

ORGANIZACION Y VASCULATURA DEL GINECEO DE *NOLANA* *CRASSULIFOLIA* Y *N. ROSTRATA* (NOLANACEAE)

Por GLORIA B. BRUNO¹

Summary *Organization and vasculature of the gynoecium of N. crassulifolia y N. rostrata* (Nolanaceae). After discussing the various interpretations given about the complex structure of the gynoecium of *Nolanaceae*, the author reaches to the following conclusions: 1. In *N. crassulifolia* the ovary consists of 8-11 carpels, arranged into 2 whorls and in *N. rostrata* the number of carpels is minor (3-8) and they are arranged into 2 whorls too. 2. In both species only one ovule is enclosed in each carpel and usually, a fusion occurs between two or more contacting carpels, resulting in nucules with a variable number of locules and ovules. These fused carpels occur together with one-ovuled ones. 3. The mericarps are free in *N. crassulifolia* but in *N. rostrata* are united by a transmitting tissue. Reduction in the number and fusion of carpels are indicative of an advanced condition.

INTRODUCCION

La familia *Nolanaceae* está confinada a áreas costeras de Chile y Perú, excepto *Nolana galapaguensis* (Christoph.) Johnston endémica de las Islas Galápagos de Ecuador. Consta de 18 especies agrupadas por Mesa (1981) en 2 secciones: *Alona* (Lindl.) Miers con 5 de ellas y *Nolana*, a la cual divide en 2 Subsecciones: *Bargemontia* (Gaud.) Mesa con 7 especies y *Nolana* con 6.

Aunque las características del gineceo juegan un papel fundamental en la sistemática de la familia, sólo 5 estudios anatómicos se han realizado sobre el tema y todos basados en 2 especies de *Nolana* subs. *Nolana*:² *N. paradoxa* Lindl. (Saunders, 1936; Di Fulvio, 1971; Huber, 1980; Bondeson, 1986) o *N. atriplicifolia* D. Don (Saunders, 1936) y *N. humifusa* (Gouan) Johnston (Bondeson, 1986) o *N. prostrata* L. (Jodin, 1902). Los mismos ponen de manifiesto diversas interpretaciones, radicando las divergencias en: el número de carpelos y de verticilos en que ellos se disponen, el número de óvulos producidos por cada carpelo, la relación número de carpelos y de núculas o mericarpos y la posición ginobásica o terminal del estilo.

Para encontrar respuesta a estos problemas se creyó conveniente el análisis de otras especies que representaran al mismo tiempo a las secciones *Nolana* y *Alona* —consideradas antes como 2 géneros independientes— las que se separan por la organización del gineceo.

Se seleccionaron *N. crassulifolia* Poeppig de la Subsección *Bargemontia* y *N. rostrata* (Lindley) Miers de la Sección *Alona*, y se establecen comparaciones con *N. paradoxa* de la Sección *Nolana*.

MATERIAL Y METODO

Los datos de los materiales son como sigue. Las determinaciones pertenecen a sus colectores:

N. crassulifolia. CHILE. Prov. Valparaíso: Playa Ancha, Avenida Altamirano, 17-1-1977, Mesa 854 (UCHV).

N. paradoxa. CHILE. Prov. Concepción: Dpto. Talcahuano, Bahía de San Vicente Lengua, 27-11-1963, Marticorena y Matthei 431 (CONC).

Se utilizaron flores en distinto grado de desarrollo conservadas en FAA o en mezcla 3:1 de alcohol 95° y ácido acético glacial. Para la ejecución de preparados permanentes se deshidrató el material en una serie de alcohol etílico y xilol, y se lo incluyó en paraplast; los cortes seriados de 15 micras de espesor se tiñeron con la coloración cuádruple de safranina, cristal violeta, naranja G y verde fijo (Johansen, 1940).

También se diafanizaron flores en distintos estados de maduración siguiendo la técnica de Fuchs (1936).

¹ Jefa de Trabajos Prácticos de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sársfield 299. 5000 Córdoba.

² Según Mesa (1981) *N. prostrata* es sinónimo de *N. humifusa* y *N. atriplicifolia* es variedad de *N. paradoxa*.

