

FLOR, ESPOROGENESIS Y GAMETOGENESIS DE *NIEREMBERGIA HIPPOMANICA* (SOLANACEAE)¹

Por JUDID ALEMANY²

SUMMARY

This paper deals with the floral morphology and embryology of *Nierembergia hippomanica* Miers (*Solanaceae*).

The following are the main conclusions:

1) Apterogenous and hemiparamesoperigenous stomata were found in both epidermis of petals and sepals.

2) Three types of hairs are present in the perianth: (1) many-celled non-secretory uniseriate hairs; (2) secretory hairs with upright stalks; (3) secretory hairs with curved stalks.

3) Along the pedicel there is a continuous vascular ring, which is interrupted in the receptacle at the successive departure of 20 vascular traces. Ten of them supply the calyx, five supply the corolla and five supply the stamens. The gynoeceum vascular tissue forms a ring fragmented in four bundles. The two ventral bundles are heterocarpic, supplying the numerous ovules and forming lateral bundles in each carpel. The solid style is supplied by the dorsal bundles which end up, without dividing, at the base of the stigma.

4) The development of the anther wall is of dicotyledonous type (Davis, 1966). It is formed by five layers: epidermis, endothecium, two middle-layers and a secretory tapetum with binucleate cells that are larger in the connectival portion. There is a single layer of microspore mother cells that undergo meiosis. Cytokinesis is simultaneous and tetrads are tetrahedral. Pollen is shed at the two-celled stage.

5) The ovule is anatropous, tenuinucellate and unitegmic. The nucellar epidermis disappears early and the embryo sac develops surrounded by an integumentary tapetum. A hypostase differentiates at the chalazal end of the ovule.

6) Usually a single archesporial cell is present; sometimes two archesporial cells have been found but only one undergoes meiosis. A linear tetrad of megaspores is formed, the chalazal one giving rise to the female gametophyte, while

¹ Este trabajo fue realizado en el Laboratorio de Embriología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, bajo la dirección de la Dra. T. Emil DI FULVIO a quien expreso mi sincero agradecimiento por su constante orientación y apoyo. Forma parte de un proyecto que cuenta con ayuda financiera de la Secretaría de Ciencia y Técnica (SECYT) y del Consejo de Investigaciones de la Provincia de Córdoba (CONICOR).

² Cátedra de Morfología Vegetal. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba. Casilla de Correo 509. 5000 CORDOBA.

the remaining three degenerate and disappear. Frequently a row of only three cells with the micropilar one binucleate was observed.

7) The embryo sac is of the Polygonum type. The egg apparatus is well developed; synergids are pear-shaped and show a conspicuous filiform apparatus of type II. The polar nuclei fuse before fertilization. The three antipodals are small and short-lived cells. At the chalazal pole the megagametophyte is associated with the hypostase.

INTRODUCCION

A pesar de la importancia que tiene desde el punto de vista pecuario, ya que varias de sus especies son tóxicas (Millán, 1941), no es mucho lo que se conoce aún sobre *Nierembergia* R. et P.

Gran parte de los aportes se han llevado a cabo en nuestro país, lo que resulta lógico si se tiene en cuenta que, de un total de alrededor de 23, son exclusivamente argentinas 21 especies (Hunziker, 1979).

En el campo morfológico, se ha avanzado sobre cariólogía (Ratera, 1952 y 1969; Di Fulvio, 1976 y 1978), polen (Di Fulvio, 1976), mecanismo de la polinización (Cocucci, 1984) y anatomía y multiplicación vegetativa (Cosa de Gastiazoro, 1983). Sin embargo, ninguna noticia se poseía hasta el presente, respecto a las particularidades embriológicas del género.

Es por la razón antedicha, que se inicia tal tipo de estudio en *N. hippomanica* Miers. Además de su esporogénesis y gametogénesis se incluyen en este trabajo observaciones sobre la morfología y vasculatura floral; estas últimas son complemento y difieren en parte, de las que Murray (1945) realizara para la misma especie, sobre materiales cuya procedencia no menciona.

De todas las entidades que representan al género en Argentina, *N. hippomanica* ("chuscho") es la que alcanza mayor dispersión tanto en el país como en nuestra provincia y se la considera especialmente tóxica en estado vegetativo, poco antes de florecer, para bovinos, ovinos, caprinos y equinos (Gallo, 1979).

MATERIAL Y METODO

El estudio se llevó a cabo con material conservado en FAA procedente de: ARGENTINA. Prov. de Córdoba: Dpto. Colón: Piedras Blancas, entre La Calera y El Diquecito, Di Fulvio 376, 11-XII-1975 (CORD).

Para la realización de preparados permanentes, se deshidrató en una serie de alcohol etílico-xilol, incluyéndolo en "paraplast". Los cortes seriados se ejecutaron con un espesor de 10 a 12 micras y luego fueron teñidos con la triple coloración hematoxilina-safranina-verde permanente ("fast green") según Johansen (1940).

Para el estudio de los tricomas y estomas se obtuvieron, en los distintos verticilos florales, trozos de epidermis de material conservado o fresco y se colocaron en hipoclorito de sodio comercial al 50% hasta que las piezas perdieran color. También se diafanizaron flores con NaOH al 2% y se tiñeron con safranina a fin de constatar el recorrido de los haces vasculares. Para identificar sustancias grasas fue empleado sudán IV en solución alcohólica.

Los dibujos se realizaron con el auxilio de una cámara clara.

OBSERVACIONES

A. Flor

Las flores de *Nierembergia hippomanica* son pentámeras, levemente zigomorfas y, según la terminología recomendada por Cocucci (1981), perfectas. El cáliz gamosépalo, está constituido por 5 piezas fusionadas entre sí hasta más o menos la mitad de su longitud, prolongándose luego en 5 lóbulos lanceolados; el mismo persiste después de la fecundación recubriendo al fruto.

La corola violácea de 16 a 20 mm de largo presenta un tubo muy estrecho (Fig. 3 E) y un limbo amplio con 5 lóbulos redondeados de prefloración carinal (Fig. 3 D). Este verticilo cae después que los óvulos son fertilizados, pero deja un fragmento de aproximadamente 1 mm de longitud, rodeando la base del ovario.

El androceo está compuesto por 5 estambres alternipétalos, 3 son algo más cortos que los otros 2, ubicándose uno de los menores entre los 2 más largos (Fig. 3 D). Todos están fusionados al angosto tubo corolino, y aunque quedan libres en la porción del limbo, continúan adosados al estilo. Las anteras, se disponen rodeando la base del estigma, justo por debajo de la zona receptiva (Fig. 3 E), son ditécicas, ventrifijas, extrorsas y de dehiscencia longitudinal.

El gineceo de ± 15 mm de longitud, es bicarpelar y eusincárpico. El ovario súpero, posee 2 lóculos separados por un septo que es incompleto en el ápice debido a la presencia del cómpito (Fig. 2 J); éste pone en contacto los 2 lóculos que alojan 2 placentas axilares con numerosos óvulos cada una (Fig. 2 I, L). El estilo terminal es cerrado, ya que un tejido transmisor con células alargadas verticalmente y de contenido denso, ocupa su parte central (Fig. 3 A-E). El estigma semilunado es húmedo. A la madurez muestra una capa de células epidérmicas vacuoladas, a veces redondeadas, que no configuran papilas estigmáticas y un tejido secretor subepidérmico que presenta numerosos espacios esquizógenos. Pertenece por sus características al grupo IV en la clasificación de Heslop-Harrison y Shivanina (1977).

