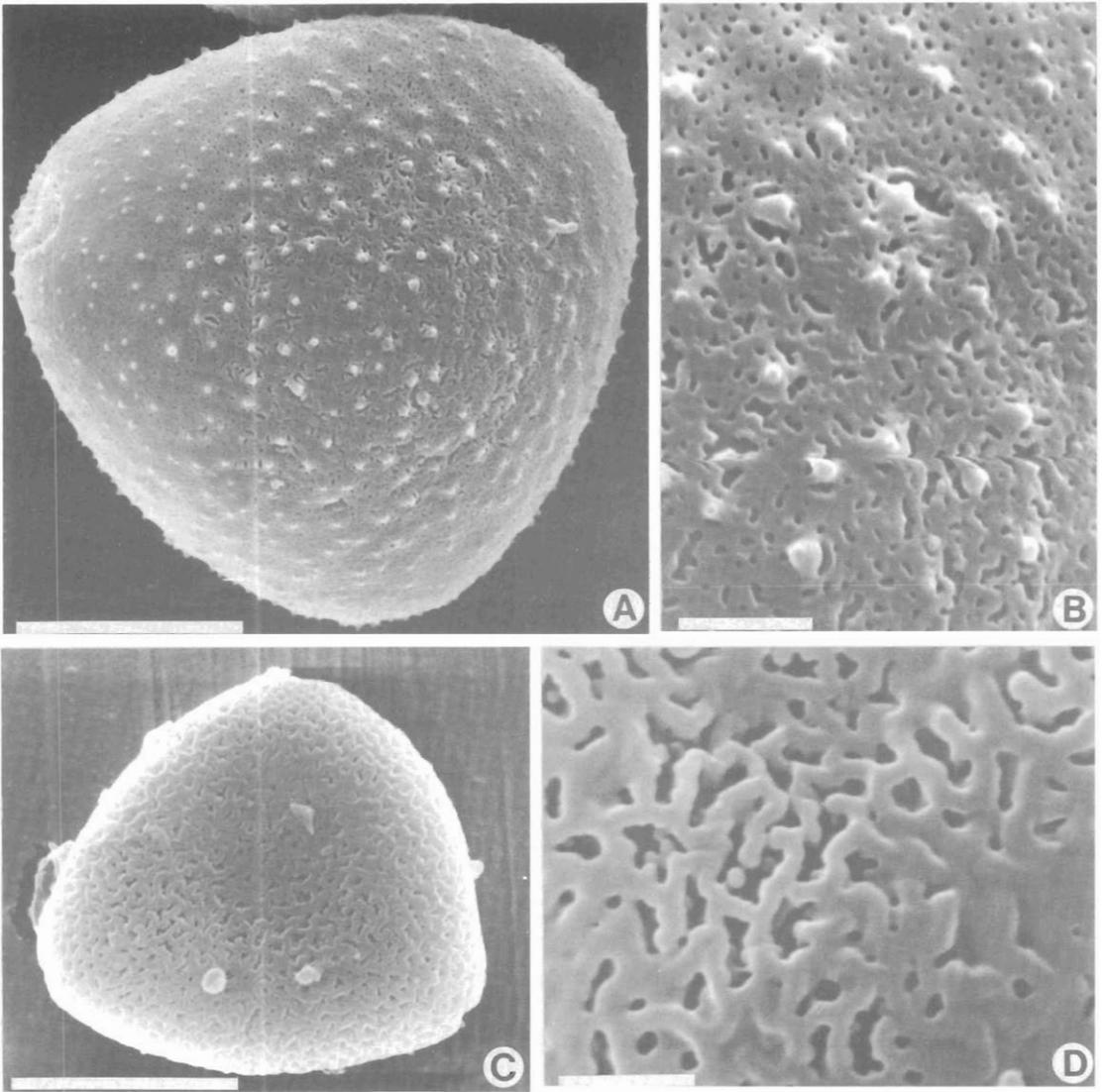


Fig. 7 A-B, *Neoregnellia cubensis* (Cicero *et al.* 8415). C-D, *Kleinhovia hospita* (Nee 44184). Escalas=10  $\mu\text{m}$  (A,C); 2  $\mu\text{m}$  (B,D).