N. rostrata Miers. CHILE. Prov. Atacama: Dpto. Copiapó, Caldera, 12-7-1976, Mesa 614 (UCHV).

OBSERVACIONES

Morfología de la flor

Las flores de *N. crassulifolia* y *N. rostrata* comparan características comunes como: la presencia de cáliz gamosépalo de 5 piezas; corola con 5 pétalos soldados que rematan en 5 lóbulos pequeños; androceo constituido por 5 estambres, 3 cortos y 2 más largos; gineceo gamocarpelar de ovario súpero con carpelos dispuestos en 2 verticilos; nectario ovárico (terminología según FAHN, 1978) no vascularizado de notable desarrollo, tipo estructurado con epidermis alargada en empalizada y tejido nectarífero constituido por varios estratos de células; fruto esquizocárpico con mericarpos uni o pluriseminados de diferentes tamaños.

Las diferencias encontradas en la organización del gineceo se describen a continuación para cada especie:

N. crassulifolia presenta el ovario de contorno lobulado constituido por 8-11 carpelos; cada uno de ellos forma un lóculo que encierra un óvulo, determinando en el fruto esquizocárpico los mericarpos uniseminados; a veces los carpelos se unen entre sí produciendo mericarpos pluriseminados (Fig. 1 L, M). El estilo es ginobásico llegando a la invaginación de los carpelos hasta aproximadamente la mitad del ovario (Fig. 1 A).

En *N. rostrata* el ovario es entero, excepto en el ápice donde se observa algunos lóbulos que corresponden a los carpelos del verticilo inferior (Fig. 2 J) y se halla constituido por 3 a 8 carpelos uniloculares y uniovulados, algunos de los cuales pueden unirse entre sí para formar mericarpos pluriseminados; todos a su vez se fusionan por prolongaciones de tejido transmisor con células de paredes engrosadas, que llegan hasta la epidermis del carpelo (Fig. 2 I). El estilo es terminal ya que surge del extremo de los carpelos del verticilo superior.

Vascularización de la flor

En ambas especies el sistema vascular del pedicelo se presenta formando un anillo continuo (Figs. 1 B y 2 B) que, en el receptáculo se secciona al originarse los 5 haces que irrigan el cáliz. Las lagunas se cierran más arriba (Figs. 1 C y 2 C) pero