Indumento. Los distintos verticilos florales de *N. hippomanica* presentan indumento, en el que se reconocieron los siguientes tipos de pelos: 1) *Secretores con pie curvo*: el pie bicelular y la cabezuela también con 2 células; son más numerosos en la epidermis abaxial del cáliz (Fig. 1 A, B). 2) *Secretores con pie recto*: pie generalmente pluricelular de 2 a 8 células y la cabezuela unicelular (Fig. 1 E, F, G); la pared de las células del pie puede ser lisa o con verrugas que disminuyen en tamaño desde la base hacia la cabezuela. En la epidermis adaxial del limbo corolino, próximo a la zona de inserción de los estambres, se presenta gran concentración de estos tricomas secretores con pie 2-celular, a veces 3-celular (Fig. 1 E, F). En la superficie abaxial de la corola en cambio, se observan con frecuencia tricomas secretores cuyo pie consta de 6 a 8 células (Fig. 1 G); estos son comunes también, en la epidermis de los filamentos estaminales, y son escasos en la cara superior del cáliz, donde poseen un pie 3 ó 4-celular. 3) *No secretores uniseriados*: son pluricelulares largos o cortos (Fig. 1 C, D); el número de células, a veces osteoladas, puede variar de 3 a 9 (Fig. 1 D). En las células de la base, la pared está fuertemente cutinizada y forma largas estrías longitudinales; éstas se acortan en la zona media y más aún hacia el extremo del pelo dándole aspecto rugoso. Este tipo de tricomas se presenta en la epidermis de sépalos y pétalos, alternando en estos últimos, con pelos secretores de pie recto.

Estomas. En la flor en antesis, los estomas están dispuestos irregularmente en ambas epidermis de sépalos y pétalos, aunque, en la corola la densidad estomática es menor. Los filamentos estaminales carecen de estomas, pero se encuentran algunos en la región conectival, próximos a la inserción del filamento en la antera. Las células oclusivas tienen la típica forma arriñonada y poseen cloroplastos que, a veces, se hallan en sólo una de ellas; presentan engrosamientos cuticulares en la zona del ostiolo (Fig. 1 H-J).

De acuerdo con la nomenclatura de Metcalfe and Chalk (1957), los estomas presentes en el cáliz corresponden al tipo anisocítico y pocos al tipo anomocítico, mientras que, en la corola y estambres, predominan los últimos.

La epidermis adaxial de la corola posee células más o menos poligonales, papilosas y con proyecciones de la pared hacia el lumen celular (Fig. 1 J); sin embargo, en la superficie abaxial son algo más alargadas, de contorno ondulado y también con proyecciones. Por el contrario, las células que se ubican sobre las nervaduras mayores, se presentan alargadas, con paredes rectas (Fig. 1 H). La cutícula es delgada, con estrías levemente ondeadas y más o menos equidis-

tantes. En el cáliz la cutícula es más gruesa y también estriada, las células tienen paredes onduladas y son de mayor tamaño que las de la corola (Fig. 1 I).

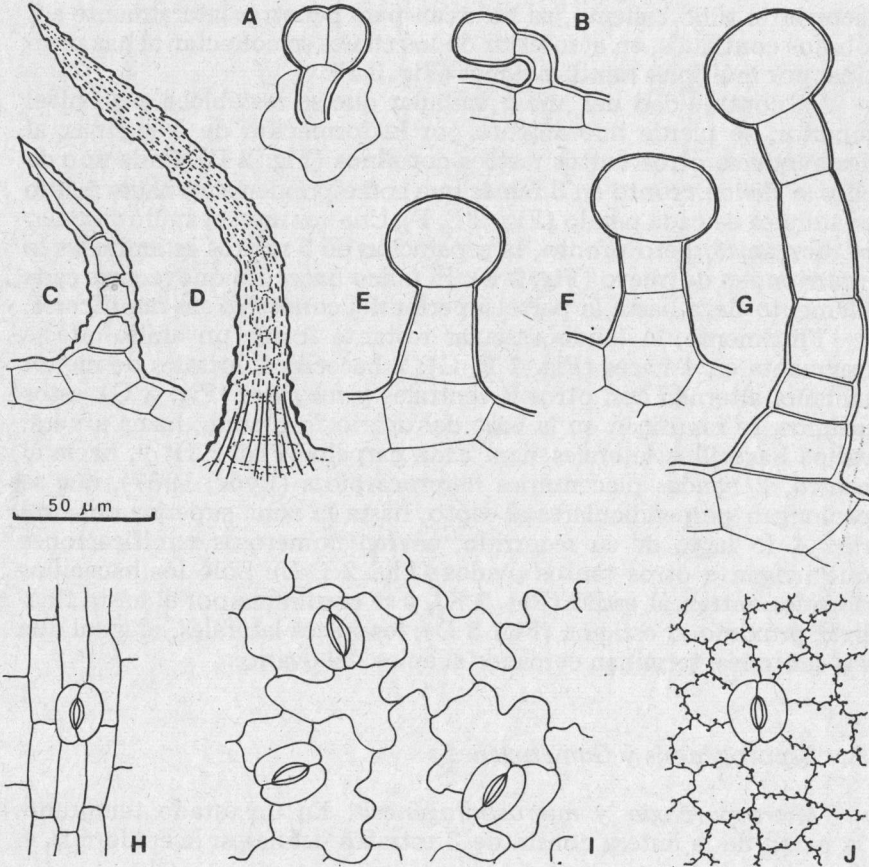


Fig. 1. — *Tricomas y estomas florales*. A-B: pelos secretores con pie curvo, vistos en superficie y en corte respectivamente; C-D: pelos no secretores simples uniseriados, se observan en corte y en vista superficial respectivamente; E, F y G: pelos secretores con pie recto; H-J: fragmentos de epidermis en vista superficial; H: epidermis abaxial de la corola sobre una nervadura, con estoma anomocítico; I: epidermis adaxial del cáliz con estomas anisocíticos; J: epidermis adaxial de la corola con estoma anomocítico.

Vasculatura. En cortes transversales sucesivos desde el pedicelo hasta el estigma, se muestra primero como un anillo vascular continuo (Fig. 2 A) que se interrumpe cuando se desprenden, simultáneamente, 10 rastros para el cáliz (Fig. 2 B). Cinco de ellos son más grandes y corresponden a los hacecillos medios de los sépalos; los 5 restantes, más pequeños, alternan con los anteriores y después de recorrer el tubo calicino, se bifurcan para penetrar lateralmente a 2 lóbulos contiguos, en el interior de los cuales se conectan al haz principal por múltiples ramificaciones (Fig. 3 F).

