

ONTOGENIA DEL ANDROCEO EN *NORMANIA TRIPHYLLA* (LOWE) LOWE (SOLANEAE, SOLANACEAE)

por

CAROLINA CARRIZO GARCÍA

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV- CONICET)
y Departamento de Farmacia, Facultad de Ciencias Químicas, UNC.
Casilla de Correo 495, CP 5000, Córdoba, Argentina (ccarrizo@imbiv.unc.edu.ar)

Resumen

CARRIZO GARCÍA, C. (2001). Ontogenia del androceo en *Normania triphylla* (Lowe) Lowe (Solanaceae, Solanaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 59(1): 67-74.

Se describe la ontogenia del androceo en *Normania triphylla* (Lowe) Lowe, estudiando la formación y el establecimiento de características de esta especie, como la temprana zigomorfía, las anteras sinuosas con apéndices conectivos dorsales y línea de dehiscencia lateral con una curva apical. Se discuten algunos caracteres, en particular el origen de la zigomorfía, los principales eventos del desarrollo y las diferencias entre *Normania* Lowe y *Solanum* L. Se valora la notable singularidad del androceo en *Normania*.

Palabras clave: anteras, desarrollo morfológico, zigomorfía, ontogenia, *Normania triphylla*, Solanaceae.

Abstract

CARRIZO GARCÍA, C. (2001). Androecium ontogeny in *Normania triphylla* (Lowe) Lowe (Solanaceae, Solanaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 59(1): 67-74 (in Spanish).

The androecium ontogeny in *Normania triphylla* (Lowe) Lowe is described. The most peculiar features (e.g. early definition of zygomorphy, sinuous anthers, dorsal connectival appendages in the anthers, and lateral dehiscence line with an apical curve) are analyzed and discussed, as well as the differences between the androecium of *Normania* Lowe and *Solanum* L. The remarkable singularity of the androecium in *Normania* is emphasized.

Key words: anthers, morphological development, zygomorphy, ontogeny, *Normania triphylla*, Solanaceae.

INTRODUCCIÓN

El género *Normania* Lowe está integrado por solo dos especies, *N. nava* (Webb & Bethel.) Franc.-Ort. & R. N. Lester y *N. triphylla* (Lowe) Lowe. Ambas especies, endémicas de Macaronesia (Islas Canarias y Madeira, respectivamente), se creían extintas hasta que fueron recientemente recolectadas en su ambiente natural (FRANCISCO-ORTEGA & al., 1993).

Según distintos criterios, estas especies

habían sido ubicadas en diferentes secciones de *Solanum* L. Hace pocos años se rehabilitó *Normania* sobre la base de una combinación de caracteres, entre los que se encuentran algunos referidos a las anteras: color, forma, longitud, apéndices y tipo de dehiscencia (FRANCISCO-ORTEGA & al., 1993). Cada uno de esos caracteres presenta estados tan peculiares que estimuló el estudio de la ontogenia aquí planteado, para descubrir los procesos relacionados con su diferenciación.

MATERIAL Y MÉTODO

Normania triphylla (Lowe) Lowe

NET: Gelderland, Nijmegen, cultivada en el Jardín Botánico de la Universidad Católica de Nijmegen (semillas originarias de Madeira, Portugal), 25-VII-2000, *Hunziker 25650*, CORD.

Se estudió la ontogenia en botones en diferentes estados de desarrollo y en al menos 10 flores en antesis (materiales conservados en formol-alcohol-ácido acético y frescos), utilizando microscopio estereoscópico. Por medio de microscopio óptico se analizaron la histología de las anteras en cortes transversales a mano alzada y la pubescencia de los filamentos en extensiones de los mismos; en ambos casos, los materiales fueron tratados con hipoclorito de sodio 50 % en agua y luego coloreados con safranina 50 % en etanol de 70°.

RESULTADOS

Si bien los eventos suceden en forma continua durante el desarrollo ontogenético, se establecieron cuatro etapas para su estudio: temprana, media, tardía y antesis, siguiendo la propuesta de TUCKER (1997). La etapa media se subdividió en dos estadios diferentes.