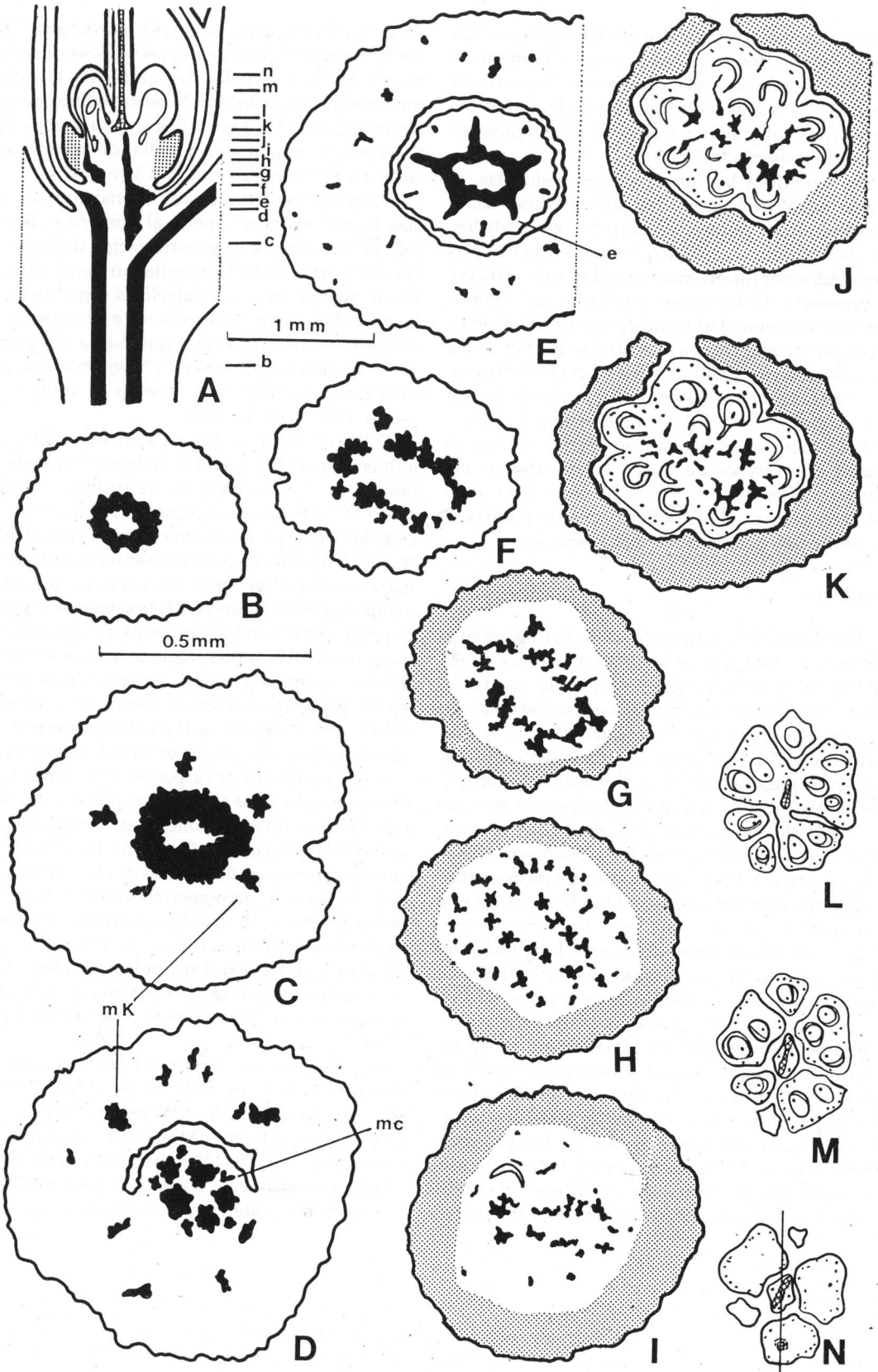
vuelven a formarse cuando 5 rastros penetran en la corola (Fig. 1 D). Del cilindro vascular nuevamente continuo, salen 5 haces que irrigan los estambres sin causar la formación de lagunas (Figs. 1 E y 2 D). Finalmente el gineceo queda innervado por el tejido vascular restante, que constituye un anillo de contorno irregular. Este también se secciona (Figs. 1 F, G y 2 E) cuando de él se separan hacia afuera, haces que inmediatamente producen numerosas ramificaciones en la pared ovárica; entre ellos es imposible distinguir a los hacecillos dorsales de los laterodorsales (Figs. 1 H y 2 F), quedando en el centro bien desarrollados los haces ventrales opositipétalos que innervan el verticilo inferior y los alternipétalos que innervan al verticilo superior (Figs. 1 I y 2 G). Cada uno de éstos forma un hacecillo ovular y ramificaciones lateroventrales más pequeñas en las paredes carpelares (Figs. 1 J, K y 2 H, I).

El estilo en *N. crassulifolia* se halla innervado por 2 ó 3 haces dorsales (Fig. 1 N) y en *N. rostrata* el número de ellos que penetra el estilo varía siendo 5 el número más frecuentemente encontrado (Fig. 2 I).

Se completó el análisis de la vasculatura utilizando flores diafanizadas. Se añadieron, con fines comparativos, las de *N. paradoxa*. En esta última especie los óvulos del verticilo inferior están innervados por sendos hacecillos ventrales opositipétalos y los del verticilo superior por hacecillos ventrales alternipétalos. Carpelos del mismo verticilo se unen de a pares determinando mericarpos biovulados. En los casos de mericarpos uniovulados los hay de 2 tipos: con un hacecillo ovular (Fig. 3 A, a); con 2 hacecillos, uno que penetra en el óvulo y otro que se pierde en la pared carpelar (Fig. 3 A, b).