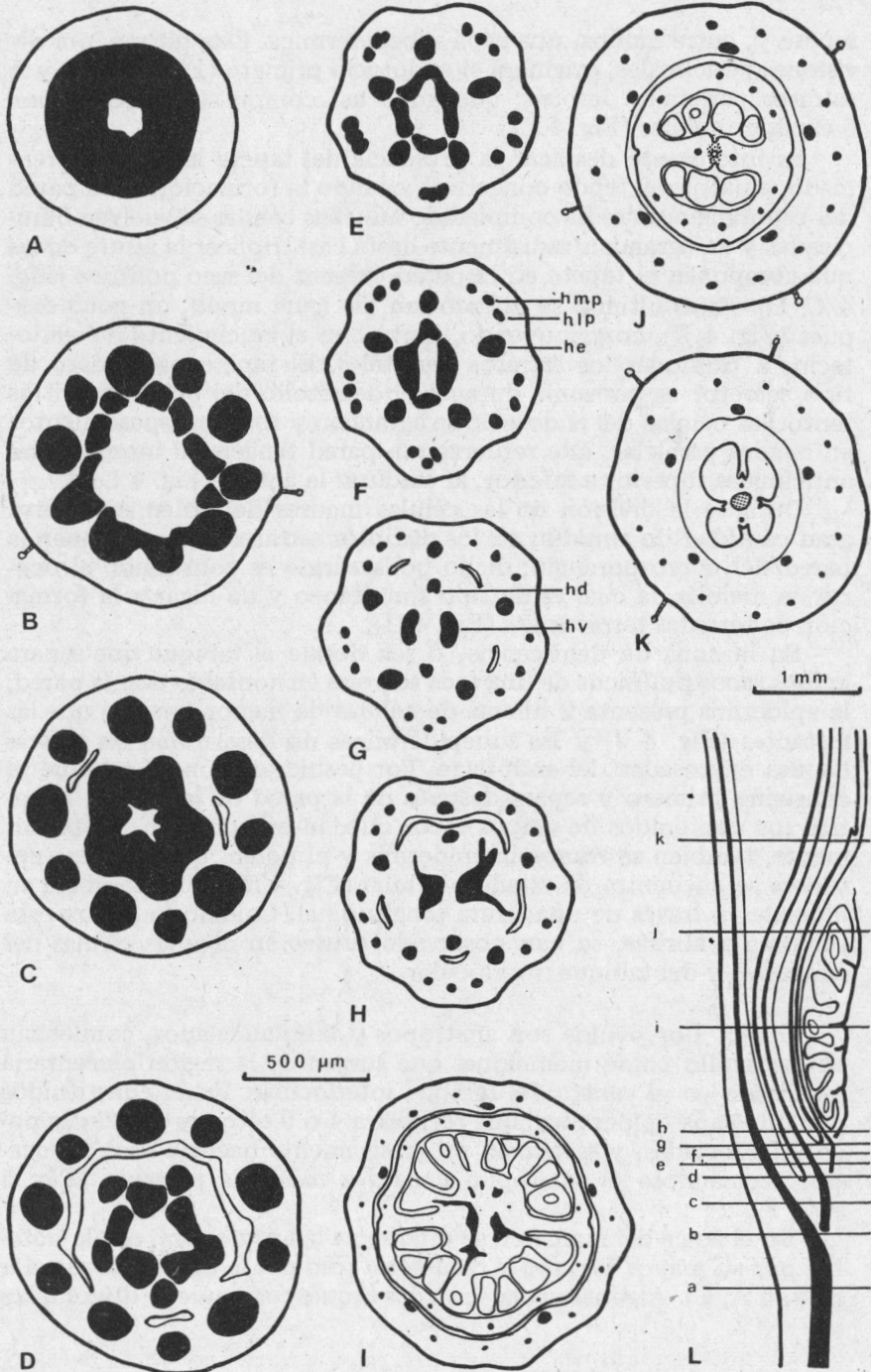
La continuidad del anillo vascular que se restablece a un nivel superior, se pierde nuevamente por la formación de 5 lagunas, al desprenderse otros tantos rastros corolinos (Fig. 2 D). Cada uno de ellos se divide pronto en 3 ramas que corresponden a los haces medio y laterales de cada pétalo (Fig. 2 E, F). Una vez más, el anillo vascular se reorganiza, pero pronto, la separación de 5 rastros estaminales lo interrumpen de nuevo (Fig. 2 E). El único hacecillo que recorre cada filamento llega hasta la parte superior del conectivo sin ramificarse.

Finalmente, el tejido vascular restante forma un anillo que se fragmenta en 4 haces (Fig. 2 F, G); 2 hacecillos dorsales de menor tamaño, alternan con otros 2 ventrales y mayores (Fig. 2 G); estos últimos, se ramifican en la base del ovario formando, hacia afuera, varios hacecillos laterales para cada carpelo (Fig. 2 H) y, hacia el centro, 2 bandas placentarias heterocárpicas (Eyde, 1967), que se prolongan perpendiculares al septo, hasta la zona superior del ovario. A lo largo de su recorrido, envían numerosas ramificaciones que irrigan a otros tantos óvulos (Fig. 2 I, L). Sólo los hacecillos dorsales entran al estilo (Fig. 2 K), y se continúan por él hasta finalizar próximo al estigma (Fig. 3 D); los haces laterales, al igual que los ventrales, terminan cercanos al ápice del ovario.

B. Esporogénesis y Gametogénesis

Microsporangio y microsporogénesis. En un estado temprano, la pared de la antera consta de 3 estratos celulares: la epidermis, el

Fig. 2. — *Vasculatura floral*. A-K: cortes transversales por flor próxima al momento de la antesis, mostrando el origen y recorrido de los hacecillos que inervan cada verticilo (el cáliz se suprimió en E-K); L: sector de un corte longitudinal por flor, en el que se indican los niveles de A-K. *Abreviaturas*: *hd*, hacecillo dorsal; *he*, hacecillo estaminal; *hlp*, hacecillo lateral de un pétalo; *hmp*, hacecillo medio de un pétalo; *hv*, hacecillo ventral. *Simbolismo*: en punteado el tejido transmisor. *Aumentos*: la escala de 500 μ m corresponde a A-K y la de 1 mm a L.



tapete y, entre ambos, una capa subepidérmica. Esta última, por divisiones periclinales, originará el endotecio primero (Fig. 4 C, D) y 2 estratos parietales después, quedando así compuesta la pared por 5 capas de células (Fig. 4 E).

Es interesante destacar la presencia del tapete interno diferenciado, a partir del tejido conectivo, cuando la formación de la pared del esporangio no se ha completado aún; sus células se vuelven binucleadas y se agrandan radialmente hasta casi triplicar la altura de las que componen el tapete en la pared externa del saco polínico (Fig. 4 C, D). Estas últimas se diferencian, de igual modo, un poco después (Fig. 4 E), contribuyendo, junto con el crecimiento del endotecio, a presionar los estratos parietales. El tapete paquímero de tipo secretor se consume durante el desarrollo del polen; mientras tanto, las células del endotecio se agrandan y forman espesamientos en bandas paralelas, que refuerzan la pared tangencial interna y las anticlinales superior e inferior, al madurar la antera (Fig. 4 I, L).

Durante la división de las células madres del polen se observa gran cantidad de almidón en los distintos estratos que componen la pared del microsporangio; dicho polisacárido es consumido al ocurrir la meiosis, la cual es de tipo simultáneo y da lugar a la formación de tétrades tetraédricas (Fig. 4 G).

En la zona de dehiscencia, o sea donde el tabique que separa ambos sacos polínicos de una teca se pone en contacto con la pared, la epidermis presenta 2 hileras de células de menor tamaño que las restantes (Fig. 4 J) y las subepidérmicas no desarrollan las típicas bandas engrosadas del endotecio. Por deshidratación, el tabique se constriñe primero y separa después de la pared de la antera, mientras los contenidos de ambos sacos quedan en contacto. Posteriormente, también se rompe la epidermis y el polen, que para ese entonces se encuentra en estado bicelular (Fig. 4 H, K, L), se libera en mónades a través de una fisura longitudinal. Cuando la antera está próxima a abrirse, se han observado drusas en algunas células del conectivo y del tabique interlocular.

Ovulo. Los óvulos son anátropos y tenuinucelados, comienzan su desarrollo como mamelones que surgen de la región placentaria localizada en el centro del tabique interlocular. Están constituidos por una capa epidérmica, que recubre a 4 ó 5 estratos de células poco diferenciadas, y se curvan progresivamente hacia la base del ovario, acercándose el micrópilo cada vez más a la placenta (Fig. 5 A-C, F).

En el ápice del mamelón se diferencia la arquéspora, célula notable por su mayor tamaño y recubierta sólo por la epidermis nucelar (Fig. 5 A, C). Algunas veces son 2 las arquésporas que se diferencian

(Fig. 5 B), pero sólo una parece continuar su desarrollo, ya que en ningún óvulo se encontraron 2 sacos embrionarios.

El único tegumento se origina por divisiones periclinales a partir de células epidérmicas próximas a la arquéspora (Fig. 5 A). Continúa creciendo tras nuevas divisiones periclinales y también anticlinales, hasta rodear casi por completo a las megásporas producidas al fin de la meiosis (Fig. 5 E). Deja sólo un pequeño canal que constituye el micrópilo, el cual alcanza notable longitud a la madurez del saco embrionario. En este estado, hay unos 7 estratos celulares en el tegumento, y la epidermis nucelar ha desaparecido totalmente, pues degenera durante la megasporogénesis (Figs. 5 F y 6 A-E).