Etapa temprana

El ápice floral es radial. Se forman simultáneamente cinco primordios estaminales mamiliformes, alternipétalos, levemente desiguales: uno pequeño abaxial, dos mayores laterales y, contiguos a éstos, dos medianos en posición adaxial (fig. 1 A).

Etapa media

Estadio 1: Muy rápidamente los primordios se alargan y se diferencian anteras y brevísimos filamentos (fig. 1 B). Poco a poco, todas las anteras adquieren contorno elipsoidal, con el ápice apenas adelgazado, observándose claramente los tres tamaños diferentes antes aludidos (fig. 1 C, D). Se define la línea de dehiscencia a lo largo de la cara lateral de cada teca, con una curva en el ápice, llegando así casi hasta el tejido conectivo (fig. 1 D).

Estadio 2: Es más evidente el adelgazamiento apical en las anteras mayores y medianas. En vista lateral, todas las anteras muestran la mitad basal (aproximadamente) más ancha y el contorno levemente sinuoso, excepto la antera menor. Se esbozan abultamientos dorsales de origen conectival a la altura media de todas las anteras, siendo menos evidente en la menor. Todos estos caracteres —ápice adelgazado, contorno sinuoso y protuberancia conectival dorsal—, se acentúan gradualmente con el avance del desarrollo (fig. 1 E, F). La línea de dehiscencia es más evidente (fig. 1 F) y, debido a un mayor alargamiento producido en las hemitecas ventrales, el curvamiento apical de la misma aparece en posición subterminal sobre la cara dorsal (fig. 1 G). Los filamentos apenas crecen en longitud, siendo un poco más largo aquél del estambre menor (fig. 1 E). En todos los filamentos comienzan a formarse tricomas hacia el final de la etapa.

Etapa tardía

En esta etapa continúa el crecimiento en longitud y volumen de todas las estructuras mencionadas. Los apéndices conectivales son más o menos puntiagudos en las anteras mayores y medianas y más extensos en las primeras, en tanto que en la antera menor es aún incipiente (fig. 2 A-C). Si bien estos apéndices ocupaban el sector medio en un primer momento, debido a la mayor extensión ocurrida en la mitad apical, se encuentran finalmente en el tercio basal. Se acentúa el contorno lateral sinuoso de las anteras, aunque siempre es menor en la antera más pequeña, destacándose la curva extrema apical hacia la dorsal. Ocurre también la mayor extensión de los filamentos y los tricomas completan su desarrollo. Dichos tricomas son glandulares pluricelulares, simples o ramificados. En ellos no se diferencia la típica cabeza secretora, sino que están formados por una hilera de células, siendo secretoras aquellas de los extremos distales (fig. 1 D). Hacia el final de la etapa quedan establecidos la forma y el tamaño definitivos de las anteras y de sus apéndices, como se apreciarán en la antesis.

Etapa de antesis

Longitud de los estambres (fig. 2 E, F): Los estambres mayores miden ca. 10 mm (filamento: 2 mm, antera: 7,5-8 mm), los estambres medianos entre 7,5-8 mm (filamento: 1,5-2 mm, antera: 6 mm) y el menor ca. 7 mm (filamento: 2,5-3 mm, antera: 3,5-4,5 mm).

Forma y color de las anteras: Todas las an-

teras tienen contorno elíptico, adelgazado en el ápice (fig. 2 E); en vista lateral, el contorno es notablemente sinuoso en las mayores y medianas y levemente en la antera menor (fig. 2 F). Las anteras son de color amarillo durante todo su desarrollo, y en la antesis presentan manchas de color violáceo.