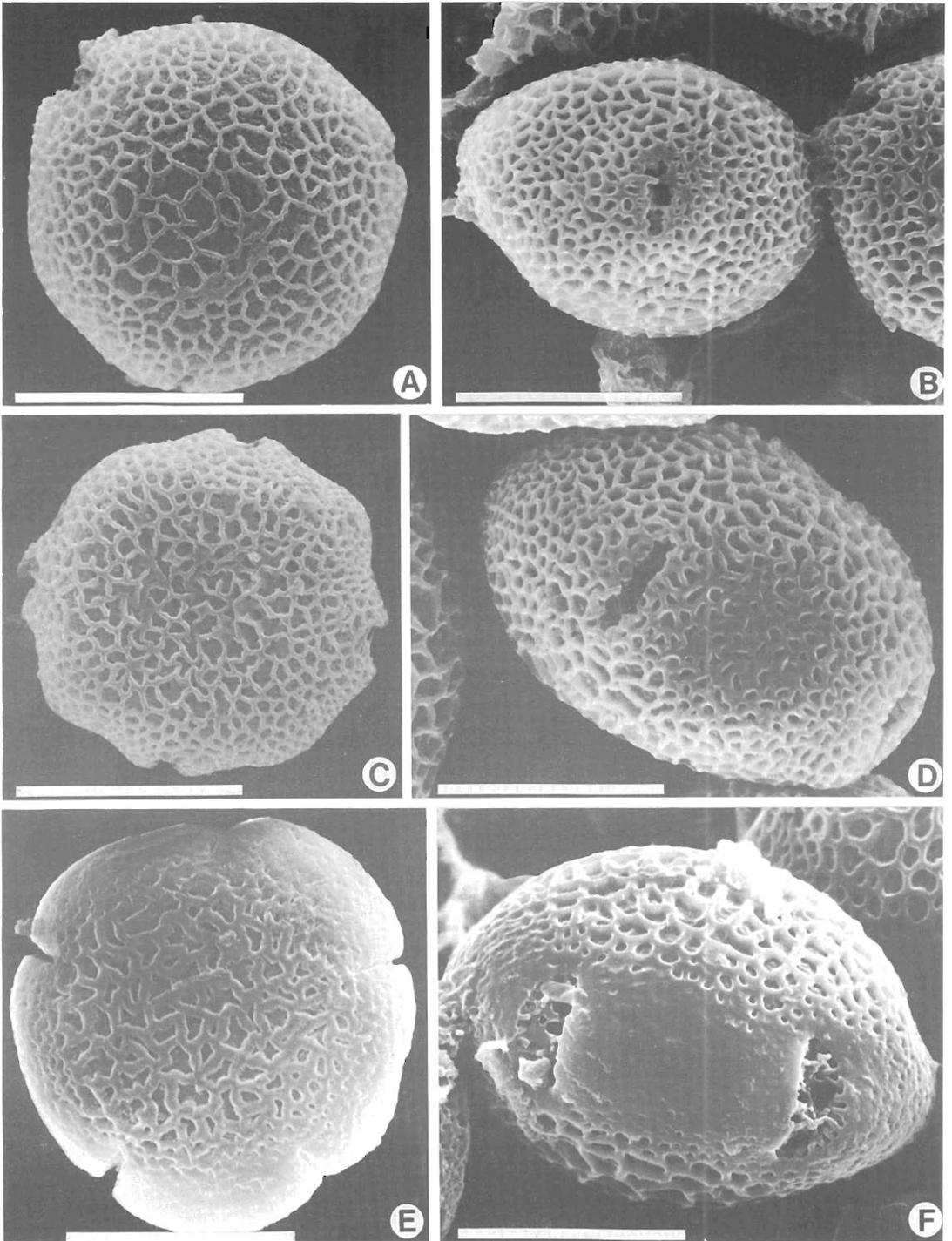


Fig. 8. A-B, *Reevesia thyrsoidea* (Poilaine 10720). C-D, *Vevesia clarkii* (Solheim 1765). E-F, *Ungeria floribunda* (Ralston 13). Escala=10  $\mu$ m.