N. crassulifolia presenta algunas características diferenciales con respecto a la especie anterior ya que en ésta hay menor número de carpelos y mericarpos con 1, 2 ó más óvulos. En ellos se observa la persistencia de hacecillos ovulares atrofiados parcialmente (Fig. 3 B, b) o finalizando en la pared del carpelo vecino (Fig. 3 B, c). En algunos mericarpos se encuentran óvulos innervados por haces ventrales opositipétalos y otros por haces ventrales alternipétalos (Fig. 3 B, a). Otra diferencia está relacionada con los haces ventrales alternipétalos que se unen y recorren juntos un

Fig. 1.— Vascularización de la flor de *Nolana crassulifolia*: B-N, cortes transversales por flor joven a sucesivos niveles desde el receptáculo, como se indica en A, se muestra el origen de los hacecillos que innervan cada verticilo en especial la vascularización del gineceo (F-N). El tejido transmisor se indica con cuadrículado y el nectario con punteado. *Abreviaturas*: mk: haz medio del cáliz; mc: haz medio de la corola; e: haz estaminal.



tramo, para luego separarse e inervar los óvulos. Es en *N. rostrata* donde la reducción del número de carpelos es mayor —principalmente del verticilo inferior— y existe además unión de todos los mericarpos entre sí, por medio de prolongaciones del tejido transmisor (Fig. 3 C).

De acuerdo a las observaciones realizadas, el ovario de *Nolanaceae* podría interpretarse como constituido por numerosos carpelos uniovulados. En *N. paradoxa* puede formar mericarpos biovulados por fusión entre los del mismo verticilo; la presencia de hacecillos atrofiados en algunos mericarpos uniovulados indicaría que los mismos proceden de mericarpos biovulados que han sufrido una posterior reducción. En *N. crassulifolia* y en *N. rostrata* el menor número de carpelos se habría producido por reducción, mientras que la formación de mericarpos bi y pluriovulados tendría su origen en procesos de fusión entre carpelos del mismo o diferentes verticilos. En *N. rostrata* se alcanzaría el más alto grado, lo cual explicaría el ovario entero que presenta dicha especie.

DISCUSION

El criterio más difundido entre los taxónomos (Wettstein, 1944; Johnston, 1936; Lawrence, 1969; Willis 1973; y Cronquist, 1981) es la condición pentacarpelar de la familia *Nolanaceae*. Sin embargo los estudios previos en *N. paradoxa* y *N. prostrata* no coinciden. Di Fulvio (1971) considera que *N. paradoxa*, presenta de 10 a 20 carpelos —comúnmente 15— dispuestos en 2 verticilos, en tanto que Huber (1980) llega a la conclusión de que está formado por 5 carpelos pinnados y Bondeson (1986), por su parte, a través de un estudio ontogenético del gineceo también considera pentacarpelar a esta especie y señala que en los mericarpos pluriovulados ocurren divisiones longitudinales determinando lo que el autor llama "lóbulos de carpelos". Debe señalarse que estos dos últimos autores han utilizado como complemento para sus estudios, fotomicrografías tomadas con microscopio electrónico de barrido. Las observaciones que realicé en *N. paradoxa* concuerdan en lo esencial con las de Di Fulvio (*l.c.*) aunque de acuerdo con mi interpretación, los carpelos biovulados que menciona aquella autora corresponderían a 2 carpelos uniovulados. Por otro lado, en *N. prostrata*, Jodin (1902) reconoce 2 verticilos de 5 carpelos y Saunders