La epidermis externa del tegumento presenta células más grandes que las de los restantes estratos y algo aplanadas, muy vacuolizadas y con núcleo pequeño. La epidermis interna, que constituye un endotelio alrededor del gametófito femenino, está constituida por células algo alargadas en sentido radial, que tienen citoplasma denso, y núcleo grande. Entre ambas epidermis se alojan unos 5 estratos celulares que, en conjunto, componen la mayor parte del tegumento ovular (Fig. 5 F).

En la región calazal del óvulo joven, se distinguen células poligonales con núcleo pequeño y muy vacuolizadas; durante la megagametogénesis contienen poco almidón, y cuando el saco embrionario madura, sus paredes se observan muy refringentes constituyendo una típica hipóstasis. Las restantes células del tegumento también poseen pequeños granos de almidón hasta poco después de fertilizado el saco embrionario.

El hacecillo vascular que penetra en el funículo es de corta longitud (Fig. 5 F) y está formado por células procambiales que difieren muy poco de sus vecinas.

Megasporogénesis. La única arquéspora (Fig. 5 C), que se desarrolla, se divide originando una díade por formación de una pared transversal al terminal la meiosis I (Fig. 5 D, E); desde entonces; la célula del extremo calazal es levemente mayor que la micropilar (Fig. 6 A). La segunda división puede ocurrir en ambas células simultáneamente (Fig. 5 E), para originar una tétrade lineal típica (Fig. 6 D), pero por lo general, la célula calazal de la díade se divide primero (Fig. 6 A, F). Con frecuencia suelen hallarse tríades, por no ocurrir citocinesis en la célula micropilar al completarse la meiosis y comúnmente degenera siendo binucleada (Fig. 6 B, C).

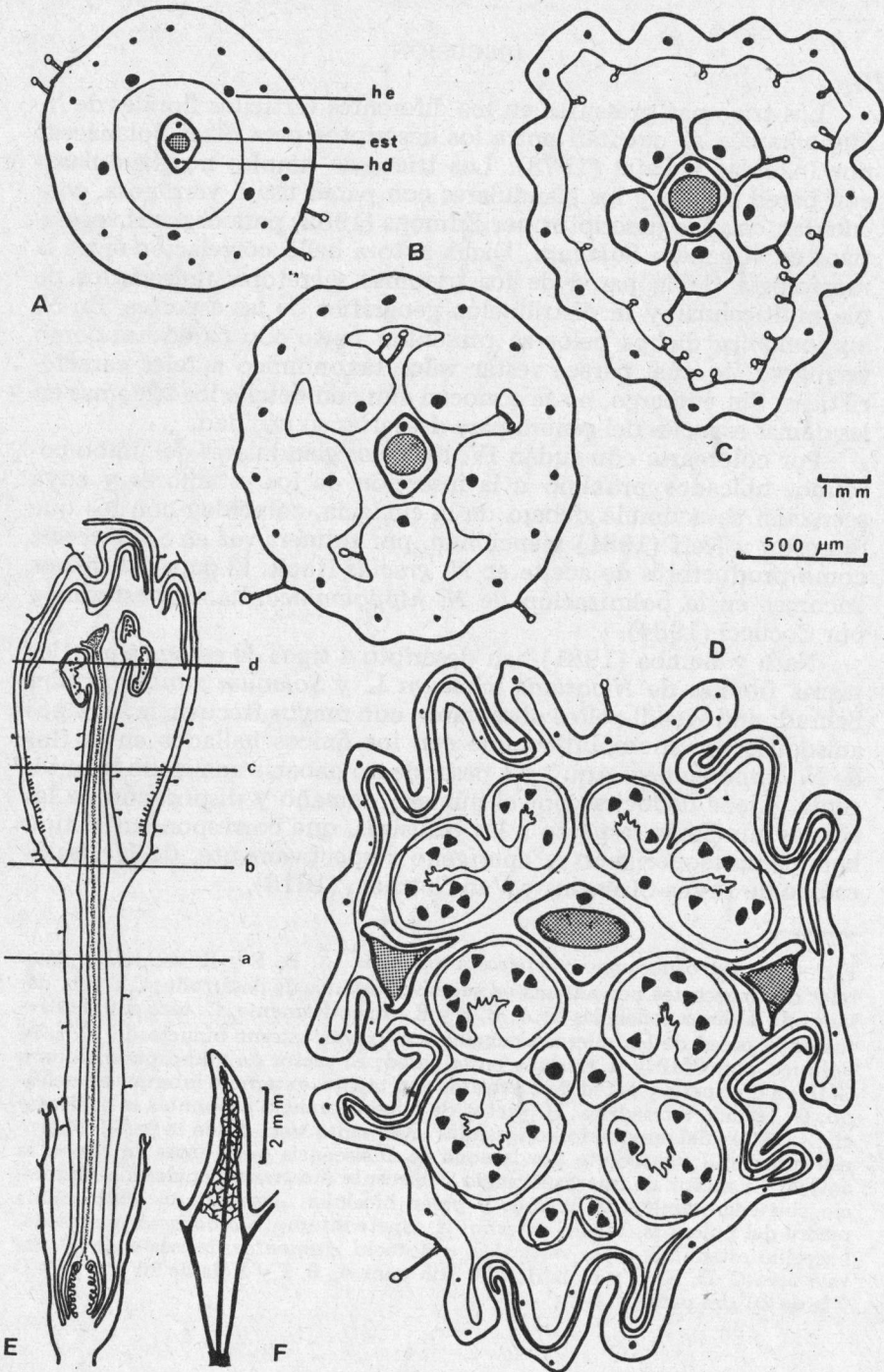
Sólo la megáspora del polo calazal permanece viable y crece en longitud hasta duplicar más o menos su tamaño (Fig. 6 E); recién entonces ocurre la primera mitosis, con la cual se inicia la formación

del megagametófito. Las otras megásporas degeneran, apareciendo los primeros signos, generalmente en la que está más próxima a la funcional; la desorganización progresa después hacia la megáspora cercana al micrópilo (Fig. 6 F).

Megagametófito. Los 2 núcleos resultantes de la primera cariocinesis mitótica se ubican uno en cada extremo del saco embrionario quedando separados por un vacúolo central (Fig. 6 G). La segunda mitosis da origen a un saco tetranucleado, con 2 núcleos en cada polo (Fig. 6 H), del cual se forma, tras una nueva cariocinesis, el gametófito 8-nucleado. La citocinesis que ocurre posteriormente en forma simultánea, delimita a las 7 células características del saco maduro (Fig. 6 J) que es, por su origen, monospórico y del tipo Polygonum.

De las 3 antípodas, una se sitúa en relación con la hipóstasis y las otras 2 por encima de ella. Son de contorno aproximadamente triangular, con núcleo pequeño y pronto degeneran (Fig. 6 J). En el polo opuesto se diferencia el aparato oosférico. Las 2 sinérgidas son piriformes y poseen un vacúolo en el extremo calazal, mientras que el núcleo, rodeado de citoplasma denso, se sitúa hacia el micrópilo, donde se destaca el aparato filar; éste se extiende casi hasta el comienzo del vacúolo, en las paredes que limitan ambas sinérgidas (Fig. 6 I, J). La oosfera, se presenta también alargada y con un vacúolo grande que se ubica en la región micropilar desplazando al núcleo hacia el extremo opuesto. La célula media, que por su tamaño constituye la mayor parte del gametófito, presenta granos de almidón, principalmente alrededor de los 2 núcleos polares que ocupan el centro de la célula (Fig. 6 J); éstos migran luego por una banda citoplásmica hasta colocarse próximos a la oosfera, donde se fusionan antes de la fecundación, formando un notable núcleo secundario (Fig. 6 I).

