

***Aenigma*, un género sudamericano de Apocynaceae (Asclepiadoideae, Asclepiadeae) con tricomas vibrátiles en la corola**

Keller, Héctor A.

Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones – Instituto de Botánica del Nordeste, CONICET, Casilla de Correo 209, (3400) Corrientes, Argentina.

E-mail: ibone@unne.agr.edu.ar; hakeller2000@yahoo.com.ar

► **Resumen** — Keller, H. A. 2017. “*Aenigma*, un género sudamericano de Apocynaceae (Asclepiadoideae) con tricomas vibrátiles en la corola”. *Lilloa* 54 (1). Se describe *Aenigma* H. A. Keller, un nuevo género de la familia Apocynaceae sobre la base de material de herbario recolectado en Misiones, Argentina y en Amambay, Paraguay. Hasta el presente el género comprende las dos especies que aquí se describen: *Aenigma patens* H. A. Keller y *Aenigma micrantha* H. A. Keller.

Palabras clave: *Aenigma micrantha*, *Aenigma patens*, plantas en peligro, volubles.

► **Abstract** — Keller, H. A. 2017. “*Aenigma*, a South American genus of Apocynaceae (Asclepiadoideae) with vibratile trichomes in the corolla”. *Lilloa* 54 (1). *Aenigma* H. A. Keller, a new genus of the family Apocynaceae is described on the basis of herbarium material collected in Misiones Province, Argentina and Amambay, Paraguay. Up to the present the genus comprises the two species described here: *Aenigma patens* H. A. Keller and *Aenigma micrantha* H. A. Keller.

Keywords: *Aenigma micrantha*, *Aenigma patens*, endangered species, vines.

INTRODUCCIÓN

En el Cono Sur de Sudamérica la subfamilia Asclepiadoideae (Apocynaceae) está representada por una alta diversidad de géneros y especies (Ezcurra, 1999; Ezcurra *et al.*, 2008; Fontella *et al.*, 2004). Recientes estudios que articulan aspectos morfológicos, geográficos y ecológicos con tratamientos de filogenia molecular han propiciado diversos tipos de ajustes en la identidad de muchos de estos géneros, especialmente en lo que respecta a su validez, delimitación y posición supragenérica (Calviño *et al.*, 2014; Fontella *et al.*, 2014; Liede & Meve, 1997, 2015; Liede-Schumann & Meve, 2013; Liede-Schumann *et al.*, 2005; Konno *et al.*, 2006; Morillo, 2012; Morillo & Keller, 2016, entre muchos otros). En referencia a los tratamientos sobre la validez y delimitación genérica dentro de los diferentes grupos, muchas veces ocurren procesos disímiles, e inclusive antagónicos. Así por ejemplo, mientras que

dos grandes géneros de Gonolobinae G. Don. ex Liede (*Matelea* Aubl. y *Gonolobus* Michx.) en la actualidad se están disgregando para conformar varios epítetos genéricos nuevos (Morillo, 2012, 2013, 2015); en la subtribu Oxypetalinae E. Fourn., por el contrario, el rico género típico (*Oxypetalum* R. Br.) ha incorporado mediante nuevas combinaciones a representantes de otros géneros como *Melinia* Decne, *Rhysostelma* Decne, *Schistogyne* Hook. & Arn. y *Widgrenia* Malme (Liede & Meve, 2015; Rapini *et al.*, 2011).

La delimitación taxonómica de los agrupamientos genéricos que se manifiestan en los estudios filogenéticos sugiere asimismo la necesidad de estudiar con más énfasis aspectos que hasta el presente han sido considerados secundarios, como por ejemplo la morfología de los frutos, del tallo y de los tricomas (Khanum *et al.*, 2016; Morillo, 2015; Morillo & Keller, 2016).

Los tricomas vibrátiles o móviles son pelos simples, uniseriados, largos, con extremos claviformes o romos que oscilan con las corrientes de aire. Han sido mencionados

para la corola de diversas especies de Apocynaceae–Asclepiadoideae de Asia y África (Coombs *et al.*, 2011; Jürgens *et al.*, 2006; Kambale *et al.*, 2014; Ollerton *et al.*, 2009; Suttleworth *et al.*, 2016). En relación con algunos representantes de la subtribu Stapeliinae G. Don., se ha conjeturado que estos “cuerpos oscilantes” cumplen la función de atraer polinizadores, principalmente apelando a los instintos gregarios de ciertos dípteros, ya que sus movimientos sugieren una superficie atiborrada de moscas (Suttleworth *et al.*, 2016; Vogel, 1954).

Exploraciones botánicas efectuadas en diciembre de 2016, en pantanos rodeados de selva en el norte de Misiones, Argentina, han permitido recolectar un ejemplar de herbario de una planta voluble de la familia Apocynaceae, subfamilia Asclepiadoideae, cuyas flores presentan pelos claviformes vibrátiles en su corola. La posterior revisión de ejemplares indeterminados en el herbario CTES permitió hallar un ejemplar adicional de la misma especie, recolectado en el Paraguay en el año 1980.

El 25 de febrero de 2017 se llevó a cabo otra expedición a la localidad de hallazgo con el fin de buscar frutos de la especie. No fue posible dar con ellos, pero a escasa distancia, en una de las vertientes que nutren de agua a los pantanos, se encontró una especie florecida y fructificada muy similar pero con flores mucho más pequeñas. Un mes más tarde se recorrió nuevamente el área hallándose, esta vez sobre suelo laterítico no hidromórfico, una nueva población de la primera especie, de la que se obtuvo un ejemplar con flores y con un fruto inmaduro.

El estudio de estos ejemplares permitió determinar su pertenencia a la tribu Asclepiadeae. Sin embargo ciertas características vegetativas y florales inusuales, comunes entre ambas especies, imposibilitaron identificar el material a nivel de género y de subtribu, por lo que en la presente contribución se propone un género nuevo para la ciencia cuya posición supragenérica dentro de la subfamilia es por ahora, un enigma.

Aenigma H. A. Keller,
gen. nov.

Caulis volubilis, glabris vel pilosulis, nodos 4 glandulis ornata. Folia opposita, lamina oblongo-lanceolatis vel lanceolatis, basi auriculata, supra sparce adpresso-pilosulis, subtus breviter pilosulis. Inflorescentiae umbelliformes, alternae, subaxillares. Pedunculi interpetiolaris, glabris vel pilosulis. Calices lobulis ciliatis. Corollae lobulis patentibus vel reflexis, revolutae, supra pila unisseriatis cum apicem obtusus vel clavatis. Coronae quinquelobatae gynostegii aequalis vel dupla longioribus. Gynostegium sessile; antherae verticaliter; corpusculo obverse-ovatus vel spatulato, basim appendicem hyalinam ornatum; pollinia pendulis curvatis, caudiculae sigmoideus cum membrana reticulata; capita styli quinqueangulares, supra complanatae.

Typus.— *Aenigma patens* H. A. Keller.

Plantas higrófilas con tallos basales horizontales, verdes o suberosos, radicales en los nudos; ramas volubles, pilósulas a glabras, nudos con cuatro coléteres cónicos extra-axilares visibles. Hojas opuestas, pecioladas; pecíolos glabros a pilósulos, algo acanalados adaxialmente; láminas oblongo-lanceoladas a lanceoladas, las superiores con frecuencia asimétricas, algo falcadas; base auriculada, con 2-7 coléteres cónicos sobre la inserción del pecíolo, blanquecinos o amarillos, libres o a veces soldados entre sí en la base; ápice agudo a acuminado; ambas caras pilósulas, con pocos tricomas adpresos, simples, uniseriados, multicelulares, torulosos y aplanados en distintos ángulos. Inflorescencias pedunculadas, umbeliformes extra-axilares; con 3-12 flores largamente pediceladas, péndulas. Cáliz campanulado, con lóbulos glabros a excepción de unas pocas ciliadas. Corola abaxialmente glabra, lóbulos patentes o reflexos, apenas o totalmente revolutos, superficie adaxial densamente cubierta con pelos simples, cortos a largos, ápice y base de los lóbulos con tricomas vibrátiles de extremos romos, claviformes o capitados. Corona con 5 lóbulos opuestos a

las anteras que duplican o apenas superan en altura al ginostegio. Anteras verticales, rectangulares o cuadrangulares, con membrana apical semicircular aplicada al ginostegio. Ginostegio pentagonal, sésil, cabeza estilar *in vivo* suavemente convexa, aplanada en muestras secas. Polinias largamente reniformes, más o menos curvadas; caudículas sigmoides con una membrana reticulada que amplía su unión con las polinias; retináculo obovado o espatulado con una o dos proyecciones hialinas por debajo de la inserción de las caudículas. Ovario glabro. Frutos angostamente elipsoides o fusiformes, trígonos en sección transversal, con extremos más o menos aguzados, superficie glabra, lisa, variegada con distintos tonos de verde, paredes delgadas. Semillas (sólo vistas en *A. micrantha*) obovadas, pardas, borde con margen grueso, rugoso; ápice dentado y superficie rugosa y papilosa.