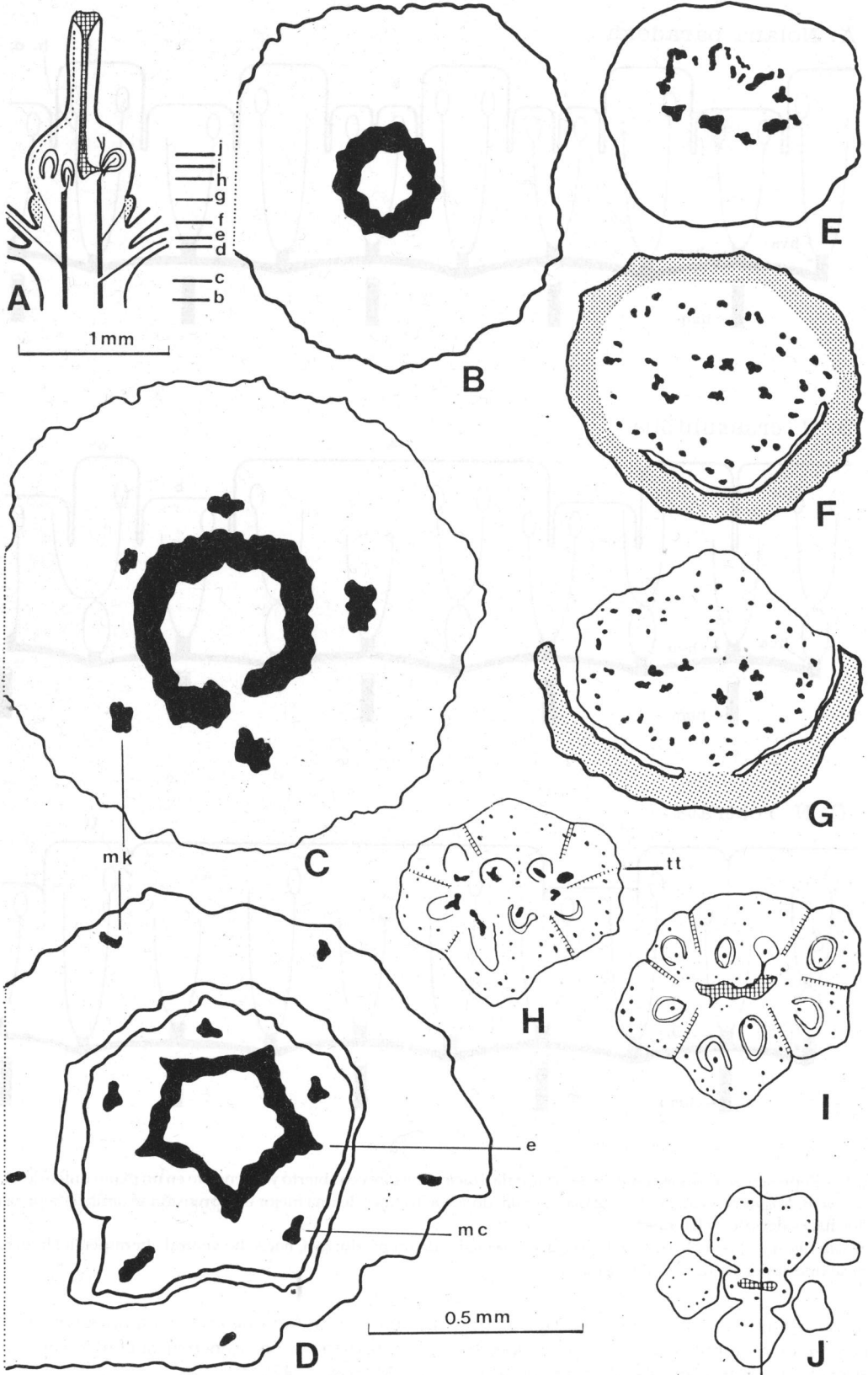
(1936) también, pero con 6 óvulos cada uno. Mesa (1976) considera que las especies de la Sección *Alona* tienen de 3 a 5 carpelos dispuestos en 1 verticilo mientras que en la Sección *Nolana* el ovario tiene 3 a 8 ordenados en 1 ó 2 verticilos en las especies de la Sección *Bargemontia*; y en aquellas de la Subsección *Nolana* 5 a 27 carpelos en 1, 2 ó 3 verticilos.

Dado que los distintos autores hallaron diferencias significativas en cuanto al número y disposición de los carpelos, la generalización de la presencia de 5 para toda la familia no sería correcta. Efectivamente en *N. crassulifolia* el seguimiento de la vascularización indicaría que el número de carpelos es siempre mayor que 5 (8 a 11) y en *N. rostrata* puede oscilar entre 3 y 5 llegando excepcionalmente a 8. Además se observa en ambas especies la disposición bicíclica.