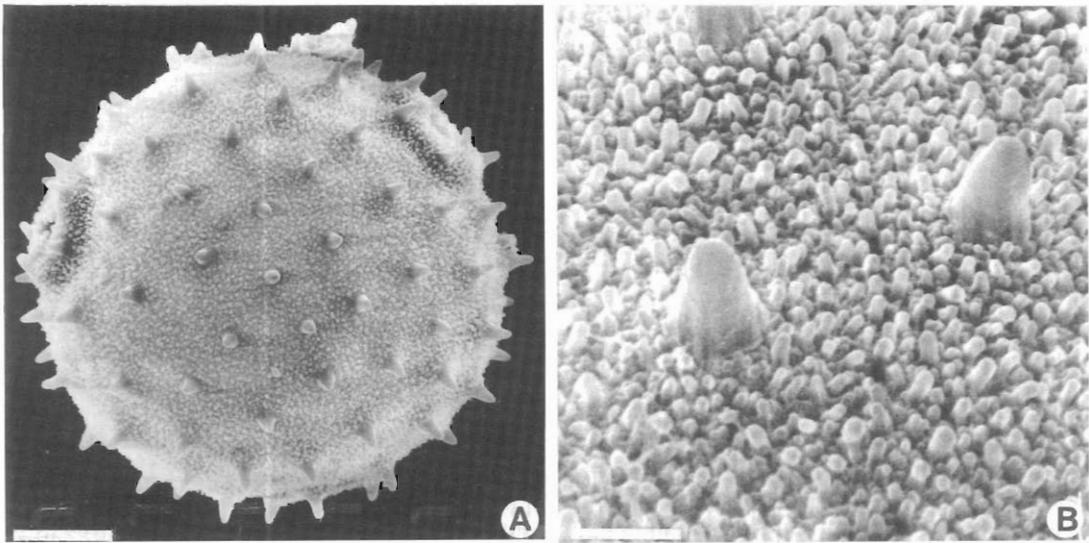


Fig. 9. A-B, *Pterospermum acerifolium* (Daniel s/n). Escalas=10  $\mu\text{m}$  (A); 2  $\mu\text{m}$  (B).

Género monoespecífico propio de Australia.

Material estudiado: AUSTRALIA. Norfolk Island, Mt. Bates, XII.1963, *Ralston 13* (A), PAL-CTES 5706.

***Pterospermum acerifolium* Willd.**

(Fig. 9, A-B):

Granos 3-porados, isopolares, radiosimétricos y esferoidales. Tamaño mediano a grande, entre 45-55  $\mu\text{m}$  de diámetro. Exina de 1,5-2  $\mu\text{m}$  de espesor, siendo la sexina (0,5-0,7  $\mu\text{m}$ )

más delgada que la nexina (1-1,5  $\mu\text{m}$ ), alrededor de los poros la nexina se engrosa notablemente (3,5-4  $\mu\text{m}$ ). Sexina tectada, columelada, con espinas suprategmáticas. Con el MEB se observa que el tectum es perforado y la superficie densamente micro-granulada, baculada; las espinas, obtusas y de hasta 5  $\mu\text{m}$  de largo, se distribuyen uniformemente en todo el grano.

Género de alrededor de 18 especies, propio del E de Asia.

Material estudiado: BRASIL. São Paulo, Campinas, Cult. Faz. Santa Elisa, 25.X.1969, *Daniel s/n* (CTES), PAL-CTES 5597.

**Clave de géneros de la tribu *Helictereae***

- 1. Granos mayores de 40  $\mu\text{m}$  de diámetro, esferoidales y equinados **Pterospermum**
- 1. Granos menores de 40  $\mu\text{m}$ , oblatos a suboblatos.
  - 2. Granos 3 a 5 zono-brevicolp(or)ados, tectado-perforados suprarreticulados, con lúmenes mayores de 1  $\mu\text{m}$  en los polos.
    - 3. Granos 5 colpados, retículo sólo en apocolpios, mesocolpios psilados a levemente fosulados **Ungeria**
    - 3. Granos 3 ó 4 colporados, retículo en toda la superficie.
      - 4. Granos 3 brevicolporados **Veeresia**
      - 4. Granos 4 brevicolporados **Reevesia**

2. Granos 3 zono-porados.

5. Exina micro-reticulada, lúmenes de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  en los polos y más pequeños en mesoporios

#### Kleinhovia

5. Exina con ornamentación variada, cuando micro-reticulada, lúmenes del orden de 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro y con verrugas suprategales.