Fig. 3. — *Vasculatura floral*. A-D: cortes transversales por flor próxima al momento de la antesis, a los sucesivos niveles aproximados que se indican en E; E: corte longitudinal por flor madura poco antes de la antesis; F: vista superficial de un sépalo diafanizado mostrando los hacecillos que lo inervan. *Abreviaturas*: *est*, estilo; *hd*, hacecillo dorsal; *he*, hacecillo estaminal. *Simbolismo*: en punteado el tejido transmisor. *Aumentos*: la escala de 500 μ m corresponde a A-D; la de 1 mm vale para E y la de 2 mm para F.



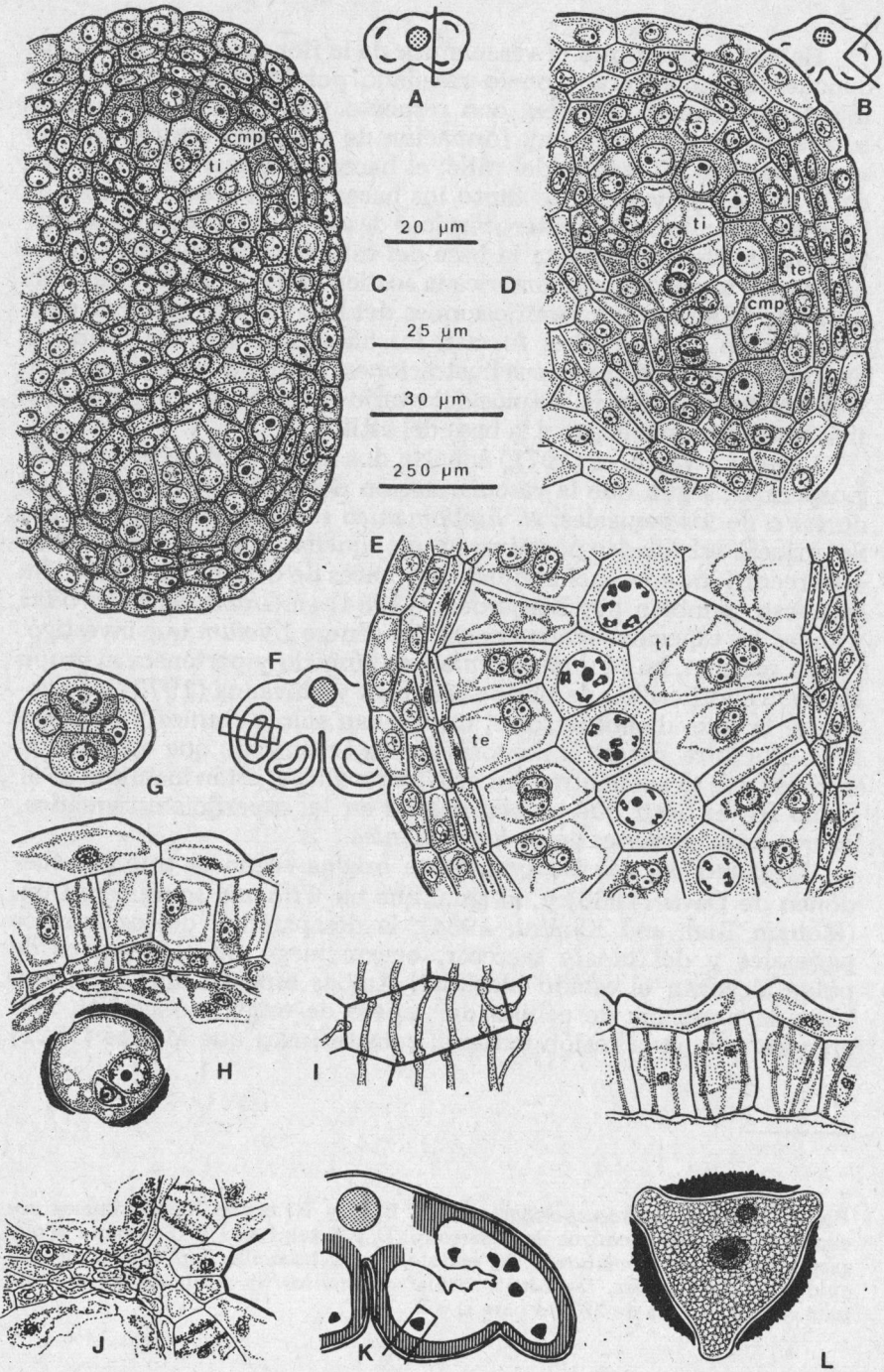
DISCUSION

Los tricomas presentes en los diferentes verticilos florales de *N. hippomanica* se cuentan entre los descriptos para otras Solanáceas por Inamdar y Patel (1973). Los tricomas simples no glandulares con pared rugosa y los glandulares con pared lisa o verrugosa, concuerdan con los descriptos por Edmons (1982) para órganos vegetativos en el género *Solanum*. Dicha autora halló correlación entre la morfología de la pared de los tricomas secretores uniseriados de pie multicelular y la distribución geográfica de las especies. En *N. hippomanica* dichos pelos se presentan tanto con pared lisa como verrugosa, lo cual parece restar valor taxonómico a tales características. Sin embargo, no se conocen aún con detalle los tricomas en las demás especies del género para descartar su utilidad.

Por colorearse con sudán IV, los pelos glandulares del limbo corolino, ubicados próximo a la inserción de los estambres y cuya secreción se acumula debajo de la cutícula, coinciden con los que Simpson y Neff (1981) mencionan, por primera vez en *Solanaceae*, como productores de aceite en *N. gracilis* Hook. El papel de dichos tricomas en la polinización de *N. hippomanica*, ha sido estudiado por Cocucci (1984).

Nath y Lamba (1981) han descrito 4 tipos de estomas para las piezas florales de *Nicotiana tabacum* L. y *Solanum xanthocarpum* Schrad. and Wendl.; ellos observaron con mayor frecuencia los tipos anisocítico y anomocítico que son los únicos hallados en la flor de *N. hippomanica*. Aquí, y a pesar de no haberse analizado la ontogenia, puede deducirse por el número, tamaño y disposición de las células auxiliares respecto a las oclusivas, que corresponden al tipo hemiparamesoperígeno y aperígeno respectivamente, de la clasificación de Fryns-Claessens y Van Cotthem (1973).

Fig. 4. — *Microsporangio y microsporogénesis*. A, B, F y K: esquemas generales de transcortes por anteras en sucesivos estados de desarrollo; C-E y L: detalles de las áreas señaladas en A, B, F y K respectivamente, C: teca con 3 estratos en la pared de los microsporangios y el tapete interno binucleado; D: saco polínico con CMP y 4 estratos en la pared; E: sector de microsporangio con CMP en diacinesis y pared de 5 estratos con tapete, externo e interno, binucleado; G: tétrade tetraédrica; H: sector de microsporangio próximo a la dehiscencia; I: célula del endotecio con bandas engrosadas vista desde la pared tangencial interna; J: transcorte por la zona de dehiscencia poco antes de abrirse la antera; L: sector de microsporangio dehisciente mostrando epidermis, endotecio con engrosamientos fibrosos y polen bicelular. *Abreviaturas*: *cmp*, célula madre del polen; *te*, tapete externo; *ti*, tapete interno. *Simbolismo*: punteado, hacecillo estaminal; rayas verticales, endotecio. *Aumentos*: la escala de 30 μm vale para C, D, E, H y L; la de 250 μm para A, B, F y K; la de 25 μm para G y la de 20 μm para I y J.