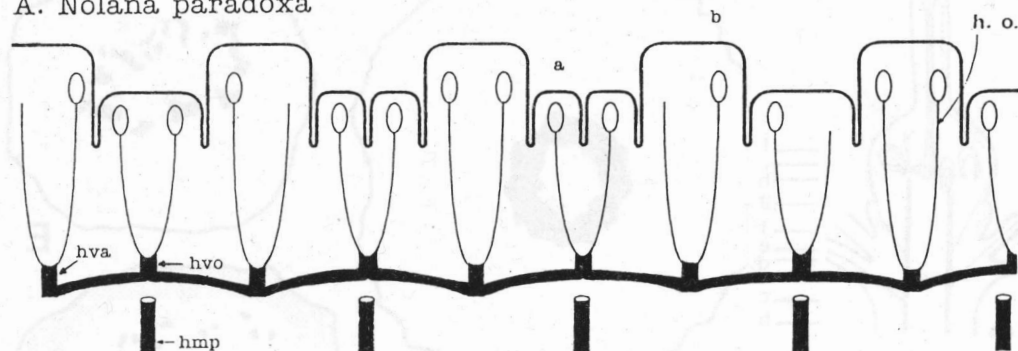
Si bien la opinión de Johnston (*l.c.*) a la que se adhiere Mesa (1981), acerca de la evolución de esta familia es que, las especies de fruto no lobulado como *N. rostrata* son más primitivas que las especies de pericarpo lobulado como *N. crassulifolia* y *N. paradoxa*, el análisis de la vasculatura no concordaría con esto. Teniendo en cuenta las tendencias evolutivas de Stebbins (1974) la diferente organización encontrada en las 3 especies, podría deberse a que las mismas representan una serie evolutiva. Especies como *N. paradoxa* serían las más primitivas ya que, tienen un mayor número de carpelos en doble verticilo. En *N. rostrata* el seguimiento de la vasculatura evidencia por un lado la mayor reducción en la cantidad de carpelos y por otro la fusión de los mismos entre sí; mientras que *N. crassulifolia* representaría un estado intermedio entre ambas, no sólo por la reducción del número de carpelos, sino también por fusión de algunos de ellos del mismo o distinto verticilo permaneciendo en los 3 casos remanentes de los hacecillos ovulares. Se infiere a partir de estas observaciones que existiría una tendencia a la reducción de carpelos y óvulos y fusión de los primeros, por lo que sería deseable constatarla en un mayor número de especies de ambas secciones.

Las *Nolanaceae* han sido relacionadas con *Convolvulaceae* y con *Boraginaceae* (Mesa, 1981). La mayoría de los autores: (Wettstein 1944, Johnston 1936, Cronquist 1981, Mesa 1976, Alfaro y Mesa 1979, D'Arcy 1979, Di Fulvio 1984) asocian esta familia con *Solanaceae*, basados en caracteres anatómicos (floema interno de origen en el hipocótilo,

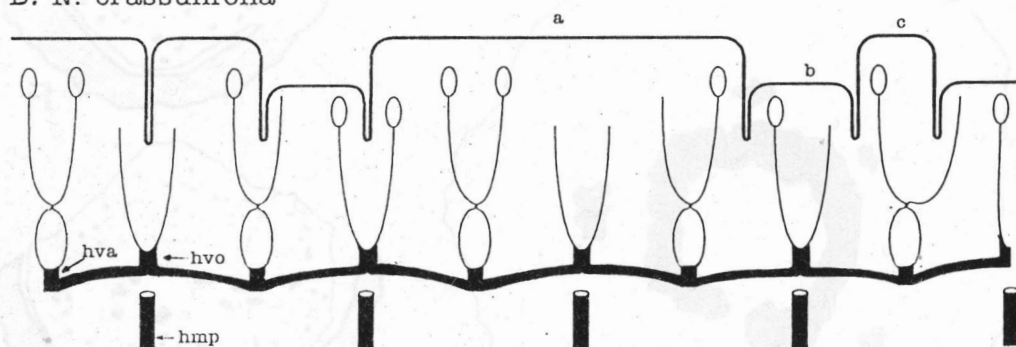
Fig. 2.— Vascularización de la flor de *Nolana rostrata*: B-J, cortes transversales por flor joven a sucesivos niveles desde el receptáculo, como se indica en A, y se destaca la nervadura del gineceo (E-J). Simbolismo y abreviaturas como en Fig. 2.