6. Exina micro-equinada en todo el grano y con perforaciones y fósulas limitadas a los polos

**Neoregnellia** y **Helicteres** (secc. **Sacarolha** y **Orthothecium**, tipo IX).

6. Exina generalmente verrugada y con perforaciones y/o fósulas en todo el grano; a veces micro-equinada, pero en este caso tanto microespinas como perforaciones se concentran en los polos; raro con báculas suprategales o con tectum microrreticulado-supraverugado

#### Helicteres

### Discusión y conclusiones

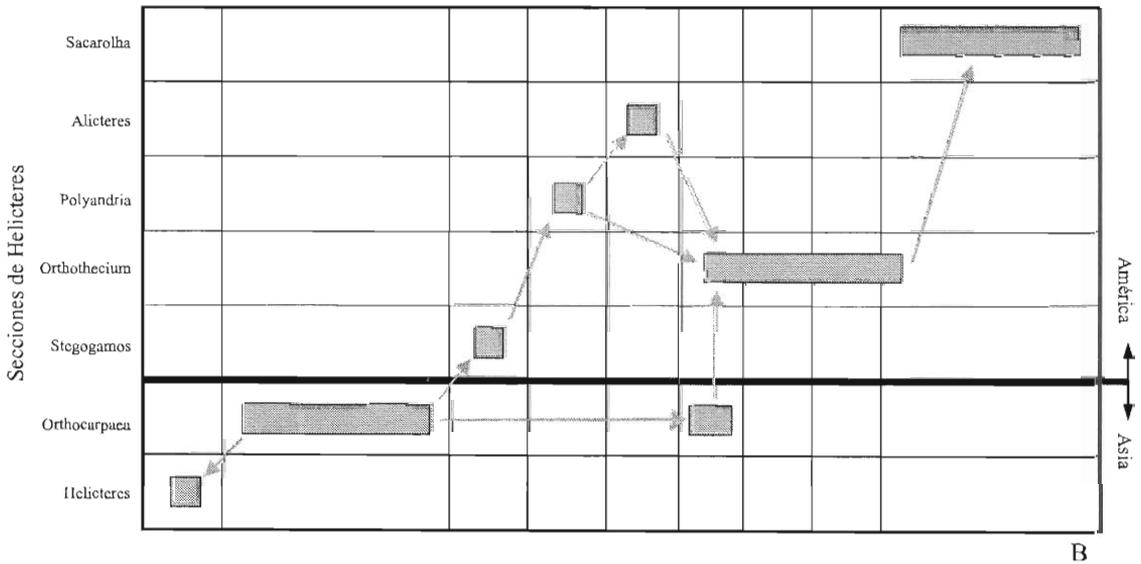
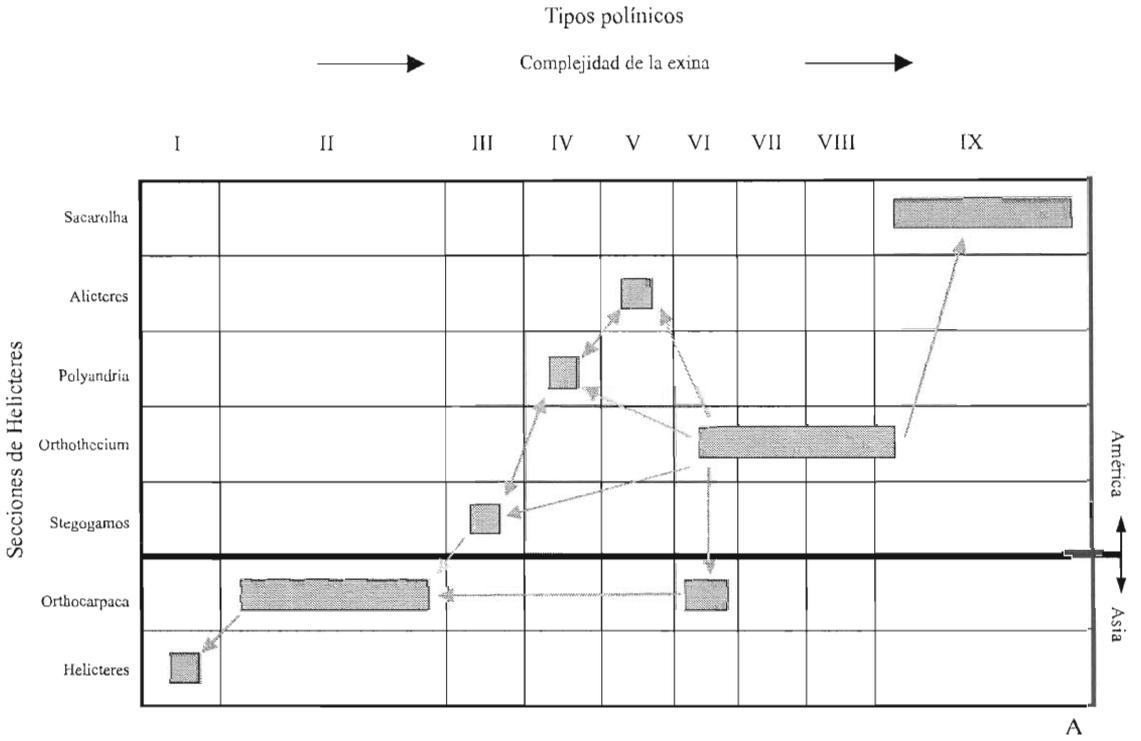
La comparación de la morfología del polen de *Helicteres* con la de los géneros restantes de la tribu *Helictereae*: *Neoregnellia*, *Kleinhovia*, *Reevesia*, *Veeresia*, *Ungeria* y *Pterospermum* pone de manifiesto que los géneros más afines son *Neoregnellia* y *Kleinhovia*. La afinidad más estrecha se establece con *Neoregnellia*, como se ve en la clave de géneros, que posee el tipo polínico IX de *Helicteres*, presente en la secc. *Sacarolha* y en algunas especies de la secc. *Orthothecium* (Fig. 7, A-B). Mientras que *Kleinhovia* se diferencia de *Helicteres* sólo por la ornamentación de la exina, que es microrreticulada y sin elementos suprategales (Fig. 7, C-D); la ausencia de elementos esculturales sobre el tectum relaciona este género con el Tipo II, en el cual la exina es psilada.