Etimología.— *Aenigma* (del Latín: enigma), hace referencia a los caracteres inusuales y a la posición aún indeterminada del género dentro de la filogenia de la tribu Asclepiadeae en Sudamérica.

Aenigma patens H. A. Keller,
sp. nov. Fig. 1, 2 y 3

Planta volubilis, ramis et ramulis pilosulis vel glabris. Folia opposita, longa petiolata; petiolo 0,8-3,5 cm; supra in basi laminae 2-7 glandulis ornata; laminis oblongo-lanceolatis vel lanceolatis, 5-10 x 0,8-2,8 cm, apice acuto, basi auriculata, integerrima, supra sparse adpresso-pilosulis, subtus breviter pilosulis. Inflorescentiae umbelliformes, alternae, subaxillares (3-5 flores). Pedunculis pilosulis vel glabris, floribus pendulis, 15-16 mm diam. Calices lobulis triangularis, ciliatis, adaxialiter com glandulis in axillis. Corollae lobulis lanceolatis patentibus, revoluta, utrinque glabris, supra pilis uniseriatis vel clavatis. Coronae segmentis subcarnosis, exter minute papillosis, 1,9-2,1 mm longis, gynostegium dupla longioribus. Gynostegium ca. 1 mm diam, sessile; antherae verticale, 1-1,2 x 0,6-0,7 mm; corpusculo spatulato, antherarum occultum,

0,08-0,09 x 0,04 mm, basim appendix hyalinae ornata; caudiculae sigmoideus cum membrana reticulata, ca. 0,35 mm mm; pollinibus curvatis, 0,61-0,69 x 0,09 mm; capita styli viridae, quinquangulares, supra complanatae. Ovaria glabra, 1,5 mm longa.

Typus.— ARGENTINA, Prov. Misiones, Iguazú, Reserva San Jorge, 25° 49' 40,7" S – 54° 18' 07,5" W. 12-XII-2016. H. A. Keller & L. J. Rojas 13539 (*holotypus* CTES).

Planta voluble hasta 6 m alt., tallos basales horizontales, radicales en los nudos, base no suberificada, hasta 4 mm diám., ramas volubles pilósulas o glabras, tricomas simples, multicelulares, 0,5-1 mm long. Nudos con 4 coléteres extra-axilares cónicos, blanquecinos ca. 1 mm long, en el ápice son antrorsos y protegen a las yemas. Ramas floríferas con yemas subaxilares, usualmente en cada nudo una desarrolla en inflorescencia y la otra en una nueva rama florífera. Hojas opuestas, pecíolos verde-rojizos 0,8-3,5 cm long x 0,8-1,5 mm diám, glabros o pilósulos. Láminas 5-10 x 0,8-2,8 cm, oblongo-lanceoladas en nudos basales, lanceoladas en nudos superiores, con frecuencia falcadas; base profundamente cordada a auriculada; ápice agudo a acuminado; borde entero, suavemente ondulado; nervaduras rojizas en la cara adaxial, verdes y prominulas en la cara abaxial; 2-7 coléteres blanquecinos en la inserción del pecíolo, superficie adaxial adpreso pilósula, pelos frágiles, simples, pluricelulares, torulosos, no perceptibles a simple vista, de 0,2-1,1 mm long.; superficie abaxial con escasos pelos simples, pluricelulares, de hasta 0,5 mm long. Inflorescencias cimosas umbeliformes subaxilares, alternas, 3-5 flores; pedúnculo glabro, rojizo *in vivo*, 1,2-2,2 cm long., pedicelos 0,9-1,6 cm long. glabros o con unos pocos tricomas similares a los de las hojas; brácteas triangulares 0,4-0,8 x 0,2-0,4 mm. Flores péndulas, 15-16 mm diám.; cáliz anchamente urceolado, tubo glabro, 1 mm long x 1,2 mm diám., lóbulos triangulares, ciliados, 0,8-1 x 0,7-0,8 mm, un coléter blanco, cónico entre cada lóbulo, exerto en el botón floral; corola rotácea, tubo 1-1,1

mm long. x 1-1,2 mm diám., lóbulos patentes, lanceolados, 6,8-7,3 x 1,8-2,1 mm, completamente revolutos luego de la antesis,

superficie abaxial glabra, verde claro, con 5 venas longitudinales verde oscuras, superficie adaxial amarillenta, con bordes y venas

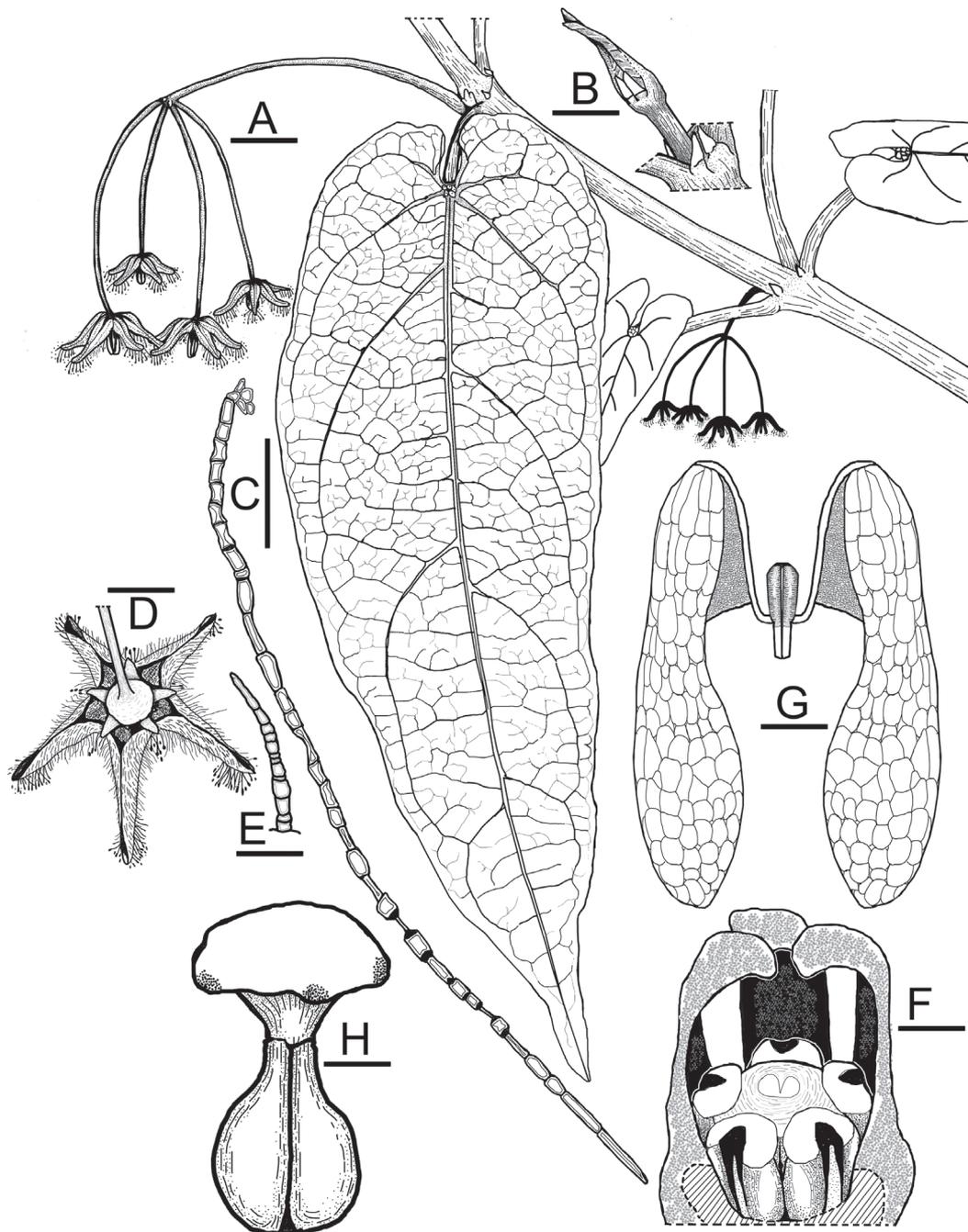


Fig. 1. *Aenigma patens* H. A. Keller. A) Rama florífera. B) yema apical mostrando posición de coléteres. C) tricoma del epifilo. D) flor vista desde atrás. E) cilia del cáliz. F) corona y ginostegio en vista superior oblicua. G) polinario. H) cabeza estilar y ovario. (Escala en mm. A: 7; B:2; C: 0,1; D: 4; E: 0,2; F: 0,6; G: 0,07; H: 0,3). Dibujos del autor.