Apéndices del conectivo de las anteras: En

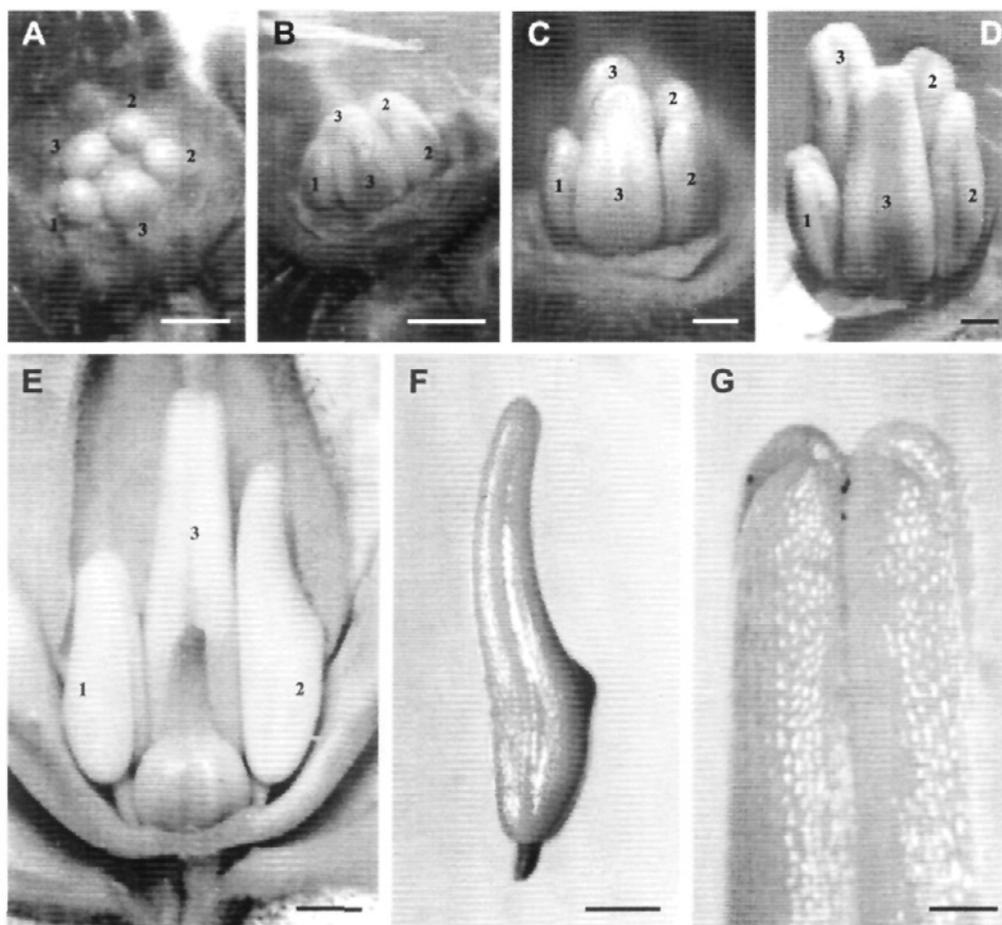


Fig. 1.—Ontogenia del androceo en *Normania triphylla* (Hunziker 25650). Han sido eliminados cáliz y corola en A-D, y dos sépalos, dos pétalos y dos estambres (uno mayor y uno mediano) en E. En las figuras A-E, el número 1 identifica al estambre menor, el 2 a los medianos y el 3 a los mayores; el estambre menor se ubica en posición abaxial. A: etapa temprana; ápice floral con primordios estaminales. B-D: momentos sucesivos del estadio 1 de la etapa media; definición de anteras y filamentos (inconspicuos), anteras de tres tamaños (1-3) y línea de dehiscencia (solo D). E-G: estadio 2 de la etapa media. E: estambres de las tres longitudes, con anteras con ápice adelgazado y una protuberancia dorsal incipiente, y filamentos levemente alargados. F: estambre mayor en vista lateral, observándose la línea de dehiscencia lateral y el contorno sinuoso de la antera. G: cara dorsal del ápice anterior del estambre mayor, destacándose la línea de dehiscencia que se curva rodeando al ápice y llega hasta el tejido conectivo. Escalas: A y G= 0,2 mm; B, C y D= 0,4 mm; E y F= 0,5 mm.