Respecto a *Reevesia*, *Veeresia* y *Ungeria*, el grado de afinidad con *Helicteres* es menor ya que en estos géneros los granos son brevicolp(or)ados, con tectum supra-reticulado. Estos tres géneros, sin embargo están muy relacionados entre sí por la morfología del polen. Se presentan diferencias vinculadas con las aperturas y con la ornamentación de la exina en la zona ecuatorial. En *Reevesia thyrsoides* y *Veeresia clarkii* los granos son colporados y reticulados en toda la superficie y únicamente se diferencian entre sí por el número de aperturas, 3 y 4 respectivamente. En *Ungeria floribunda* los granos son 5-colpados y reticulados sólo en los apocolpos, mientras que la zona ecuatorial es tectada psilada levemente foveolada (Fig. 8).

*Pterospermum*, con granos grandes, esferoidales y equinados, es el que más se apar-

ta de *Helicteres*, presentando más afinidad con géneros de la tribu *Dombeyae*, como ya lo había sugerido Rao (1950), y confirmando su separación de la tribu *Helictereae* (Fig. 9).

En cuanto a *Helicteres*, si bien el polen es bastante uniforme en lo que se refiere a la forma y tamaño de los granos y al tipo y número de las aperturas, presenta diferencias en la escultura de la exina que revisten importancia taxonómica. De acuerdo con la escultura se pueden reconocer 9 tipos polínicos, que se correlacionan en parte con las secciones reconocidas por Cristóbal (2001), y que a su vez, muestran entre sí una cierta variación gradual. En los diagramas A y B se han representado dos posibles sentidos evolutivos de la exina; en ellos las secciones están marcadas por medio de rectángulos cuyos tamaños guardan relación con el número de especies, y la dirección de la evolución está indicada por las flechas. Las secciones asiáticas *Helicteres* y *Orthocarpaea* se ubican en la parte inferior de los diagramas por poseer los tipos polínicos más simples dentro del género. En ambas los granos de polen poseen tectum uniformemente perforado; *Helicteres*, constituida sólo por *H. isora*, se caracteriza por poseer báculas suprategales (Tipo I), este carácter es único en el género; *Orthocarpaea* con 21 especies presenta cierta variación; de esta sección se analizaron sólo 6 especies, en cuatro de ellas el tectum es psilado o con verrugas apenas insinuadas (Tipo II), mientras que en las dos especies restantes, *H. hirsuta* y *H. viscida*, es netamente verrugado (Tipo VI). Sin embargo, el paso de un tipo polínico a otro es gradual, o sea se presenta una serie más o menos continua entre granos psilados y granos supra-verrugados.