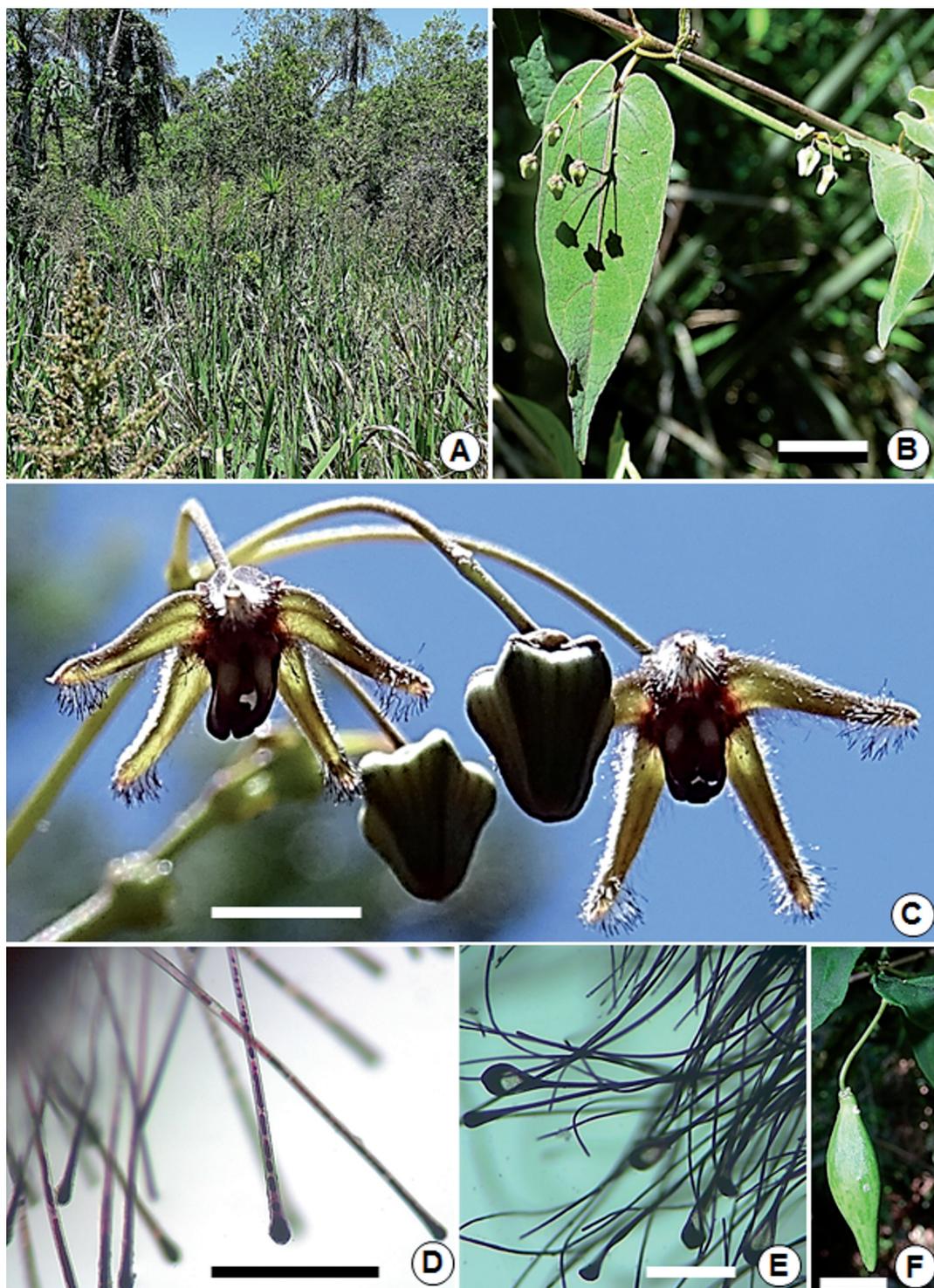


Fig. 2. *Aenigma patens* H. A. Keller. A) Ambiente típico. B) rama con botones. C) flores. D) pelos claviformes del ápice de los lóbulos de la corola. E) pelos claviformes de la base de los lóbulos de la corola. F) fruto inmaduro (Escala en mm, B: 13; C: 7; D: 0,3; E: 0,2; F: 20). Fotos del autor.

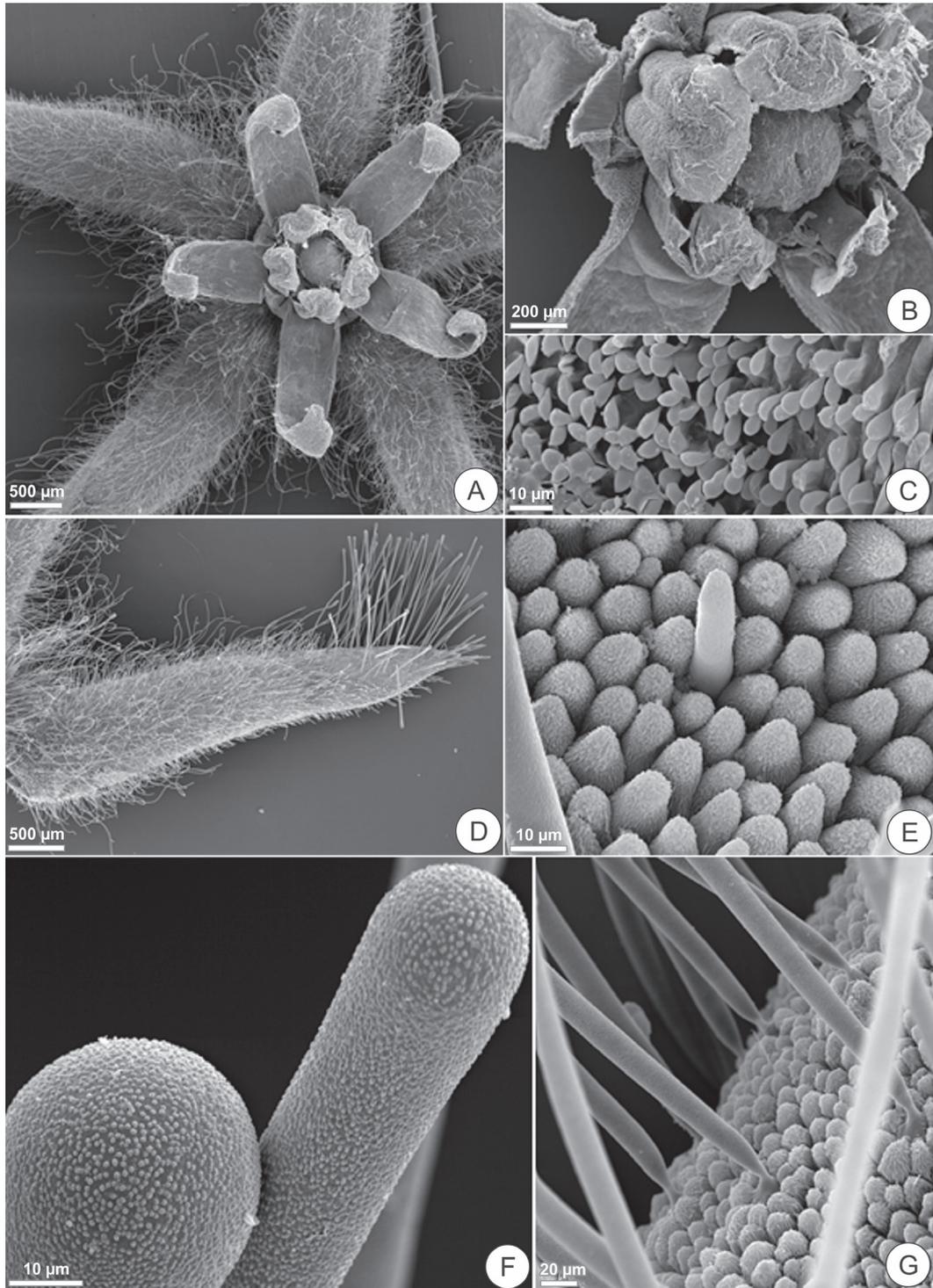


Fig. 3. *Aenigma patens* H. A. Keller. A) flor en vista superior con la corona abierta para mostrar el ginostegio. B) anteras. C) papilas de la corona. D) lóbulo de la corola donde se aprecian tipos de pelos. E) papilas y pelo corto de la corola. F) ápice de pelos vibrátiles. G) base de pelos vibrátiles. (Fotos del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido Secretaría General de Ciencia y Técnica - UNNE).