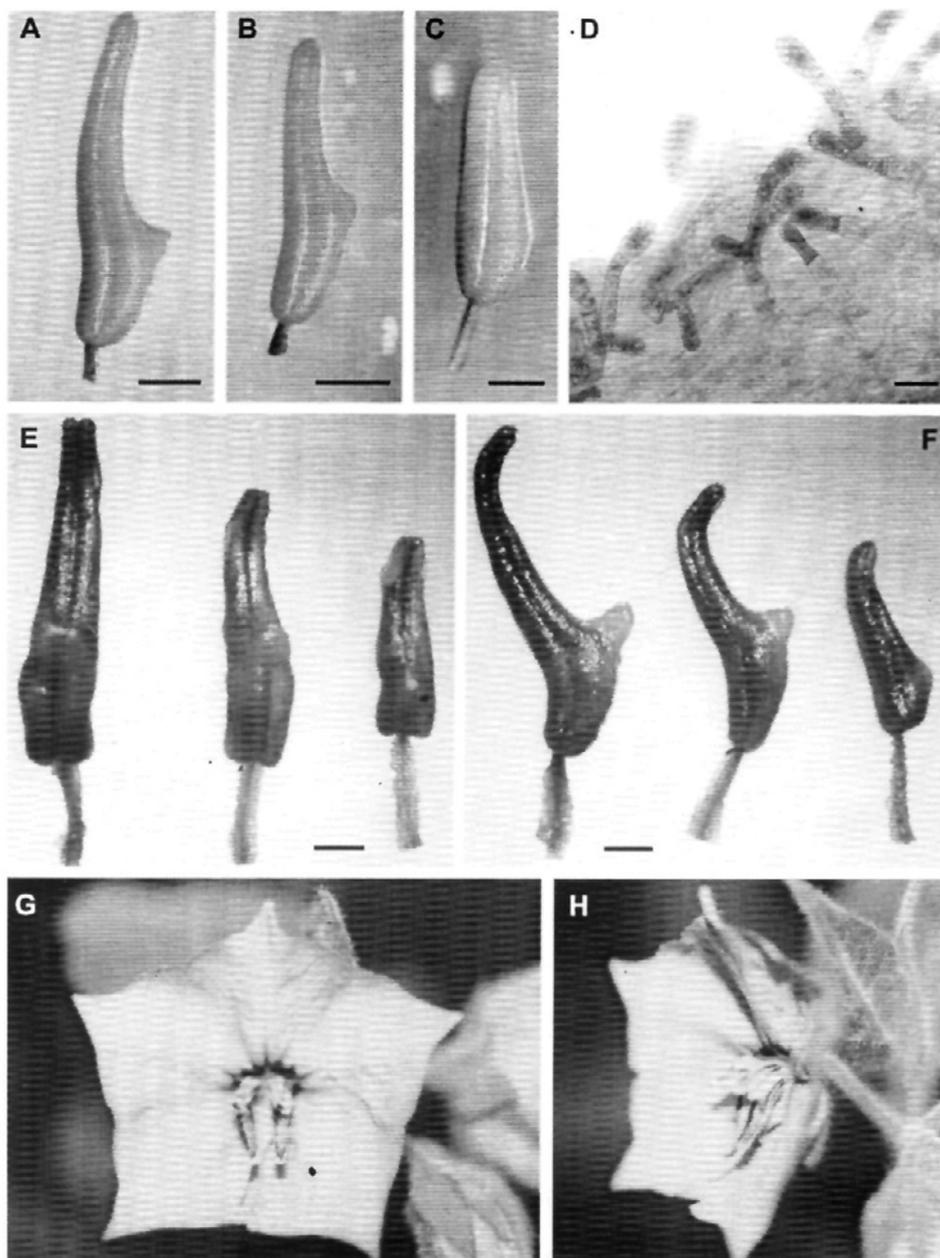


Fig. 2.—Ontogenia del androceo en *Normania triphylla* (A-F: Hunziker 25650; G, H: Jardín Botánico de la Universidad Católica de Nijmegen, N.º 974750147). A-D: etapa tardía. A-C: vista lateral de los estambres mayor, mediano y menor, respectivamente. D: tricomas glandulares simples y ramificados de los filamentos. E-H: etapa de antesis. E, F: estambres de las tres longitudes, en vistas dorsal y lateral, respectivamente. Obsérvense las diferencias en los apéndices dorsales y en la curvatura de las anteras entre los tres tipos de estambres en A, B, C y F, y el filamento de mayor longitud en el estambre menor en E y F. G, H: vistas frontal y parcialmente lateral de la flor, respectivamente; obsérvense el par de estambres medianos ubicados hacia adaxial, el par de estambres mayores a la altura media, y el estambre menor apenas visible en posición abaxial, cubierto por los estambres mayores y el estilo; en H se advierten las anteras recostadas sobre la corola. Escalas: A, B, E y F= 1 mm, C= 0,5 mm, D= 50 μ m.

las anteras de los cuatro estambres de mayor tamaño, los apéndices se definen a modo de una protuberancia dorsal en forma de cuerno, siempre más extensos en las dos más largas (fig. 2 F). Por su parte, el apéndice es apenas voluminoso y redondeado en la antera menor (fig. 2 F). En los tres casos, desde el punto de vista anatómico, los apéndices son netamente parenquimáticos, formados por grandes células vacuoladas.

Dehiscencia: La dehiscencia es longitudinal laterosa. La línea se abre íntegramente en todas las anteras en la anthesis (fig. 2 E).