A. *Nolana paradoxa*



B. *N. crassulifolia*



C. *N. rostrata*

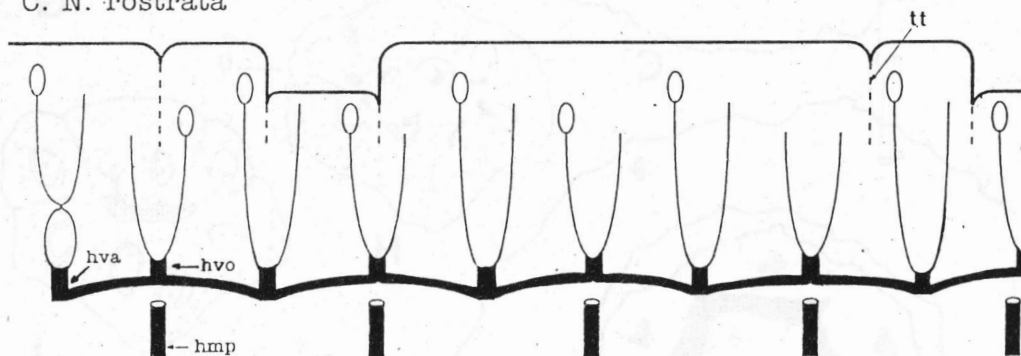


Fig. 3.— Representación diagramática de la vascularización del gineceo abierto y extendido en un plano único de: A, *Nolana paradoxa*; B, *Nolana crassulifolia*; C, *Nolana rostrata*, donde a los fines de una mejor comprensión se omite la representación de los haces dorsales y laterales.

Abreviaturas: h.o., hacecillo ovular; hmp, hacecillo medio de un pétalo; hva, hacecillo ventral alternipétalo; hvo, hacecillo ventral opositipétalo; tt, tejido transmisor.

tipo de estomas y tricomas), cariológicos ($n=12$), embriológicos (embrión curvo) y palinológicos. La presencia del doble verticilo de carpelos sería otra

particularidad que acerca a ambas familias ya que esta disposición se encuentra también en *Solanaceae* (Murray, 1945).

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Las peculiaridades del gineceo y su vascularización se estudian en *N. crassulifolia* y en *N. rostrata*, y se discuten en relación a lo que hasta ahora se conocía para *Nolanaceae* sobre: número de carpelos y de verticilos; número de óvulos por carpelo y posición del estilo.

1. En *N. crassulifolia* el gineceo está formado por 8-11 carpelos dispuestos en 2 verticilos, en *N. rostrata* hay menor número de ellos 3-8 también dispuestos en 2 verticilos. En ambas especies carpelos del verticilo inferior están irrigados por haces ventrales opositipétalos y los del verticilo superior por hacecillos ventrales alternipétalos. Las diferencias encontradas en cuanto al número de carpelos pone en tela de juicio la condición pentacarpelar de la familia.

2. En ambas especies los mericarpos plurióvulados provienen de la fusión de otros tantos carpelos vecinos de igual o de distinto verticilo.

3. En *N. crassulifolia* los mericarpos se hallan libres y en *N. rostrata* están unidos entre sí por prolongaciones de tejido transmisor.

4. El estilo es ginobásico en *N. crassulifolia* y sólo 2 o rara vez 3 haces dorsales provenientes de carpelos fusionados o no, penetran en él. En *N. rostrata* el estilo es terminal y el número de haces que lo irrigan es variable (3-5).

5. Se confirma en *N. paradoxa* el número de 15 carpelos en 2 verticilos.

6. Las diferencias halladas en la vascularización de la flor ponen de manifiesto una tendencia evolutiva donde las especies de mayor número de carpelos serían las más primitivas y las de ovario entero las más evolucionadas.

