

Morfología comparada del androceo en tomates silvestres y especies afines (Solaneae, Solanaceae)

Cabecita: Androceo en tomates y especies afines

Carolina Carrizo García*

* Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET). Casilla de Correo 495. 5000 Córdoba. Argentina. E-mail: ccarrizo@imbiv.unc.edu.ar. Becaria de Formación de Postgrado, CONICET.

Resumen

Se estudia en detalle la morfología del androceo en especies de tomates silvestres (sub nom. *Lycopersicon*) y tres especies estrechamente relacionadas de *Solanum*. Ambos grupos de taxones comparten unos pocos caracteres comunes en la familia y otros frecuentes en la subtribu Solaninae (Solaneae). El androceo en las especies de *Lycopersicon* sigue un patrón básico, con anteras coherentes, cada una con apéndice apical estéril y dehiscencia longitudinal, aunque existen algunas diferencias cuantitativas entre ellas (p.e. longitud de los apéndices). El androceo en *Lycopersicon* muestra un conjunto de caracteres particulares que claramente distinguen a los tomates como un grupo homogéneo, cualquiera sea el rango taxonómico asignado al mismo. Por su parte, se pueden observar algunas diferencias importantes entre las especies de *Solanum* (p.e. tipo de dehiscencia, pubescencia), en tanto que *S. pennellii* y *S. sitiens* presentan algunos rasgos poco comunes en Solanaceae (heteranteria y anteras curvadas). En coincidencia con registros previos, *S. pennellii* resulta la especie más similar a los tomates, al menos de acuerdo a los caracteres del androceo.

Palabras clave: androceo – antera – morfología – tomates – *Lycopersicon* – *Solanum pennellii* – *Solanum sitiens* – *Solanum lycopersicoides*

Summary

The androecium features in wild tomatoes (sub nom. *Lycopersicon*) and three related *Solanum* species are studied in detail. Both groups of taxa share a few characters that are common in the family, and some others that are frequent in subtribe Solaninae (Solaneae). The androecium in *Lycopersicon* species follows a basic pattern, with coherent anthers, each one with an apical appendage and longitudinal dehiscence, while some quantitative differences are observed among them (e.g. appendage length). The androecium of *Lycopersicon* shows a set of peculiar characters that clearly distinguishes the tomatoes as a homogeneous group, whatever the taxonomic rank assigned to the group. On the contrary, some important differences can be observed among the *Solanum* species (e.g. dehiscence, ornamentation); *S. pennellii* and *S. sitiens* share some features that are less common in Solanaceae (heteranthery and curved anthers). In agreement with previous reports, regarding the androecium features, *S. pennellii* seems the closest species to the tomatoes.

Key words: androecium – anther morphology – tomatoes – *Lycopersicon* – *Solanum pennellii* – *Solanum sitiens* – *Solanum lycopersicoides*

Introducción

En el sistema de clasificación tradicional de Solanaceae se ubica a los tomates en *Lycopersicon* Mill. (Müller, 1940; Luckwill, 1943; Nee, 1999; Hunziker, 2001), género muy afín a *Solanum* L. Unas pocas especies de este último se consideran las más cercanamente relacionadas a los tomates, a saber: *Solanum pennellii* Correll, *S. lycopersicoides* Dunal, *S. sitiens* I. M. Johnst., *S. ochranthum* Dunal y *S. juglandifolium* Dunal (Rick, 1979). Los caracteres claves para distinguir a *Lycopersicon* de *Solanum* se encuentran en el androceo (Correll, 1962; Taylor, 1986; Lester, 1991; Nee, 1999). En la pasada década, las relaciones filogenéticas de los tomates han sido repetidamente estudiadas basándose en información

molecular de diferentes orígenes, donde se encontró que los tomates formarían parte de *Solanum* subgen. *Potatoe* (G. Don) D'Arcy (Spooner et al., 1993; Olmstead & Palmer, 1997; Bohs & Olmstead, 1997; Peralta & Spooner, 2001). En consecuencia, sus especies fueron transferidas a *Solanum*, quedando relegada la importancia atribuida al androceo. Sin embargo, por diferentes razones, algunos investigadores no aceptaron esta propuesta y aún reconocen a *Lycopersicon* como un género válido (Nee, 1999; Hunziker, 2001; Ji et al., 2001).

Más allá de la controversia establecida alrededor de la jerarquía taxonómica de los tomates y de la desestimación del androceo como estructura clave en este problema taxonómico, el androceo en los tomates por sí mismo representa una estructura muy interesante para ser estudiada a nivel morfológico. Al respecto, hasta el momento sólo ha sido analizado en detalle el androceo del tomate cultivado, *L. esculentum* Mill. (Chandra Sekhar & Sawhney, 1984; Bonner & Dickinson, 1989). Por esta razón, se encaró el estudio morfológico comparado del androceo en las especies silvestres de *Lycopersicon* y en algunas de las especies de *Solanum* más afines a este grupo. En este trabajo se pretende proveer una detallada descripción morfológica del androceo en las especies en estudio, intentando adquirir un conocimiento más profundo de las mismas, así como también evaluar si la evidencia proporcionada por el androceo permite inferir las posibles afinidades en este reducido grupo.