Filamentos: Los filamentos se insertan en la base de las anteras; son breves en relación con la longitud de éstas, en tanto que el estambre menor, que posee la antera más pequeña, tiene el filamento más largo (fig. 2 E, F). Todos los filamentos son planos, con los mencionados tricomas dispersos en sus superficies ventral y dorsal; en los estambres mayores se ubican en casi toda la extensión del filamento, mientras que en los restantes ocupan solo un sector basal (un tercio a un cuarto de su longitud).

Disposición de los estambres: La posición final de los estambres se establece en la anthesis, como consecuencia de la torsión y curvamiento en los filamentos. En los estambres mayores y medianos, los filamentos sufren una torsión lateral en forma progresiva hacia el centro de la flor: uno mayor y uno mediano lo hacen en el sentido de las manecillas del reloj, y sus respectivos pares, en el sentido contrario. En consecuencia, las caras dorsales de estos cuatro estambres se ubican en el mismo sentido, es decir, que apuntan hacia el mismo lado que la cara ventral del estambre menor (fig. 2 G). También se produce una curvatura horizontal en los filamentos de todos los estambres; es muy leve en los medianos y más notable en los otros tres, quedando las anteras casi recostadas sobre la corola (fig. 2 H). Finalmente, se observa que los estambres mayores y medianos se ubican apareados, muy cercanos, mientras que el estambre menor queda cubierto por los mayores (y también por el estilo, curvado en igual sentido que los estambres, fig. 2 G).