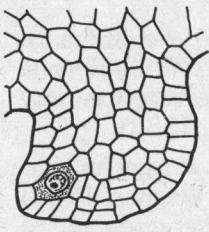
He confirmado que la vasculatura de la flor en *N. hippomanica*, concuerda, en general, con lo reseñado por Murray (1945), pero mis observaciones, difieren, con respecto a lo descrito por dicha autora, en lo siguiente: hay formación de pequeñas lagunas cuando se separan los 10 rastros del cáliz; el hacecillo dorsal no se ramifica en la pared ovárica, por lo tanto los haces laterales derivan sólo de los ventrales; éstos son heterocárpicos desde su nacimiento y se prolongan sin fusionarse hasta la base del estilo donde finalizan. Por el contrario, la autora norteamericana sostiene que los rastros del cáliz no dejan lagunas; que ramificaciones del haz dorsal, junto con derivaciones de los ventrales, forman los haces laterales del ovario y, aunque no lo muestra en sus ilustraciones, afirma que los haces ventrales se fusionan hacia el ápice del ovario antes de separarse en otros más pequeños que llegan a la base del estilo.

Laguna y Cocucci (1971) señalan dos líneas evolutivas para Angiospermas, según que la vascularización del estilo provenga del haz dorsal o de los ventrales; *N. hippomanica* se ubica, como las demás Solanáceas estudiadas por Murray, en aquella línea en que el estilo está recorrido, con exclusividad, por haces de origen dorsal; ésto ha sido visto también por Bernardello (1984) en *Grabowskia*, *Phrodus* y todas las especies sudamericanas del género *Lycium* que investigó.

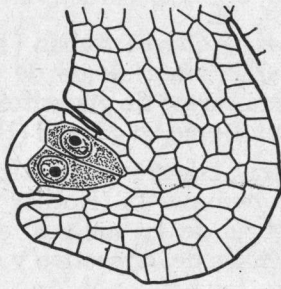
El estigma, en *N. hippomanica*, es húmedo y pertenece al grupo IV en la clasificación de Heslop-Harrison y Shivanna (1977), categoría en la que, dichos autores, mencionan sólo a *Datura* y *Schizanthus*. Por otra parte, la mayoría de las Solanáceas que estudiaron, entre las que se encuentran varias *Nicotianineae*, están incluidas en el grupo III, es decir que poseen papilas en la superficie estigmática, las que están ausentes en *N. hippomanica*.

La pared del microsporangio se origina según el tipo dicotiledóneo de Davis (1966) y, al igual que en *Withania somnifera* Dun. (Moham Ram and Kamini, 1964), la desaparición de los estratos parietales y del tapete secretor, ocurre luego que los granos de polen alcanzan el estado bicelular. Ambas especies muestran también, la presencia de células del tapete de origen conectival, más grandes que en la región externa, característica que Mascré (1921)

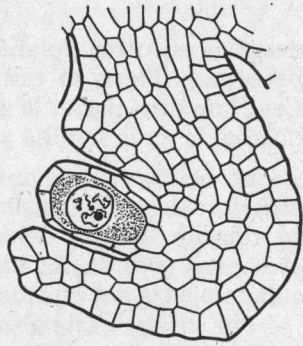
Fig. 5. — *Ovulo y megasporogénesis*. A, B, C y F: cortes longitudinales por óvulos en estados sucesivos de desarrollo; D y E telofase I y II durante la megasporogénesis. Abreviaturas: *en*, endotelio; *ha*, hacecillo; *hip*, hipóstasis; *nu*, epidermis nucelar; *teg*, tegumento ovular. Aumentos: la escala de 50 μm vale para A, B, C y F; la de 25 μm para D y E.