Diagramas de los posibles sentidos evolutivos de la exina de Helicteres  
En A, a partir del Tipo VI y en B, a partir del Tipo II

Cabe la posibilidad que el estudio de todas las especies de esta sección muestre una mayor variación.

En estrecha relación con las secciones asiáticas se encuentran, por un lado, la secc. *Stegogamos* y, por otro, la secc. *Orthothecium*. En *Stegogamos*, con una sólo especie *H. Vegae* endémica del SW de México, los granos son en parte psilados y en parte verrugados (Tipo III); esta especie es considerada por Cristóbal (1987) como nexo entre los dos continentes por ser la única en América en presentar una combinación de caracteres que son propios de la secc. *Orthocarpaea*, criterio que es apoyado por el polen.

Vinculadas a *Stegogamos* se encuentran las otras dos secciones monoespecíficas estrictamente caribeñas, *Polyandria* y *Alicteres*, en las que los granos de polen poseen características peculiares a nivel del téctum, que es microrreticulado en la primera (Tipo IV) y escabrado escasamente perforado en la segunda (Tipo V), con verrugas suprategales distribuidas en toda la superficie; este carácter las relaciona con la secc. *Orthothecium*.

*Orthothecium* es la sección americana de mayor difusión y es, además, la que presenta la más amplia gama de variación, tanto en lo que respecta a la morfología de los granos de polen como al resto de los caracteres exomorfológicos. En esta sección se pueden reconocer cuatro tipos polínicos: VI, VII, VIII y IX. Los Tipos VII y VIII son exclusivos de esta sección. En el primero los granos son uniformemente perforado-fosulados y con verrugas de mayor tamaño, parcialmente fusionadas en los polos o, como en *H. Lhotzkyana*, casi totalmente fusionadas en los mesoporios. Esta especie constituiría el nexo con el Tipo VIII, en el que las perforaciones y fósulas se concentran en los polos mientras que las zonas ecuatoriales (mesoporios) son tectado-psiladas o levemente escabradas; en los polos se concentran también los elementos suprategales, que pueden ser más o menos redondeados (microverrugos) o puntiagudos (microespinas). Los Tipos VI y IX son comunes con otras secciones. Las especies caribeñas *H. jamaicensis*, *H. semitriloba* y *H. trapezifolia* y la brasileña *H. laciniosa* (secc. *Orthothecium*) comparten el mismo tipo de polen con las especies asiáticas *H.*

*hirsuta* y *H. viscida* (secc. *Orthocarpaea*), granos uniformemente perforados y verrugados (Tipo VI). Es interesante señalar que estas dos especies constituyen una excepción dentro de la secc. *Orthocarpaea*, por presentar inflorescencias plurifloras como algunas especies de la secc. *Orthothecium*. Otro grupo de especies constituido por *H. Andersonii*, *H. biflexa*, *H. longepedunculata*, *H. ovata* y *H. velutina*, posee el mismo tipo de polen que se presenta en la secc. *Sacarolha* (Tipo IX).

*Sacarolha*, se ubica en el extremo superior derecho de los diagramas por presentar un tipo polínico considerado como "avanzado" dentro de *Helicteres*, los granos muestran una clara diferenciación entre las áreas polares y la zona ecuatorial: en los polos se concentran las perforaciones y fósulas, que pueden llegar a fusionarse totalmente, y las microespinas son especialmente notables, mientras que hacia el ecuador el téctum es continuo o apenas foveolado y las microespinas están muy reducidas en tamaño (Tipo IX). Todas las especies estudiadas de esta sección presentan el mismo tipo de polen con ligeras variaciones en el tamaño y fusión de las perforaciones. Esta uniformidad se manifiesta también en otros caracteres exomorfológicos, *Sacarolha* es una de las secciones mejor definidas dentro de *Helicteres*. Un carácter que caracteriza a esta sección es la ausencia de nectarios extraflorales que sí están presentes en el resto de las especies del género, excepto en un grupo de especies de *Orthothecium*, algunas de las cuales (*H. Andersonii*, *H. biflexa*, *H. longepedunculata*) tienen, además en común con *Sacarolha* el tipo de polen.