DISCUSIÓN

Sobre la simetría del androceo

En recientes trabajos enfocados en la temática de simetría floral, ENDRESS (1999) y TUCKER (1999) analizan la ontogenia de flores de distintos grupos, intentando encontrar patrones de establecimiento de la simetría. TUCKER (1999) sostiene que la simetría zigomorfa puede expresarse a distintos tiempos durante el desarrollo, dependiendo del taxon. Al respecto, ambos autores coinciden, por un lado, en que en familias donde predomina la simetría radial (=actinomorfa, =polisimétrica) también ocurren casos de flores zigomorfas (=monosimétricas) y, por otro, en que dicha zigomorfía surge por modificaciones tardías en la ontogenia floral. Sin embargo, TUCKER (1999) toma ejemplos de flores zigomorfas de Solanaceae (en la que predominan las flores actinomorfas), en los que dicha zigomorfía se expresa al comienzo de la ontogenia. Tal es el caso de *Schizanthus* Ruiz & Pav. y *Schwencckia* L., cuya zigomorfía se manifiesta en forma temprana, por el desarrollo de solo dos de los cinco primordios estaminales (AMPORN PAN & ARMSTRONG, 1988, 1990). En contrapartida, en *Salpiglossis* Ruiz & Pav. los primordios estaminales se inician en forma simultánea y la zigomorfía se establece posteriormente (aunque también en forma temprana), por crecimiento diferencial de los mismos (AMPORN PAN & ARMSTRONG, 1989). En cuanto a *N. triphylla*, coincide con *Salpiglossis* respecto a la iniciación simultánea de los primordios estaminales y su posterior crecimiento diferencial, no así en las diferencias establecidas entre las piezas. Esto se debe a que en *Salpiglossis* el primordio más pequeño está destinado a convertirse en estaminodio, mientras que en *N. triphylla* el primordio menor se desarrolla en un estambre normal, aunque de menor dimensión que los restantes. Respecto a los otros primordios estaminales, el comportamiento es el mismo, y se originan dos estambres largos y dos más cortos (los medianos en *N. triphylla*). Si bien el modo de establecimiento de la zigomorfía es similar al observado en *Salpiglossis*, la ausencia de es-

taminodio convierte al patrón encontrado en *N. triphylla* en una variante diferente.

Con respecto a las causas de la zigomorfia, TUCKER (1999) menciona tres orígenes posibles. En *N. triphylla* ocurren los tres procesos en forma sucesiva, aunque solo el primero establece la zigomorfia y los dos posteriores colaboran reforzándola. Así, en primera instancia, surge en la iniciación de los órganos, como primordios estaminales de tamaños diferentes en este caso. Luego, se produce el alargamiento diferencial de los estambres y, finalmente, la diferenciación de otras estructuras, que son los apéndices dorsales, morfológicamente distintos en los tres tipos de estambres de esta especie.

Sobre los apéndices de las anteras

Los apéndices anterales en *N. triphylla* son muy llamativos tanto por su forma como por sus diferencias entre los tres tipos de estambres señalados. No hay registro de apéndices similares a ellos en otros taxones de la familia, si bien se han descrito otros diferentes, como protuberancias dorsales de origen conectivo en *Solanum* (BARBOZA & HUNZIKER, 1991), o los apéndices apicales de *Lycopersicon* Mill. (LUCKWILL, 1943).

Con respecto a la existencia de estos apéndices en *Normania*, FRANCISCO-ORTEGA & al. (1993) mencionan que la antera más pequeña carece del 'cuerno' dorsal que caracteriza a las anteras mayores y medianas y no describen en ella apéndice alguno. Sin embargo, como se muestra en la descripción aquí presentada, la antera menor posee un apéndice dorsal, aunque no tiene las mismas características que en las restantes anteras, ya que es redondeado y pequeño.

Sobre la dehiscencia anteral

El tipo de dehiscencia más común en la familia es el longitudinal, definido por una línea recta que corre a lo largo de las tecas, en cualquiera de sus caras (de allí anteras introrsas, latrorsas y extrorsas). También existen algunos casos donde la dehiscencia es exclusivamente poricida (p.e. *Solanum* –MORTON, 1976–, *Lycianthes* (Dunal) Hassler –BARBO-

ZA & HUNZIKER, 1992– y *Cyphomandra* Sendtn. –BOHS, 1994–), y menos frecuentemente poricido-longitudinal (*Solanum* –MORTON, 1976; BARBOZA & HUNZIKER, 1991–). En *N. triphylla*, la dehiscencia es longitudinal, como en la generalidad de la familia; sin embargo, su línea de dehiscencia es bastante peculiar. Como se explicó, se ubica lateralmente en las anteras y presenta un curvamiento en el extremo apical hacia el tejido conectivo, ubicándose sobre la cara dorsal. Al investigar sobre la forma que puede adoptar la línea de dehiscencia en diferentes familias, se hallaron registros de especies cuyas líneas presentan una curva apical de tendencia ventral (HUFFORD & ENDRESS, 1989), pero no fue posible encontrar el caso inverso, presente en *N. triphylla*.