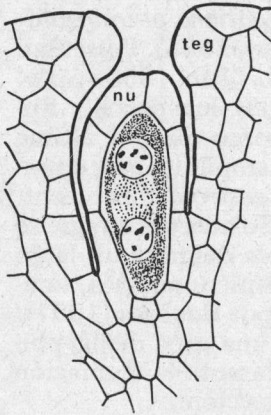
A



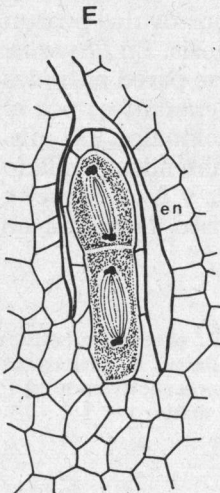
B



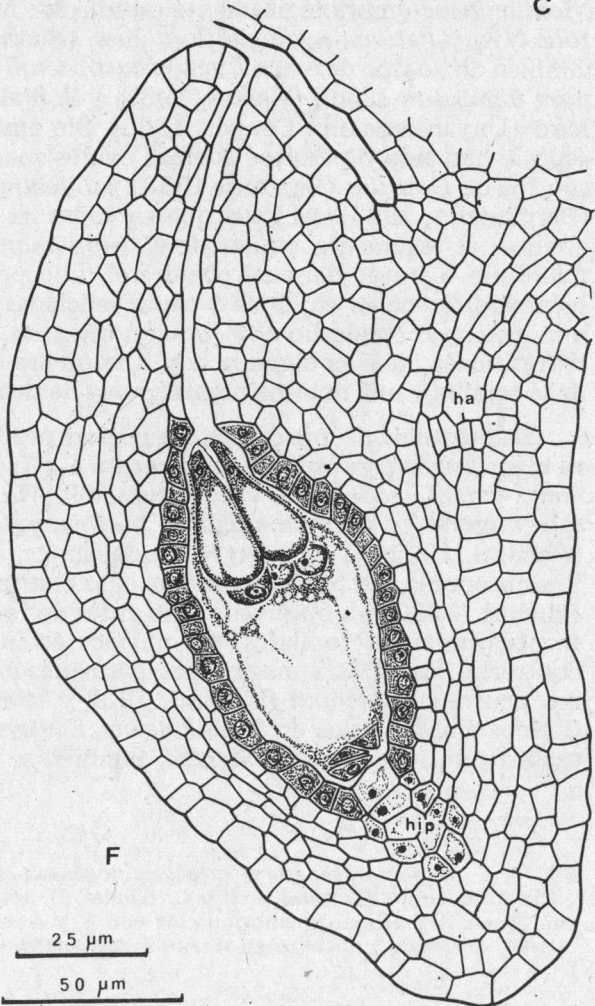
C



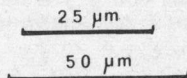
D



E



F



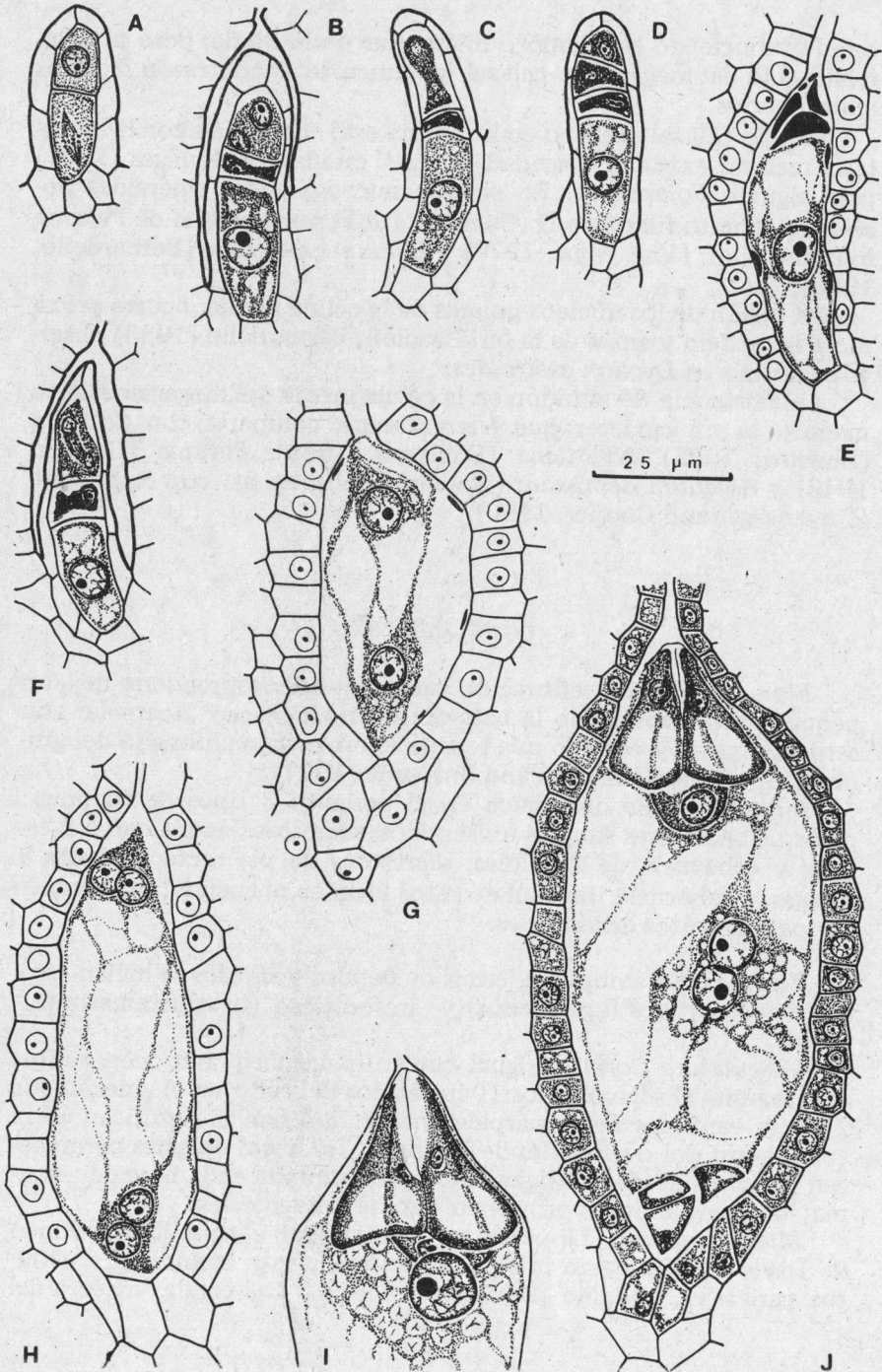
describe en otras Solanáceas, y que Di Fulvio (1965) denomina tapete paquímero al estudiar la embriología de *Cortesia cuneifolia* Cav. Por otra parte, la antera carece de placentoides, estructura muy difundida en la familia y *Tubiflorae* en general (Hartl, 1963).

La ocurrencia de areniscas, cristales prismáticos y drusas ha sido mencionada para *Capsicum annuum* L. (Horner and Wagner, 1980) en relación con la dehiscencia de las anteras; en *Nierembergia* se presentan sólo drusas en células del conectivo y del tabique interloccular alejadas del estomio.

Por lo que hasta ahora se sabe, la existencia de óvulos anátropos como en *N. hippomanica* es característica compartida por las otras *Nicotianineae* embriológicamente estudiadas: *Nicotiana plumbaginifolia* Viv. y *Petunia nyctaginiflora* Juss. (Bhaduri, 1935). Presentan también dicho tipo de óvulo *Lycium europaeum* L. (Jain, 1956), *Solanum demissum* Lindl. (Walker, 1955) y *S. phureja* Juzepczuk y Bukaso (Dnyansagar and Cooper, 1960). Sin embargo, para la última especie han sido descriptos además óvulos anacampilótropos, como son los de *Cestrum* (Bhaduri, 1935) y *Lycium cestroides* Schlecht. (Bernardello, 1983). Al igual que en todas las Solanáceas en que se conoce, el tegumento ovular de *N. hippomanica* delimita un largo micropilo a través del cual penetra el tubo polínico; además, también se diferencian en él las 3 capas señaladas por Souèges (1907): una interna o endotelio con función digestiva, una capa media pluristratificada, que es digerida casi totalmente durante la formación de la semilla y una externa o epidérmica de protección.

La presencia de más de una arquéspora productora de megásporas es mencionada para *Solanum tuberosum* L. (Rees-Leonard, 1935), así como para *Lycopersicon esculentum* Mill., *Whitania somnifera*, *Physalis minima* L., *Nicotiana plumbaginifolia* y *Solanum melongena* L. (Bhaduri, 1932 y 1935); en *N. hippomanica*, algunos óvulos poseen 2 arquésporas, pero sólo en una de ellas ocurre meiosis. En *Physalis*, Bhaduri (1935) ha observado que antes de formarse pared entre las 2 megásporas micropilares, sus núcleos están degenerantes; por el contrario, las otras 2 megásporas permanecen funcionales. Lo mismo ocurre en *Solanum* (Bhaduri, 1932 y 1935) habiéndose hallado 2 sacos embrionarios en *S. melongena*, *S. nigrum* L. y *Lycopersicon esculentum*. En *N. hippomanica*, también se ha visto degenerar en

Fig. 6. — *Megasporogénesis y megagametogénesis*. A y F: estados sucesivos en la formación de la tétrade; B y C: tríades; D: tétrade lineal; E: megáspora funcional; G y H: sacos embrionarios con 2 y 4 núcleos respectivamente; I: aparato oosférico y núcleo secundario; J: saco embrionario maduro.



estado binucleado el miembro micropilar de la díade, pero se desarrolla sólo la megáspora calazal y nunca se encontraron 2 sacos embrionarios.

El polo calazal del saco embrionario está en relación con la hipótaxis más no existe la "cavidad calazal" citada por Souèges (1907) para algunas *Solanaceae*. En el polo micropilar, las sinérgidas poseen un aparato filar tipo II (Cocucci, 1981) semejante al de *Petunia hybrida* Vilm. (Van Went, 1970) y *Lycium cestroides* (Bernardello, 1983).

La fusión de los núcleos polares de la célula media, ocurre próximo a la oosfera y antes de la fertilización; Bernardello (1983) observó lo mismo en *Lycium cestroides*.

La existencia de almidón en la célula media del megagametófito maduro es un carácter que *Nierembergia* comparte con *Cestrum* (Bhaduri, 1935), *Nicotiana* (Dahlgren, 1939), *Petunia* (Cooper, 1946) y *Solanum demissum* (Walker, 1955), no así con *S. phureja* (Dnyansagar and Cooper, 1960).

CONCLUSIONES

Flor. Corola de prefloración carinal que al desprenderse deja un pequeño resto rodeando la base del ovario. Gineceo 2-carpelar con estilo terminal y cerrado que remata en un estigma húmedo del grupo IV de Heslop-Harrison and Shivanna (1977).

Indumento. Se distinguen en el perianto 3 tipos de tricomas: pelos no secretores simples uniseriados; secretores de pie curvo 2-celular y cabezuela de 2 células; secretores de pie recto de hasta 8 células y cabezuela unicelular. Estos últimos se encuentran también en los filamentos estaminales.

Estomas. En ambas epidermis de pétalos y sépalos se hallan estomas anomocíticos (aperígenos) y anisocíticos (hemiparamesoperígenos).

Vasculatura floral. Al igual que en la corola y androceo, se forman lagunas al separarse los 10 hacecillos del cáliz; en el gineceo, los 2 haces ventrales heterocárpicos no se fusionan ni ramifican en la zona apical del ovario, donde finalizan; los haces dorsales permanecen indivisos desde su origen hasta que terminan en la base del estigma; los haces laterales provienen sólo de los ventrales.

Microsporangio. La pared se origina según el tipo dicotiledóneo de Davis (1966) y está integrada por: epidermis, endotecio, 2 estratos parietales y tapete paquímero secretor. Las células madres del

polen son unistratificadas y hay formación simultánea de tétrades tetraédricas. El polen se dispersa en mónades al estado bicelular.