rojizas, cubierta de papilas y con tricomas simples, pluricelulares, de 0,1-1,2 mm long., ápice con un mechón de numerosos tricomas claviformes vibrátiles, base con 5-8 tricomas vibrátiles, claviformes a capitados, negros a morados, superficie verrucosa, base con una constricción de ca 1/3 del diámetro de cuerpo del tricoma. Corona doblando en altura al ginostegio; lóbulos 5, apicalmente conni-ventes, opuestos a las anteras, blanquecinos con bordes violáceos, apenas soldados entre sí en su base, 1,9-2,1 x 0,7-0,8 mm, oblongos, carnosos; base violácea ensanchada ca. 0,7 mm lat.; ápice violáceo, agudo, incurvo, superficie externa papilosa. Ginostegio sésil, 0,9-1,1 mm largo, 0,7-0,8 mm ancho en la base; cabeza estilar pentagonal, 0,8-1 mm diámetro, verde y convexa *in vivo*, con una cavidad oscura en cada arista; anteras verticales, rectangulares, 1-1,2 x 0,6-0,7 mm, ápice triangular incurvo que acompaña parcialmente el contorno de la cabeza estilar, membranas apicales semicirculares blancas. Polinias largamente reniformes, curvadas, 0,61-0,69 x 0,09 mm, con la constricción ubicada en el tercio superior; caudículas sigmoides, ca. 0,35 mm long., la unión con las polinias se extiende basalmente mediante una membrana translúcida, reticulada en la superficie interna, que se une a la polinia a lo largo del cuarto superior y a las caudículas a lo largo de los tres cuartos superiores; retináculo obovado-espátulado, 0,08-0,09 x 0,04 mm, oculto *in vivo*, con una proyección basal hialina oblonga ca 0,03 mm long. situada por debajo de la inserción de las caudículas. Ovario dialicarpelar, 1,5 mm long. x 1 mm diám., superficie externa lisa. Frutos inmaduros elipsoides, trígono, variegados, con paredes delgadas.

Paratypi.— ARGENTINA, Prov. Misiones, Iguazú, Reserva San Jorge, 25° 50' 4,3" S – 54° 18' 01,2" W. 21-III-2017. H. A. Keller, K. M. Keller & L. J. Rojas 13600 (CTES, SI, LIL). PARAGUAY, Depto. Amambay, Cerro Corá. 22-VIII-1980. A. Schinini & E. Bordas 20342 (CTES).

Etimología.— El epíteto específico hace referencia a las flores con lóbulos de la corola patentes.

Aenigma micrantha H. A. Keller,
sp. nov. Fig. 4, 5 y 6

A. patens H. A. Keller *affinis sed inflorescentia 7-12 florum, floribus parvis, lobi corollae reflexis, lobi coronae longitudine ginostegium paulo superantes.*

Typus.— ARGENTINA, Prov. Misiones, Iguazú, Reserva San Jorge, 25° 49' 43,8" S – 54° 18' 04,2" W. 25-II-2017. H. A. Keller & L. J. Rojas 13591 (*holotypus* CTES).

Planta voluble hasta 7 m alt., tallos hasta 1 cm diám., glabros o con unos pocos pelos simples, pluricelulares ca. 0,4-1 mm long, base suberificada. Nudos con 4 coléteres extra-axilares cónicos, blanquecinos, ca. 1 mm long, los del ápice son antrorsos protegiendo a las yemas. Ramas floríferas con yemas subaxilares, usualmente en cada nudo una desarrolla en inflorescencia, la otra en una nueva rama florífera. Hojas opuestas, pecíolos 1-2,1 cm long x 0,8-1,5 mm diám., glabros o pilósulos. Láminas 5-12,8 x 0,8-3,5 cm, oblongo-lanceoladas a lanceolado-elípticas en nudos basales, lanceoladas en nudos superiores, con frecuencia falcadas; base profundamente cordada a auriculada; ápice agudo hasta acuminado; borde entero, suavemente ondulado; cara adaxial rugosa debido a las nervaduras inmersas; 4 coléteres amarillos en la inserción del pecíolo, superficie adaxial adpreso pilósula, pelos frágiles simples, pluricelulares, torulosos, no perceptibles a simple vista, de 0,2-1 mm long.; superficie abaxial con escasos pelos simples de hasta 0,5 mm long. Inflorescencias cimosas umbeliformes subaxilares, alternas, 7-12 flores; pedúnculo glabro o pilósulo, amarillento *in vivo*, 2-3 cm long., pedicelos 2,5-2,7 cm long.; brácteas lanceoladas 1-1,2 x 0,4-0,6 mm. Flores péndulas, 3-4 mm diám.; cáliz anchamente urceolado, tubo glabro, 0,6 mm long x 0,7 mm diám., lóbulos triangulares, ciliados, 0,4-0,5 x 0,3-0,4 mm, un coléter có-

nico entre cada lóbulo; corola rotácea, tubo 0,9-1 mm long. x 0,8-0,9 mm diám., lóbulos reflexos, ovados, 1,5-1,8 x 0,8-1,1 mm, algo revolutos luego de la antesis, superficie abaxial glabra, morada, superficie adaxial violácea, cubierta de papilas y con numero-

sos tricomas vibrátiles de 0,1-0,7 mm long., con ápice blanco o rojizo, romo u obtuso, superficie verrucosa y base con una constricción de ca. 1/2 el diámetro del cuerpo del tricoma. Corona apenas superando en altura al ginostegio; lóbulos 5, opuestos a las ante-

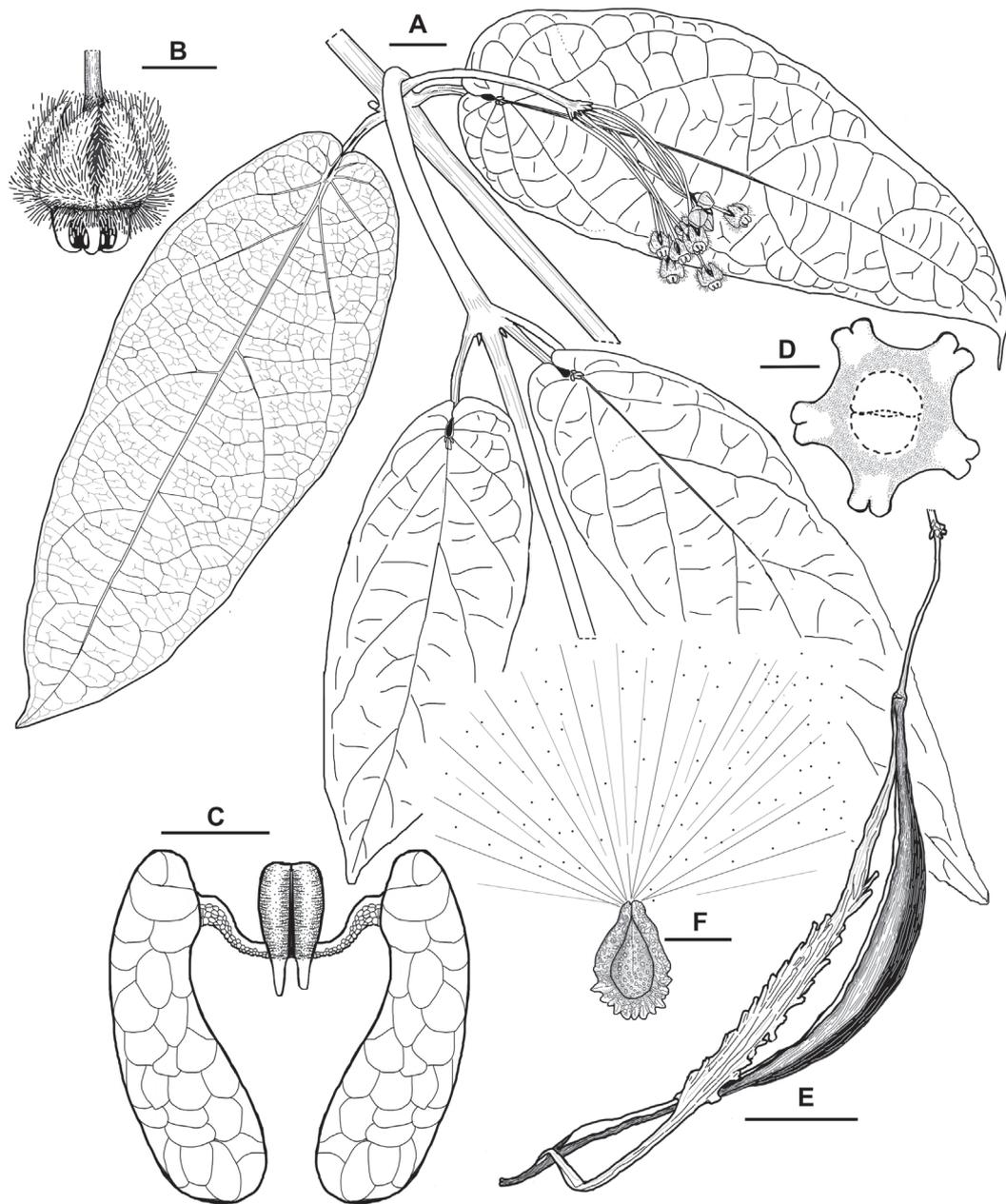


Fig. 4. *Aenigma micrantha* H. A. Keller. A) Rama florífera. B) Flor. C) Polinario. D) Cabeza estilar vista desde abajo. E) Fruto abierto exhibiendo la placenta. F) Semilla. (Escala en mm. A: 6; B: 1,5; C: 0,08; D: 0,3; E: 6). Dibujos del autor.