Los dos tipos polínicos ubicados en los extremos poseen una morfología bien diferenciada por sus elementos suprategales: en el Tipo I, báculas y en Tipo IX, microespinas. Entre un extremo y otro, se encuentran los "tipos verrugados" o sea los tipos polínicos que presentan como elemento suprategal, verrugas; éstas pueden presentarse desde apenas insinuadas hasta bien desarrolladas y desde distribuidas en toda la superficie hasta concentradas en los polos. Estos "tipos verrugados" muestran una amplia variación y las modificaciones que caracterizan cada tipo polínico (II, III, IV, V, VI, VII y VIII) están, en mayor o menor grado, correlacionadas entre sí.

En la interpretación del sentido evolutivo de la exina cabrían dos posibilidades. La primera posibilidad, que se muestra en el diagrama A, sería que a partir del Tipo VI, o sea granos uniformemente perforados y verrugados, la exina habría evolucionado en distintas direcciones. Por un lado, hacia una mayor complejidad que termina con el Tipo VIII, en el que las verrugas (microverrugos) se concentran en los polos mezcladas con elementos más o menos puntiagudos (microespinas). A partir de este tipo se habría diferenciado el Tipo IX. Por otro lado, se habría producido una diversificación en distintas direcciones que daría lugar a modificaciones que conducirían gradualmente a una simplificación de la exina y que culminaría en la ausencia de elementos suprategales, Tipo II. A partir de este tipo se habría diferenciado el Tipo I.

La segunda posibilidad, representada en el diagrama B, es que el sentido evolutivo de la exina haya sido unidireccional. En este caso a partir del Tipo II la exina habría adquirido cada vez una mayor complejidad dando lugar a tipos polínicos que están conectados entre sí por formas intermedias o de transición entre unos y otros.

Se puede concluir que la morfología del polen aporta elementos importantes a la taxonomía de *Helicteres*, apoyando los cambios propuestos por Cristóbal (2001) en la estructura infragenérica del género. Así mismo, proporciona información para interpretar el posible origen del mismo.

Las secciones monoespecíficas poseen tipos polínicos característicos o sea pueden definirse también por el polen. Las secciones con mayor número de especies están vinculadas, en cier-

ta medida, entre sí y estas conexiones tanto polínicas como exomorfológicas pondrían de manifiesto la coherencia del género.

## Bibliografía

- CHAUDHURI, S. K., 1969. Contribution to the pollen morphology of *Sterculiaceae*. J. Sen. Mem. Com. and Bot. Soc. of Bengal, Calcuta, India: 229-238.
- CRISTÓBAL, C. L., 1987. Un *Helicteres* nuevo de México, nexa entre las especies asiáticas y americanas. *Bonplandia* 6(1): 71-81. Figs. 1-2.
- . 2001. Taxonomía del género *Helicteres* (*Sterculiaceae*). Revisión de las especies americanas. *Bonplandia* 11(1-4): 1-206.
- ERDTMAN, G., 1966. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Hafner Publ. Co., New York.
- HUANG, T.-Ch., 1967. Pollen grains of Formosa plants. *Taiwania* 13: 15-110.
- . 1972. Pollen Flora of Taiwan. National Taiwan University, Botany Department Press. Taiwan.
- MELHEM, T., M.S.F. SILVESTRE & N.M.C. LUCAS, 1976. Pollen morphological studies in *Sterculiaceae*. *Hoehnea* 6: 23-32.
- PETROV, SI. & Ts. DRAZHEVA-STAMATOVA, 1972. *Reevesia* Lindl. fossil pollen in the tertiary sediments of Europe and Asia. *Pollen et Spores* 14(1): 79-95.
- PUNT, W., S. BLACKMORE, S. NILSSON & A. LE THOMAS, 1994. Glossary of Pollen and Spore Terminology. LPP Foundation, LPP Contributions Serie N° 1. University of Utrecht, The Netherlands.
- RAO, C. V., 1950. Pollen grains of *Sterculiaceae*. *J. Indian Bot. Soc.* 29(2): 130-137.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L.S., 1973. *Sterculiaceae*. p. 165-167. Contribuição à Palinologia dos Cerrados. Academia Brasileira de Ciências.
- WINKLER, H., 1906. Beiträge zur Morphologie und Biologie tropischer Blüten und Früchte. *Bot. Jahrb. Syst.* Achtunddreissigster Band: 254-258
- ZEBE, V., 1915. Monographie der Sterculiaceen-Gattungen *Kleinhovia*, *Helicteres*, *Reevesia*, *Ungeria* und *Pterospermum*. Inaugural-Dissertation. Kgl. Botanischen Garten zu Breslau: 1-63