Ovulo y megasporogénesis. El óvulo es anátropo, tenuinucelado, y unitegmentado. La epidermis nucelar degenera pronto y el saco embrionario queda en contacto con el tapete tegumentario. Aunque puede haber 2 arquésporas sólo una sufre meiosis y forma la tétrade lineal o una tríade de megásporas; la calazal origina el gametófito femenino mientras las restantes degeneran.

Megagametófito. Es de tipo Polygonum; el aparato oosférico consta de la oosfera y 2 sinérgidas más o menos piriformes, con un notable aparato filar de tipo II. En la célula media los núcleos polares se fusionan antes de la fecundación y forman el núcleo secundario que se ubica en la vecindad de la oosfera. Las 3 antípodas son pequeñas y efímeras.

BIBLIOGRAFIA

- BERNARDELLO, L. M. 1983. Estudios en *Lycium* (Solanaceae). IV. Biología reproductiva de *L. cestroides*, con especial referencia a la dehiscencia de la antera en el género. *Kurtziana* 16: 33-70, f. 1-13.
- 1984. Estudios en *Lycium* (Solanaceae). V. El gineceo de *Lyciae*. *Kurtziana* 17 (en prensa).
- BHADURI, P. N. 1932. The development of ovule and embryo sac in *Solanum melongena* L. *J. Indian Bot. Soc.* 11 (3): 202-224, p. I-VI.
- 1935. Studies on the female gametophyte in *Solanaceae*. *J. Indian Bot. Soc.* 14 (2): 133-149, pl. I-XVII.
- COCUCCI, A. A. 1984. Polinización en *Nierembergia hippomanica* (Solanaceae). *Kurtziana* 17 (en prensa).
- COCUCCI, A. E. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a Angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 75-81, f. 1-2.
- 1981. Aspectos ultraestructurales de la fertilización en Angiospermas. *Kurtziana* 14: 41-62, f. 1-7.
- COOPER, D. C. 1946. Double fertilization in *Petunia*. *Amer. J. Bot.* 33: 54-57, f. 1-10.
- COSA de GASTIAZORO, M. T. 1983. Multiplicación vegetativa en *Nierembergia aristata* y *N. stricta* (Solanaceae). Resúmenes de las XIX Jornadas Argentinas de Botánica: 23. Santa Fe.
- DAHLGREN, K. V. 1939. Sur la présence d' amidon dans le sac embryonnaire chez les Angiospermes. *Bot. Not.* 1939: 221-231.
- DAVIS, G. L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. (Solanaceae: 246-247). John Wiley and Sons. New York.

- DI FULVIO, T. E. 1965. Sobre la embriología de *Cortesia cuneifolia* (Boraginaceae). I. Anatomía floral, esporogénesis y gametogénesis. *Kurtziana* 2: 7-25, f. 1-7.
- 1976. Sobre el polen de *Nierembergia* (Solanaceae), *Kurtziana* 9: 87-91, f. 1.
- 1976. Recuentos cromosómicos en *Nierembergia* (Solanaceae). *Kurtziana* 9: 141-142, f. 1.
- 1978. Cromosomas gaméticos de *Nierembergia aristata* y *Bouchetia anomala* (Solanaceae). *Kurtziana* 11: 118, f. 1.
- DNYANSAGAR, V. R. and D. C. COOPER. 1960. Development of the seed of *Solanum phureja*. *Amer. J. Bot.* 47 (3): 176-186, f. 1-50, t. 1-2.
- EDMQNDS, J. M. 1982. Epidermal hair morphology in *Solanum* L. section *Solanum*. *J. Linn. Soc. Bot.* 85 (3): 153-164, f. 1-28, t. 1.
- ERDTMAN, G. 1972. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. I-XII*, 1-553, f. 1-261. Hafner Publ. Comp. New York.
- EYDE, R. H. 1967. The peculiar gynoeical vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance. *Phytomorphology* 17 (1-4): 172-182, f. 1-18.
- FRYNS-CLAESSENS, E. and W. VAN COTTHEM. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* 39 (1): 71-138, f. 1-28, t.
- GALLO, G. 1979. *Plantas tóxicas para el ganado en el cono sur de América*. 1-255, lams. Ed. EUDEBA. Buenos Aires.
- HARTL, D. 1963. Das Placentoid der Pollensäcke, ein Merkmal der Tubifloren. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 70-72, f. 1-2.
- HESLOP-HARRISON, Y. and K. R. SHIVANNA. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. *Ann. Bot. (London)* 41: 1233-1258, pl. 1-4.
- HORNER, H. T. and B. L. WAGNER. 1980. The association of druse crystals with the developing stomium of *Caspicum annuum* (Solanaceae) anthers. *Amer. J. Bot.* 67 (9): 1347-1360, f. 1-55.
- HUNZIKER, A. T. 1979. a. South American *Solanaceae*: a synoptic survey. En: J. G. HAWKES, R. N. LESTER and A. D. SKELDING (Eds.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Linnean Soc. Symp.* ser. 7: 49-85, fs.
- INAMDAR, J. A. and R. C. PATEL. 1973. Structure, ontogeny and classification of trichomes in some *Polemoniales*. *Feddes Repert.* 83 (7-8): 473-488, f. 1-4.
- JAIN, T. C. 1956. The gametophytes of *Lycium europaeu*. L. *J. Indian Bot. Soc.* 35 (2): 181-188, f. 1-27.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique. I-XI*, 1-523, f. 1-106. 1st. ed. McGraw Hill Book Co, New York.
- LAGUNA, I. G. y A. E. COCUCCI. 1971. El ovario, el óvulo y el megagametófito de *Colletia spinosissima* (Rhamnaceae). *Kurtziana* 6: 53-62, f. 1-3.
- MASCRÉ, M. 1921. Recherches sur le développement de l'anthere chez les Solanacées. *Thèses Fac. Sci. Paris, Sér. A n° 876*: 1-100, f. 1-101.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK. 1957. *Anatomy of the Dicotyledons II. (Solanaceae)*: 965-978, f. 225-227). Clarendon Press, Oxford.
- MILLAN, R. 1941. Revisión de las especies del género *Nierembergia* (Solanaceae). *Darwiniana* 5: 487-547, f. 1-7.
- MOHAM RAM, H. and I. KAMINI. 1964. Embryology and fruit development in *Withania somnifera* DUM. *Phytomorphology* 14 (4): 574-587, f. 1-10.
- MURRAY, M. A. 1945. Carpillary and placental structure in the *Solanaceae*. *Bot. Gaz.* 107 (2): 243-260, f. 1-94.
- NATH, P. and L. C. LAMBA. 1981. Structure and ontogeny of stomata on floral parts of *Nicotiana tabacum* L. and *Solanum xanthocarpum* Schrad. and Wendl. *J. Indian Bot. Soc.* 60 (2): 118-122, f. 1-14, t. 1.

- RATERA, E. L. 1952. Número de cromosomas de algunas Solanáceas argentinas (Tercera contribución). *Revista Fac. Agron. Veterin.* 13 (2): 280-284, f. 1-9.
- 1969. Estudios cariológicos en Solanáceas. II. *Revista Inst. Mun. Bot. Buenos Aires.* 3 (2): 59-66, f. 1-12.
- REES-LEONARD, O. L. 1935. Macrosporogenesis and development of the macrogametophyte of *Solanum tuberosum*. *Bot. Gaz.* 96: 734-750, f. 1-32.
- SIMPSON, B. B. and J. L. NEFF. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 (2): 301-322, f. 1-13.
- SOUÈGES, R. 1907. Développement et structure du tégument séminal chez les Solanacées. *Thèses Fac. Sci. Paris, Sér. A n° 556*: 1-124, f. 1-206.
- VAN WENT, J. L. 1970. The ultrastructure of the fertilized embryo sac of *Petunia*. *Acta Bot. Neerl.* 19 (4): 468-480, f. 1-15.
- WALKER, R. J. 1955. Cytological and embryological studies in *Solanum* sect. *Tuberarium*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 82 (2): 87-101, f. 1-41.