Se ha descrito que las anteras en este género tienen una línea de dehiscencia lateral y un poro subterminal (FRANCISCO-ORTEGA & al., 1993). De acuerdo con lo expuesto, no se forma un poro de dehiscencia y se observa claramente una línea completa desde el comienzo de la ontogenia (fig. 1 G). Sin embargo, la particular curvatura apical que muestra esta línea, una vez abierta, puede ser fácilmente interpretada como un poro. Además, estos mismos autores afirman que solo las cuatro anteras más largas se abren por medio de la línea lateral. Lo observado en este estudio contradice esta afirmación, ya que no solo fue posible advertir la línea de dehiscencia en la antera menor desde las etapas más tempranas de desarrollo, sino que, durante la antesis, la misma se encontró abierta en todas las flores revisadas.

Sobre la sucesión de eventos en la ontogenia del androceo y las diferencias con Solanum

TUCKER (1997), sobre la base de un extensivo estudio en Fabaceae, propuso la 'Hipótesis de la importancia jerárquica' (Hierarchical-significance hypothesis), según la cual existe una correlación entre el momento de expresión de los caracteres durante el desarrollo y los niveles jerárquicos en los cuales dichos caracteres son significativos. Así, las características que se manifiestan generalmente temprano en la ontogenia separan táxones de

mayor jerarquía, en tanto que los táxones infragenéricos se separan por diferencias que se manifiestan en forma tardía. Las ideas propuestas en esta hipótesis habían sido esbozadas por la misma autora anteriormente (TUCKER, 1984) y, si bien las conclusiones se basan en casos registrados en Fabaceae, en aquel momento estimuló a probar estos supuestos en otros grupos de plantas, lo que se intentó en esta ocasión.

Para comenzar, se puntualizarán en forma general los eventos ocurridos en las distintas etapas de desarrollo definidas en *N. triphylla*. En la etapa temprana se forman los primordios y se establece la zigomorfía. En la primera parte de la etapa media se diferencian anteras y filamentos, se hacen más evidentes los diferentes tamaños de anteras y se marca la línea de dehiscencia anteral. En la segunda parte de esta misma etapa se forman los apéndices de las anteras, se adelgaza y crece en mayor grado el ápice de cada antera, que comienzan a curvarse, y finalmente se forman tricomas en los filamentos. En la etapa tardía se produce el crecimiento general de todas las estructuras estaminales y se precisan las formas definitivas. En la antesis ocurre la dehiscencia de la antera y la torsión y el curvamiento de los filamentos, estableciéndose la posición final de los estambres.

Si se toman como referencia las observaciones de FRANCISCO-ORTEGA & al. (1993), entre los caracteres diagnósticos que separan a *Normania* de *Solanum* se destacan algunos de expresión temprana en el androceo, i.e. diferentes longitudes en las anteras y tipo de dehiscencia, y otros que se definen en la etapa media, i.e. contorno y apéndices de las anteras (ambos comienzan a manifestarse en esta etapa y se acentúan hasta la antesis). Podría considerarse también, entre los primeros, a la flor subzigomorfa, ya que en ello interviene el androceo. Al confrontar estos datos con la hipótesis de la importancia jerárquica, se podría afirmar que coincide con su propuesta, ya que caracteres de expresión temprana, y también media, separan a los dos géneros. Obviamente, esto apoyaría la independencia de *Normania*.

En cuanto a la coloración de las anteras, a diferencia del color negro mencionado por

FRANCISCO-ORTEGA & al. (1993) como característica genérica, en *N. triphylla* es amarilla con manchas violáceas en la antesis. La fotografía en color incluida por estos autores en su trabajo corresponde a *N. nava* y es innegable que sus anteras son negras. El carácter referido al color de las anteras podría agregarse como diagnóstico a nivel específico dentro de *Normania*, pero no considerarse entre aquellos que separan a este género de *Solanum*.