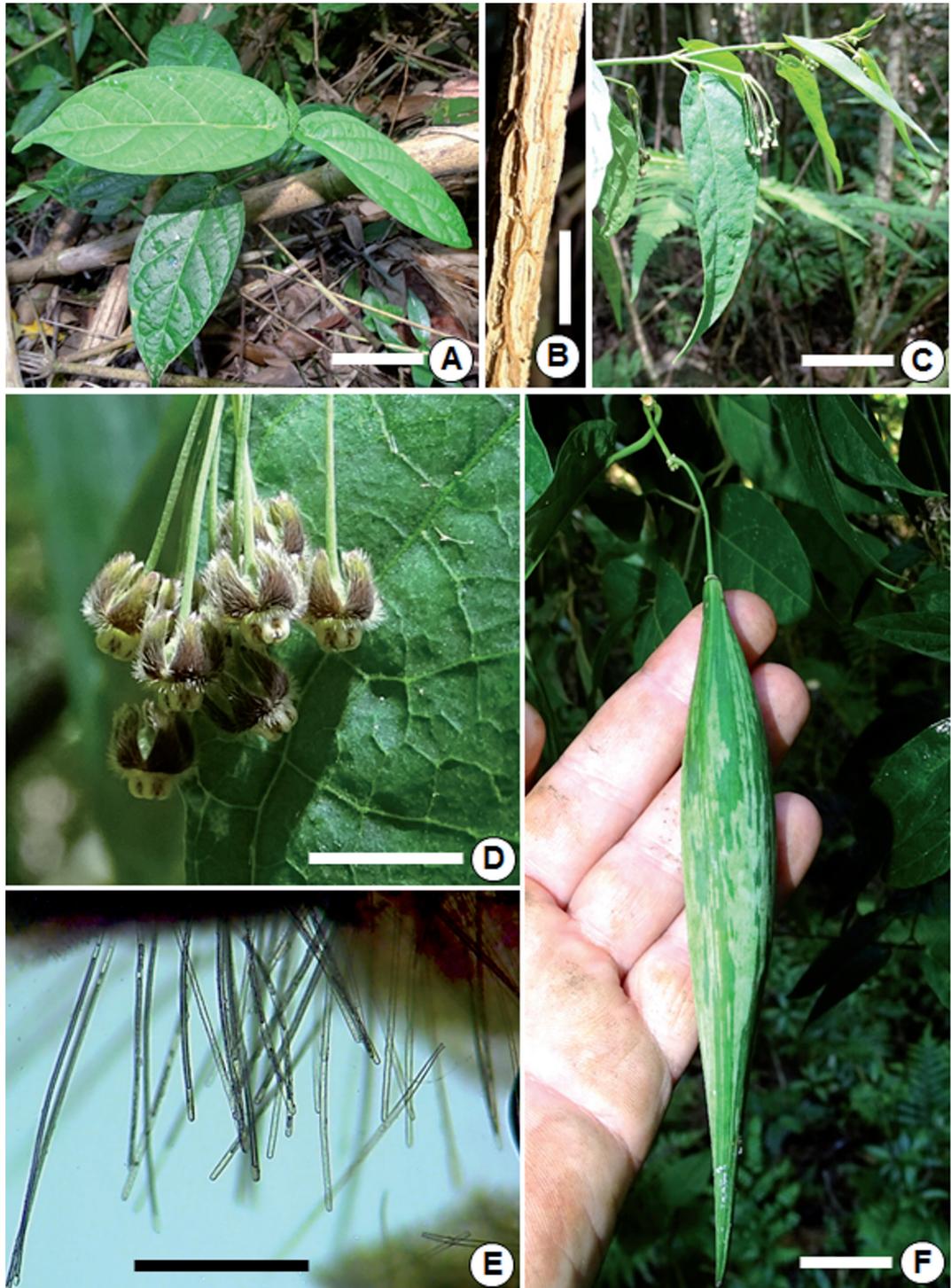


Fig. 5. *Aenigma micrantha* H. A. Keller. A) Vástago con hojas. B) parte basal del tallo. C) Rama florífera. D) Flores. E) Tricomas obtusos del ápice de un lóbulo de la corola. F) Fruto. (Escala en mm, A: 75; B: 10; C: 30; D: 6; E: 0,3; F: 20). Fotos del autor.

ras, blanquecinos a violáceos, libres entre sí, 0,9-1,1 x 0,2-0,35 mm, oblongo-lanceolados; base ensanchada ca. 0,5 mm lat.; ápice agudo, incurvo, acompañando el contorno del ginostegio, superficie externa papilosa. Ginostegio sésil, 0,6-0,8 mm largo; cabeza estilar pentagonal, 0,8-0,9 mm diám., aplanada en muestras secas, verde y algo convexa *in vivo*; anteras verticales, cuadrangulares, 0,5-0,7 x 0,3-0,4 mm, ápice triangular que acompaña la curvatura de la cabeza estilar, membranas apicales semicirculares blancas. Polinias largamente reniformes, 0,31-0,38 x 0,06 mm, con la constricción en el tercio superior; caudículas sigmoides, ca. 0,15 mm long., la unión con las polinias se extiende basalmente mediante una delgada membrana traslúcida, reticulada en su cara interna; retináculo obovado, 0,07-0,09 x 0,04 mm, visible *in vivo*, con una proyección hialina oblonga ca. 0,02 mm long. por debajo de la inserción de las caudículas, o a veces con dos proyecciones divergentes, con frecuencia desiguales en longitud y curvadas. Ovario dialicarpelar, 1,5 mm long. x 1 mm diám., superficie externa lisa. Folículos simples (no geminados), 13-15 cm long. x 2-2,5 cm diám., fusiformes, trígono en sección transversal, superficie externa longitudinalmente variegada con tonos verde-oscuros y blanco-verdosos, base y ápice agudos. Placenta parda, con proyecciones oblongas en los bordes. Semillas ca. 80-95 por folículo, 0,6-1,0 x 0,4-0,7 mm, obovadas, pardas, ápice dentado, borde con margen engrosado rugoso, parte central con superficie papilosa; penacho 20-50 microm long.

Etimología.— El epíteto específico hace referencia al tamaño de las flores, significativamente más pequeñas que las de la especie tipo.

Observaciones ecológicas.— El individuo de donde se obtuvo el ejemplar tipo de *Aenigma patens* H.A.Keller crece en el borde de un bosque pantanoso rodeado de selva subtropical, a 308 m de altitud, en el Departamento Iguazú, Misiones, Argentina. Las ramas horizontales que se asientan sobre el

fango son radicales en los nudos, por lo que el ejemplar cuenta con varios vástagos volubles, dando la apariencia de una población densa con numerosos ejemplares. En el pantano el dosel está compuesto por un estrato leñoso con predominancia de *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth.) O. Berg. (Myrtaceae) y *Sapium haematospermum* Müll. Arg. (Euphorbiaceae). Sobre dicho sustrato leñoso se enroscan especies volubles como *Stigmaphyllon bonariense* (Hook. & Arn.) C. E. Anderson (Malpighiaceae) y *Vigna longifolia* (Benth.) Verdc. (Fabaceae). El estrato inferior se constituye principalmente de hierbas como *Hyptis uliginosa* A. St.-Hil. ex Benth. (Lamiaceae), *Isöetes* sp. (Isöetaceae), así como también diversas poáceas y ciperáceas. En el Paraguay, la etiqueta del ejemplar Schinini & Bordas 20342 señala que la muestra fue recolectada en un arroyo interrumpido en interior de selva, por lo que se puede suponer un nicho ecológico asociado a humedales. Sin embargo los paratipos (Keller *et al.*, 13600) fueron obtenidos a partir de una población hallada a unos 500 m de la localidad donde se halló el tipo, a 327 m de altitud, en interior de selva con predominancia de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) y sobre suelo laterítico profundo, sugiriendo que la especie cuenta con cierta plasticidad en lo que respecta a requerimientos edáficos. En cuanto a su fenología, hasta ahora los datos corresponden a los tres únicos registros, a una campaña posterior y a un ejemplar que se encuentra bajo cultivo, encontrándose en flor desde diciembre hasta julio. Las flores tienen un aroma suave, avinagrado.