7. La presencia del doble verticilo es una característica que acerca *Nolanaceae* a *Solanaceae*.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a la Dra. Teresa Emil Di Fulvio por su orientación y revisión crítica del manuscrito, y a la Dra. María Teresa Cosa por sus oportunas sugerencias. También deseo agradecer a los botánicos que colaboraron en la recolección y determinación del material: Dr. Aldo Mesa y Prof. María Eugenia Alfaro.

BIBLIOGRAFIA

ALFARO, M. E. y A. MESA. 1979. El origen morfológico del floema intraxilar en *Nolanaceae* y la posición sistemática de esta familia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 18 (3-4): 123-126.

- BONDESON, W. E. 1986. Gynoecial morphology and funicular germination plugs in the *Nolanaceae*. *Nord. J. Bot.* 6: 183-198.
- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants. I-XVIII*, 1-1262, f. 1-1, 11-10. Columbia University Press, New York.
- D'ARCY, W. G. 1979. The classification of the *Solanaceae*.-In: Hawkes, J. G., Lester, R. N., & Shelding, A. D. (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. *Linn. Soc. Symp. ser. 7*: 3-47.
- DI FULVIO, T. E. 1971. Morfología floral de *Nolana paradoxa* (*Nolanaceae*) con especial referencia a la organización del gineceo. *Kurtziana* 6: 41-51, f. 1-3.
- 1984. Número cromosómico de *Nolana rostrata* (*Nolanaceae*). *Kurtziana* 17: 169, f. 1.
- FAHN, A. 1978. *Anatomía Vegetal*. 1 ed. española. I-XI, 1-643, f. 1-257. H. Blume Ediciones, Madrid.
- FUCHS, Ch. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants organs. *Stain Technol.* 38 (3): 141-144, f. 1-6.
- HUBER, K. A. 1980. Morphologische und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von *Solanaceen* und von *Nolana paradoxa* Lindl. *Nolanaceae, Dissertationes botanicae* 55. J. Cramer, FL-Vaduz.
- JODIN, H. 1902. Sur la structure et le développement de l'ovaire chez les *Nolaneés*. C. R. 30 e. Ses. Assoc. franc. Avanc. Sc. Ajaccio 1901. 2e partie. *Notes et memoires*: 438-440, f. 1-5. Paris.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. 1st ed. I-XI, 1-523, f. 1-110. Mc Graw Hill Book Co, New York.
- JOHNSTON, I. M. 1936. A study of the *Nolanaceae*. *Proc. Amer. Acad.* 71: 1-87.
- LAWRENCE, G. 1969. *Taxonomy of Vascular Plants*. I-XIII, 1-823, f. 1-322. The Macmillan Company, New York.
- MESA, A. 1976. Consideraciones acerca de la sistemática de la familia *Nolanaceae*. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 50: 15-26.
- 1981. *Nolanaceae. Flora Neotropica*; monographie 26: 11-197, f. 1-34.
- METCALFE, C. R. y L. CHALK. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Ed. Clarendon Press. Oxford.
- MURRAY, M. A. 1945. Carpellary and placental structure in the *Solanaceae*. *Bot. Gaz.* 107(2): 243-260, f. 1-94.
- SAUNDERS, E. R. 1936. On certain unique features of the gynoecium in *Nolanaceae*. *New Phytol.* 35: 423-431.
- STEBBINS, G. L. 1974. *Flowering plants. Evolution above the species level*. I-XVIII, 1-399, figs. The Belknap Press of Harvard Univ. Press Cambridge.
- WETTSTEIN, R. V. 1891. *Nolanaceae*. ENGLER und PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4 (3b): 1-4, f. 1. 1895. Leipzig.
- 1944. *Tratado de Botánica Sistemática*. Traducción de la 4a. ed. alemana por P. FONT QUER, I-XIX, 1- 1039. Editorial Labor, Barcelona.
- WILLIS, J. C. 1973. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. Revisado por H. K. Airy Shaw. 8-ed. V-XII, 1-752. Cambridge University Press. Royal Botanic Garden. Kew.