Por lo expuesto, se manifiesta el carácter tan singular del androceo en *Normania* y se deduce por qué este verticilo aporta fuertes evidencias para su distinción como género independiente. Cabe mencionar que la elevación de *Normania* al rango genérico ha sido aceptada en recientes propuestas para la clasificación de la familia (OLMSTEAD & al., 1999; HUNZIKER, 2000).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Ing. A.T. Hunziker por sugerirme el estudio del androceo en esta especie, y por compartir sus observaciones e información sobre el género; al personal del Jardín Botánico de Nijmegen, por su generosidad al permitir recolectar material de esta valiosa especie; al Dr. Galetto y al Sr. Munch, por facilitarme el instrumental necesario para tomar las fotografías que ilustran el trabajo y por su asistencia; a la Dra. Barboza y al Dr. A.E. Cocucci, por la lectura crítica del manuscrito y sus sugerencias. Finalmente agradezco al CONICET el apoyo económico brindado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMPORNPAN, L. & J.E. ARMSTRONG (1988). The floral ontogeny of *Schizanthus*, a zygomorphic member of the Solanaceae. *Amer. J. Bot.* 75(6): 54.
- AMPORNPAN, L. & J.E. ARMSTRONG (1989). The floral ontogeny of *Salpiglossis*, a zygomorphic member of the Solanaceae. *Amer. J. Bot.* 76(6): 64.
- AMPORNPAN, L. & J.E. ARMSTRONG (1990). The floral ontogeny of *Schwenckia* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 77(6): 168.
- BARBOZA, G. & A.T. HUNZIKER (1991). Estudios sobre Solanaceae XXXI. Peculiaridades del androceo de interés taxonómico en *Solanum*. *Kurtziana* 21: 185-194.
- BARBOZA, G. & A.T. HUNZIKER (1992). Estudios sobre Solanaceae. XXXIII. El género *Lycianthes* en la Argentina. *Darwiniana* 31(1-4): 17-34.
- BOHS, L. (1994). *Cyphomandra* (Solanaceae). *Flora Neotropica* 63: 1-175.

- ENDRESS, P.K. (1999). Symmetry in flowers: diversity and evolution. *Int. J. Plant. Sci.* 160 (6 Suppl.): S3-S23.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., J.G. HAWKES, R. N. LESTER & J.R. ACEBES-GINOVÉS (1993). Normania, an endemic Macaronesian genus distinct from *Solanum* (Solanaceae). *Pl. Syst. Evol.* 185: 189-205.
- HUFFORD, L. & P.K. ENDRESS (1989). The diversity of anther structures and dehiscences patterns among Hamamelididae. *Bot. J. Linn. Soc.* 99: 301-346.
- HUNZIKER, A.T. (2000). Two novelties for the tribe Solaneae (Solanaceae). *Kurtziana* 28(1): 65-68.
- LUCKWILL, L. (1943). The genus *Lycopersicon*. *Aberdeen University Studies* 120: 1-44.
- MORTON, C.V. (1976). *A revision of the argentine species of Solanum*. Córdoba.
- OLMSTEAD, R.G., J.A. SWEERE, R.E. SPANGLER, L. BOHS & J.D. PALMER (1999). Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. *In*: M. Nee, D.E. Symon, R.N. Lester & J.P. Jessop (eds.), *Solanaceae IV*: 111-137. Kew.
- TUCKER, S.C. (1984). Origin of symmetry in flowers. *In*: R.A. White & W.C. Dickinson (eds.), *Contemporary problems in plant anatomy*: 351-396. New York.
- TUCKER, S.C. (1997). Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *Int. J. Plant Sci.* 158 (6 Suppl.): S143-S161.
- TUCKER, S.C. (1999). Evolutionary lability of symmetry in early floral development. *Int. J. Plant. Sci.* 160 (6 Suppl.): S25-S39.

Editado por Juan José Aldasoro
Aceptado para publicación: 9-VII-2001