La población hasta el presente conocida de *Aenigma micrantha* H. A. Keller medra junto a una vertiente de agua en interior de selva, a 307 m de altitud. Los tallos basales de los especímenes se fijan al sustrato orgánico en los bordes de un barranco de arcilla hidromórfica. En el sotobosque predomina la caña *Merostachys clausenii* Munro (Poaceae) y algunos ejemplares de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae). Se hallaron botones, flores y frutos maduros en febrero y marzo.

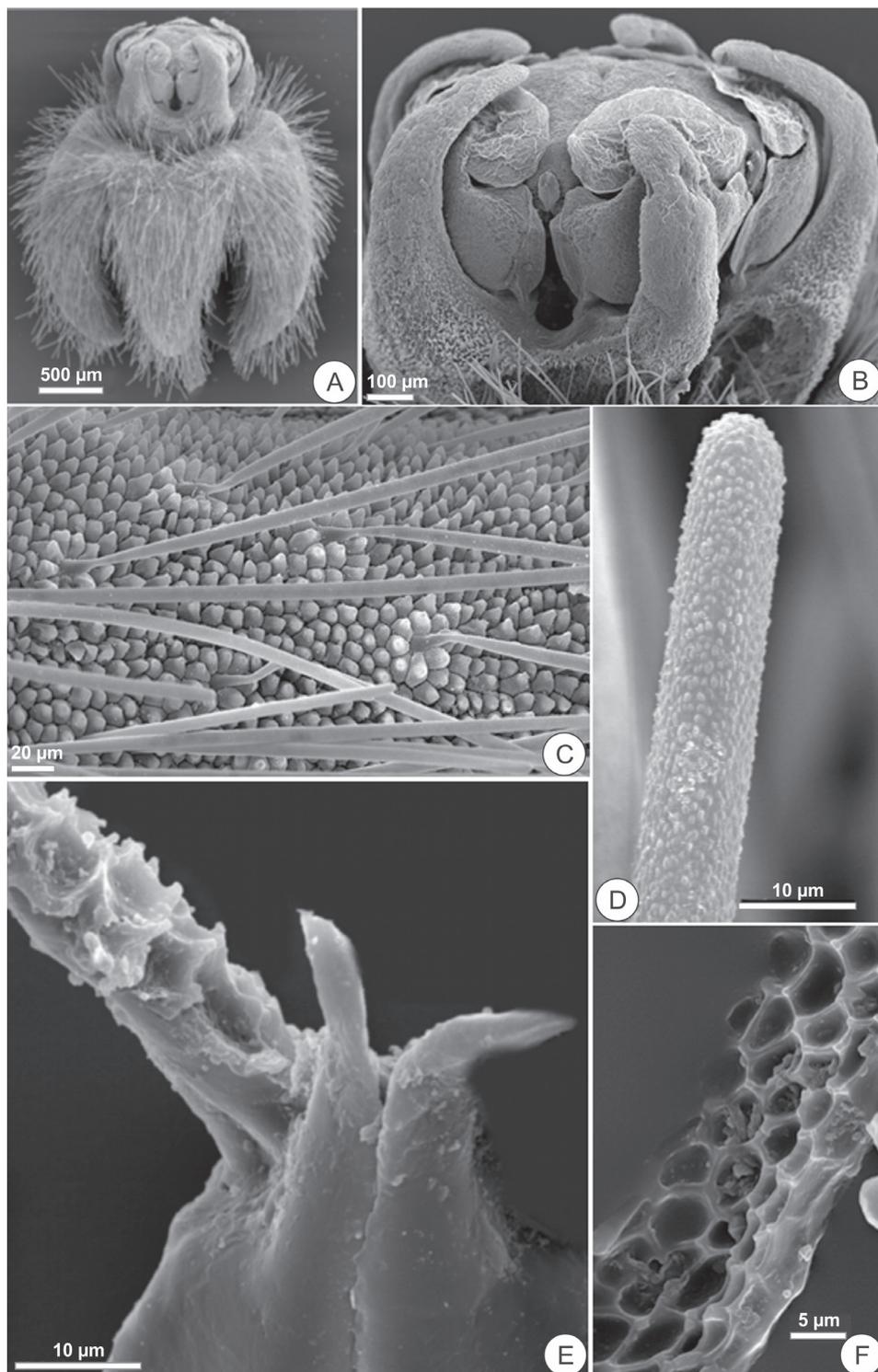


Fig. 6. *Aenigma micrantha* H. A. Keller. A) flor. B) corona y ginostegio. C) papilas y base de los pelos de la corola. D) ápice de un pelo de la corola. E) apéndices basales del retináculo. F) membrana reticulada de las caudículas. (Fotos del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido Secretaría General de Ciencia y Técnica – UNNE).

En ambas especies se han observado pequeños dípteros visitando las inflorescencias. Aunque el tamaño de las flores es muy reducido, es posible que la forma de los tricomas de la corola pueda guardar alguna relación con la atracción de polinizadores, como ocurre con representantes de otras subtribus de Asclepiadoideae que tienen tricomas vibrátiles. Tanto los tricomas claviformes de *A. patens* H. A. Keller, como los tricomas con extremos romos de *A. micrantha* H. A. Keller tienen las superficie verrucosa y presentan un estrangulamiento o contracción notable cerca de la base (Figs. 3G y 6C), sendos caracteres que podrían facilitar su movimiento oscilante por corrientes de aire, por cuanto en ambos casos pueden considerarse tricomas móviles o vibrátiles.

Estado de conservación.— No conociéndose más de tres poblaciones de la especie, *Aenigma patens* H. A. Keller debe ser considerada en peligro crítico (Cr) siguiendo los criterios de IUCN (2001). Las poblaciones de la Argentina se encuentran en el interior de una reserva privada, en un sector no muy alejado de caminos y actividades antrópicas productivas. Los humedales de Misiones en condiciones equivalentes, con frecuencia son invadidos por *Hedychium coronarium* König (Zingiberaceae), planta rizomatosa que suele reemplazar a gran parte de la vegetación nativa. Por ello es necesario efectuar un monitoreo periódico de la localidad donde se coleccionó el tipo y de los ambientes que pueden constituir un nicho ecológico para la especie, así como también iniciar programas para su reproducción y conservación *ex situ*.

En lo que respecta a *Aenigma micrantha* H. A. Keller, endémica de la Reserva San Jorge, Iguazú, sólo se conoce la población de la cual se obtuvo el ejemplar tipo, con dos ejemplares adultos y cinco renuevos, siendo el ambiente igualmente susceptible a especies invasoras, por lo que valen las mismas consideraciones de conservación y manejo indicadas para la especie tipo.

OBSERVACIONES TAXONÓMICAS Y CLAVE PARA DETERMINAR LAS ESPECIES DEL GÉNERO

Además de los caracteres que se mencionan en la siguiente clave y en la diagnosis, las dos especies pueden distinguirse por los siguientes atributos. *Aenigma patens* presenta tallos siempre verdes, no suberificados en la base. En cambio los ejemplares de mayor tamaño de *A. micrantha* presentan la base de los tallos suberificada, blanquecina, con domos amarillentos anastomosados. Los tallos y pecíolos juveniles de *A. patens* son verde-rojizos a rojizos, los de *A. micrantha* son verde-amarillentos. *A. patens* presenta 2-7 coléteres foliares blanquecinos, libres, mientras que las muestras de *A. micrantha* estudiadas presentan 4 coléteres amarillos en la base de la lámina, dos centrales grandes, soldados basalmente y dos laterales más pequeños. Las láminas foliares de *A. patens*, especialmente cuando jóvenes son verde-azuladas con nervaduras rojizas, tornándose violáceas antes de la abscisión y la superficie adaxial es lisa; en *A. micrantha* las láminas foliares son verde amarillentas, las nervaduras blanquecinas y la superficie adaxial rugosa.

- | | | |
|----|---|---------------------------|
| 1 | Inflorescencias con 3-5 flores. Flores de 14-16 mm de diámetro, lóbulos de la corola patentes con tricomas vibrátiles claviformes en la cara adaxial | <i>A. patens</i> |
| 1' | Inflorescencias con 7-12 flores. Flores de 3-4 mm de diámetro, lóbulos de la corola reflexos con tricomas vibrátiles de ápice obtuso en la cara adaxial | <i>A. micrantha</i> |

DISCUSIÓN

¿POR QUÉ UN NUEVO Y ENIGMÁTICO GÉNERO?

En el Continente Americano la subfamilia Asclepiadoideae está representada por dos tribus, Marsdeniae Benth. y Asclepiadeae Duby (Endress *et al.*, 2014). Dentro de la primera tribu, el género *Marsdenia* R. Br. constituye el único linaje de Asclepiadoideae de América con polinias erectas (Rapini *et*

al., 2007). *Aenigma* H. A. Keller tiene polinias pendientes por lo que no puede pertenecer a dicha tribu.

Asclepiadeae Duby cuenta en total con once subtribus, diez de las cuales cuentan con géneros que han sido mencionados para Sudamérica: *Astephaninae* Endl., *Asclepiadinae* Decne. ex Miq., *Cynanchinae* K. Schum., *Diplolepiniae* Liede & Meve, *Gonolobinae* G. Don. ex Liede, *Metastelmatinae* Endl. ex Meisn., *Oxypetalinae* E. Fourn., *Orthosiinae* Liede & Rapini, *Pentacyphinae* Liede & Meve y *Tassadiinae* Liede & Meve (Endress *et al.*, 2014).

En el marco de referencia que ofrece la diversidad de géneros sudamericanos que componen estas subtribus, las hojas pilósulas con base auriculada, los tricomas vibrátiles que presentan los lóbulos de la corola, las proyecciones o apéndices hialinos en la base del retináculo y la membrana con superficie interna reticulada que amplía la unión de las caudículas con las polinias, son caracteres que, en su singularidad o combinados, distinguen a *Aenigma* H. A. Keller. Más allá de estos atributos notables, por el momento el género manifiesta una posición incierta dentro de las subtribus de *Asclepiadoideae* de Sudamérica por las siguientes razones:

La subtribu *Astephaninae* Endl. comprende un solo género que ha sido mencionado para América, *Astephanus* R. Br., con especies carentes de corona, que en la actualidad han sido transferidas a otros géneros (Liede, 1994; Liede-Schumann *et al.*, 2005), por lo que no hay actualmente representantes del género documentados en el continente.

La subtribu *Asclepiadinae* Decne. sólo está representada en América del Sur por *Asclepias* L. (Goyder *et al.*, 2007), género que se caracteriza por poseer lóbulos de la corola cuculados (Fontella y Konno, 2005), *Aenigma* H. A. Keller tiene la corona con lóbulos aplanados.

La subtribu *Cynanchinae* K. Schum. está representada en Sudamérica por el género *Cynanchum* L. Las secciones americanas de este género no tienen pelos largos en la corola, y se caracterizan por poseer la corona, cuando presente, con las piezas soldadas 1/3

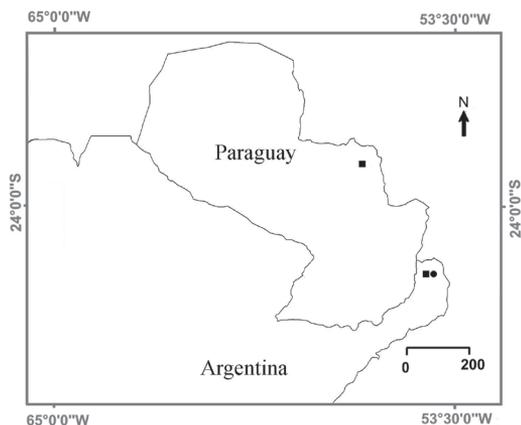


Fig. 7. Mapa de distribución de *Aenigma patens* H. A. Keller (cuadrados) y *A. micrantha* H. A. Keller (círculo).

o más de su altura, a excepción de la sección *Microphyllum* Liede recientemente transferida a un género de *Orthosiinae* (Liede-Schumann y Meve, 2013), cuyos lóbulos de la corona están soldados basalmente, pero en este caso la corola es glabra o con tricomas cortos (Liede y Meve, 1997). *Aenigma* H. A. Keller cuenta con lóbulos de la corona soldados basalmente y la corola presenta tricomas largos.

En *Diplolepis* R. Br., el único género de *Diplolepiniae* Liede & Meve, las especies se distribuyen en el sur de la Argentina y de Chile, tienen rizomas leñosos y el retináculo es lanceolado a subromboidal (Hechem *et al.*, 2012). *Aenigma* H. A. Keller no tiene rizoma leñoso y el retináculo es obovado o espatulado.

Hasta el presente no se han descrito tricomas vibrátiles en *Gonolobinae* G. Don. ex Liede, sin embargo esta subtribu cuenta con representantes que tienen flores similares a las de *Stapeliinae* G. Don., tratándose probablemente de un caso de evolución convergente debido a la polinización por dípteros de ambos grupos (Heyne, 2000). Esta subtribu está representada por más de 20 géneros en Sudamérica, 13 de las cuales se encuentran en el Cono Sur (Morillo *et al.*, 2016). Por lo general son plantas con tricomas glandulares, las polinias suelen ser subhorizontales a pendientes y el retináculo sagitado (Morillo,

2012). Sin embargo, *Tylodontia* Griseb., es un género cubano de esta subtribu sin pelos glandulares y con retináculo ovado-elíptico, pero los tallos son densamente pubescentes (Mangelsdorff *et al.*, 2016). *Aenigma* H. A. Keller no tiene pelos glandulares, sus tallos son pilósulos o glabros, sus polinias son pendientes y el retináculo es obovado o espatulado.

La tribu Metastematinae Endl. ex Meisn. cuenta con 12 géneros representados en Sudamérica (Endress *et al.*, 2014), uno de ellos *Rhyssostelma* Decne., fue recientemente transferido a *Oxypetalum* R. Br. (Liede y Meve, 2015). Los demás géneros se distinguen de *Aenigma* H.A.Keller por los siguientes caracteres. *Peplonia* Decne. es un género con inflorescencias axilares opuestas (Silva *et al.*, 2012). Las especies de los géneros *Morilloa* Fontella, Goes & S. Cáceres y *Nautonia* Decne carecen de corona (Fontella, 2005; Fontella *et al.*, 2014), mientras que las de *Ditassa* R. Br. poseen corona doble (Konno y Fotella, 2005). Las especies de *Barjonia* Decne, *Minaria* T. U. P. Konno & Rapini y *Nephradenia* Decne pueden tener corona simple, pero las caudículas se insertan lateralmente en las polinias, salvo algunas especies de *Minaria* T. U. P. Konno, un género que se constituye exclusivamente de plantas con ramas erectas o postradas (Konno *et al.*, 2006). En *Blepharodon* Decne los segmentos de la corona son cimbiformes o cuculados (Ferreira y Pereira, 2005). *Hypolobus* E. Fourn. es un género monotípico con tallos velutinos y la corona inconspicua (Fournier, 1885). *Metastelma* R. Br. cuenta invariablemente con especies de hojas lineares (Liede y Meve, 1997). En las especies de *Petalostelma* E. Fourn. la corona cuenta con segmentos pequeños subhorizontales (Fournier, 1885).

Los géneros de las subtribus Orthosiiinae Liede & Rapini y Tassadiinae Liede & Meve se caracterizan por incluir especies con inflorescencias por lo general axilares, opuestas (Endress *et al.*, 2014), en *Aenigma* H. A. Keller son sub-axilares, alternas.

Los géneros de la subtribu Oxypetalinae E. Fourn. se caracterizan por poseer especies con lóbulos de la corola generalmente re-

torcidos (Heyde, 2000) y cabeza estilar con apéndices estigmáticos (Calviño *et al.*, 2014; Goyder, 2004). *Aenigma* H. A. Keller cuenta con cabeza estilar aplanada o suavemente convexa sin apéndices estigmáticos, los lóbulos de la corola son patentes o reflexos, revolutos pero no retorcidos.

La subtribu Pentacyphinae Liede & Meve comprende un solo género, *Pentacyphus* Schltr. con tres especies andinas de corola campanulada y polinias medifijas o sub-basifijas.

En suma, los caracteres vegetativos y reproductivos del material estudiado examinados a la luz de la variabilidad morfológica de los géneros de Asclepiadoideae del Continente Americano, establecen un marco referencial apropiado para proponer un género nuevo para la ciencia. Sin embargo es difícil adelantar su pertenencia a algunas de las subtribus establecidas, pudiendo el material corresponder incluso a una nueva categoría supragenérica, por lo que la posición taxonómica de *Aenigma* H. A. Keller dentro de las Asclepiadoideae del nuevo mundo, constituye un enigma que deberá resolverse mediante estudios de filogenia molecular.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi gratitud al Dr. Gilberto Morillo (Universidad de Los Andes, Mérida) por sus valiosas enseñanzas sobre la subfamilia Asclepiadoideae. Al Dr. Wolfgang Schuhly (University Graz) por las correcciones del texto en latín. A la Lic. Sara G. Tressens (IBONE-CONICET) por la lectura del manuscrito y sus sugerencias. Al Dr. David Goyder (Royal Botanic Garden, Kew), la Dra. Sigrid Liede y el Dr. Ulrich Meve (University of Bayreuth) por la bibliografía y la información suministrada. Al Lic. Gustavo Aparicio (Fundación Hábitat y Desarrollo) y a la Ing. Liliana Rivero (Arauco SACIF) por posibilitar las campañas que permitieron hallar el ejemplar tipo de la especie. A Lucas J. Rojas y Karina M. Keller por su colaboración en las tareas de campo. A Patricia Rocha y Evelyn Duarte por su asistencia en microscopía. A los revisores por sus valiosas sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- Calviño C. I., Fernandez M., Ezcurra C. 2014. Is the southern South American genus *Tweedia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae) monophyletic? Molecular phylogenies, distribution and taxonomy. *Taxon* 63 (6): 1265-1274.
- Coombs G, Dold A. P., Peter C. I. 2011. Generalized fly-pollination in *Ceropegia ampliata* (Apocynaceae-Asclepiadoideae): The role of trapping hairs in pollen export and receipt. *Plant Systematics and Evolution* 296 (1):137-148.
- Endress M. E., Liede-Schumann S., Meve U. 2014. An updated classification for Apocynaceae. *Phytotaxa* 159 (3): 175-194.
- Ezcurra C. 1999. Asclepiadaceae. Pp. 78-98 in: Zuloaga, F.O. & Morrone, D. (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de Argentina*, vol. 2. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Ezcurra C., Fontella Pereyra J., Kinoshita L. 2008. Apocynaceae (incl. Asclepiadaceae). Pp. 1090-1143 in: Zuloaga, F.O., Morrone, D. & Belgrano, M. (eds.), *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur*, vol. 2. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Ferreira M. V., Pereira F. C. 2005. *Blepharodon*, p. 101-104. In: M. das G. L. Wanderley, G. J. Shepherd, T. S. A. Melhem & A. M. Giullietti (Coord.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP, v. 4.
- Fontella-Pereira J. 2005. Chave para os gêneros, p. 94-95. In: M. das G. L. Wanderley, G. J. Shepherd, T. S. A. Melhem & A. M. Giullietti (Coord.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP, v. 4.
- Fontella-Pereira J., Konno T. U. P. 2005. *Asclepias*, p. 98-100. In: M. das G. L. Wanderley, G. J. Shepherd, T. S. A. Melhem & A. M. Giullietti (Coord.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP, v. 4.
- Fontella-Pereira J., Santos R. G. P., de Goes M. B., Cáceres Moral S. A. 2014. Notas taxonómicas sobre *Hemipogon* subgen. *Astephanopsis*, y descripción de un nuevo género (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae, Metastelmatinae). *Bonplandia* 23(1): 25-31.
- Fontella-Pereira J., Valente M. C., Marquete N. M. S., Ichaso C. L. F. 2004. Apocináceas-Asclepiadoídeas. In: Reis, A. (Ed.) *Flora ilustrada catarinens. Herbário Barbosa Rodrigues*, Itajaí, pp. 1-250.
- Fournier E. 1885. Asclepiadaceae. En Martius C. F. P., von Eichler A. G., Urban I (eds.) *Flora Bras.* 6: 27-331.
- Goyder D. J. 2004. An Amplified Concept of *Philibertia* Kunth (Apocynaceae: Asclepiadoideae), with a Synopsis of the Genus. *Kew Bulletin* 59 (3): 415-451.
- Goyder D. J., Ashley N., Liede-Schumann S. 2007. Phylogenetic relationships in subtribe Asclepiadinae (Apocynaceae: Asclepiadoideae). *Annales de Missouri Botanical Garden*. 94: 423-434
- Hechem V., Ezcurra C., Zuloaga F. O. 2012. Systematic study of the South American genus *Diplolepis* (Apocynaceae). *Darwiniana* 50 (2): 296-317.
- Heyne C. O. 2000. A key to American Asclepiad Genera. *Asklepios* 79: 29-36.
- IUCN. 2001. The IUCN Red List of Threatened Species, version 2001.4. IUCN Red List Unit, Cambridge, UK, accessed March 2014. <<http://www.iucnredlist.org/>>.
- Jürgens A., Dötterl S., Meve U. 2006. The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegieae). *New Phytologist* 172:452-468.
- Kambale S. S., Surveswaran S., Yadav S. R. 2014. Two new species of *Brachystelma* Sims (Apocynaceae: Asclepiadoideae-Ceropegieae) from the Western Ghats of India. *Kew Bulletin* 69: 9493, 10 pp.
- Khanum R., Surveswaran S., Meve U., Liede-Schumann S. 2016. *Cynanchum* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): A pantropical Asclepiadoid genus revisited. *Taxon* 65 (3): 467-486.
- Konno T. U. P., Fontella-Pereira J. 2005. *Ditassa*, p. 107-111. In: M. das G. L. Wanderley, G. J. Shepherd, T. S. A. Melhem & A. M. Giullietti (Coord.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP, v. 4.
- Konno T. U. P., Rapini A., Goyder D. J., Chase M. W. 2006. The new genus *Minaria* (Asclepiadoideae, Apocynaceae). *Taxon* 55 (2): 421-430.
- Liede S. 1994. Myth and reality of the subtribe *Astephaninae* (Decne.) Schumann (Asclepiadaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 81-98.
- Liede S., Meve U. 1997. Some clarifications, new species, and new combinations in American *Cynanchinae* (Asclepiadaceae). *Novon* 7: 38-45.
- Liede S., Meve U. 2015. Synonymy of three South American genera in Apocynaceae, and new combinations in *Oxypetalum* and *Tassadia*. *Phytotaxa* 202 (1): 035-044.

- Liede-Schumann S., Meve U. 2013. The Orthosiinae revisited (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae). *Annales of Missouri Botanical Garden* 99 (1): 44-81.
- Liede-Schumann S., Rapini A., Goyder D. J., Chase M. W. 2005. Phylogenetics of the New World Subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae-Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae, and Gonolobinae. *Systematic Botany* 30 (1): 184-195.
- Mangelsdorff R. D., Meve U., Liede-Schumann S. 2016. Phylogeny and circumscription of Antillean *Anemotrochus*, gen. nov., and *Tylodontia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae: Gonolobinae). *Willdenowia* 46 (3): 443-474.
- Morillo G. 2012. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Pittieria* 36: 13-57.
- Morillo G. 2013. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae II (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 37: 115-154.
- Morillo G. 2015. Aportes al conocimiento de las Gonolobinae Parte III (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Pittieria* 39: 191-258.
- Morillo G., Keller H. A. 2016. Un nuevo género y dos nuevas combinaciones en las Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Bonplandia* 25 (2): 129-143.
- Morillo G., Cáceres Moral S., Keller H. A. 2016. *Cristobalia*, un nuevo género sudamericano de Gonolobinae (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Asclepiadeae). *Pittieria* 40: 122-143.
- Ollerton J., Masinde S., Meve U., Picker M., Whittington A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. *Annals of Botany* 103: 1501-1514.
- Rapini A., Berg C., Liede-Schumann S. 2007. Diversification of Asclepiadoideae (Apocynaceae) in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 407-422.
- Rapini A., Fontella Pereira J., Goyder D. J. 2011. Towards a stable generic circumscription in Oxypetalinae (Apocynaceae). *Phytotaxa* 26: 9-16.
- Shuttleworth A., Johnson S. D., Jürgens A. 2016. Entering through the narrow gate: A morphological filter explains specialized pollination of a carrion-scented stapeliad. *Flora* (2016), [http:// dx.doi.org/10.1016/ j.flora. 2016. 09. 003](http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.09.003)
- Silva U. C. S., Rapini A., Liede-Schumann S., Ribeiro P. L., van den Berg C. 2012. Taxonomic Considerations on Metastelmatinae (Apocynaceae) Based on Plastid and Nuclear DNA. *Systematic Journal* 37 (3): 795-806.
- Vogel S. 1954. Blütenbiologische Typen Als Elemente Der Sippengliederung, Dargestellt Anhand Der Flora Südafrikas. Fischer, Jena.