Materiales y Métodos

La mayor parte del material estudiado proviene de plantas cultivadas en el Jardín Botánico de Nijmegen (BGN, Holanda) o del C.M. Rick Tomato Genetics Resource Center (TGRC, Davis, Estados Unidos de América). Se estudiaron un total de 13 taxones de *Lycopersicon* y *Solanum*, que se depositaron en la colección de materiales conservados en líquido del Museo Botánico de Córdoba (CORD). Los taxones analizados y sus datos de colección se sintetizan en la Tabla 1.

Para *L. peruvianum* var. *humifusum*, *S. pennellii* var. *puberulum* y *S. lycopersicoides*, los caracteres del androceo pudieron ser observados a lo largo de la floración. A tal efecto, al menos 10 flores fueron numeradas, registrándose para cada una el día de apertura, recolectándose posteriormente flores en diferentes días de la floración. En los restantes taxones se trabajó con inflorescencias completas, sin haberse registrado el momento de la floración en que se encontraba cada flor. Todos los materiales se conservaron en F.A.A. (formol - alcohol etílico - ácido acético). Las observaciones se realizaron principalmente en microscopio estereoscópico (ME), y algunas muestras también fueron analizadas en microscopio electrónico de barrido (MEB). Para tal fin, los materiales conservados fueron deshidratados en formaldehído-dimetil-acetal (Gesterberger & Leins, 1978), luego sometidos a secado en punto crítico con CO₂, y finalmente cubiertos con un baño de oro-paladio. Las observaciones se hicieron en un microscopio JEOL JSM 35CF (INSIBIO-CONICET).

Observaciones

El androceo en todos los taxones estudiados está formado por cinco estambres, con anteras conniventes, ditecas y basifijas. En todos los casos los filamentos están fusionados lateralmente por sus bases, formando así un anillo continuo, y generalmente se observa un sector apical libre de los mismos, de diferentes proporciones.

Androceo en *Lycopersicon*

El androceo en *Lycopersicon* muestra varios caracteres constantes, en tanto que algunas diferencias cuantitativas se observan entre las especies. El androceo está formado por anteras coherentes de 4,5 mm hasta 10 mm de longitud, de acuerdo a la especie (las más pequeñas corresponden a *L. parviflorum*, en tanto que las de mayor tamaño se encuentran en *L. hirsutum* y *L. chilense*). El conjunto de las anteras forma un cono estaminal sólido (Fig. 1 A,

B; Fig. 2 A) que termina en una única apertura distal. Cada antera presenta dos sectores bien definidos: un apéndice apical estéril que ocupa entre la cuarta parte y la mitad de la longitud total de la antera (p.e. aproximadamente la cuarta parte en *L. parviflorum* y la mitad en *L. cheesmanii*), en tanto que la porción restante está ocupada por las tecas (Fig. 1 C, D, F). En algunos casos el extremo distal del cono estaminal es levemente asimétrico debido a pequeñas diferencias en la longitud de los apéndices, pero no es una característica constante. La dehiscencia de las anteras es longitudinal e introrsa (Fig. 1 C, D, F).

Cada antera presenta tricomas dispuestos en hileras multiseriadas a lo largo de las superficies dorso-lateral y ventral, excepto en la superficie ventral del apéndice estéril (Fig. 1 C, D, F); la extensión longitudinal ocupada por los tricomas en ambas superficies es variable entre los distintos taxones (Tabla 2). Los tricomas son unicelulares, con el ápice redondeado (Fig. 1 E, G). La longitud de los tricomas varía entre los taxones estudiados, ya que en algunos de ellos la mayor parte de los tricomas mide entre (50) 100-150 μm (p.e. *L. peruvianum*, *L. chilense* – Fig. 1 G-), mientras que en otros alcanzan una longitud mayor, entre 250-300 μm (p.e. *L. cheesmanii* – Fig. 1 E-, *L. hirsutum* var. *glabratum*).

El cono estaminal formado por las anteras coherentes se establece principalmente gracias a las tramas de tricomas dorso-laterales entrelazados que se establecen entre anteras adyacentes (Fig. 1 B, H-J; Fig. 2 A). En el sector de los apéndices, la trama de tricomas es muy compacta en todos los taxones (Fig. 1 H), y hacia la zona de las tecas suele tornarse un poco más floja (Fig. 1 I) de acuerdo al número y longitud de los tricomas en cada taxón, a veces hasta desaparecer en la base (Tabla 2). Por su parte, los tricomas ventrales suelen formar un entramado más suelto (Fig. 2 B), y a veces sólo una desordenada trama muy laxa (p.e. *L. pimpinellifolium* – Fig. 1 J). Las tramas de tricomas dorso-laterales y ventrales delimitan cinco compartimentos entre las tecas adyacentes de anteras vecinas, de manera que dos líneas de dehiscencia (una de cada teca) se abren hacia cada compartimento (Fig. 1 J). En cuanto a los

apéndices, están unidos sólo mediante las tramas dorso-laterales y forman un cilindro único, ubicado estrechamente alrededor del estilo.

El anillo de filamentos y los sectores libres de los mismos, estos últimos ausentes únicamente en *L. chmielewskii*, son considerablemente más cortos que las anteras. Solamente en *L. parviflorum* se observaron los sectores libres de los filamentos doblemente curvados, hacia fuera en la base y hacia arriba en el ápice, de manera que se disponen casi en posición horizontal (Fig. 2 A). Los filamentos completos (anillo y sectores libres) muestran diferentes patrones de pubescencia en la mayoría de los taxones analizados, encontrándose siempre tricomas pluricelulares (Tabla 3; Fig. 2 B, C).

Androceo en *Solanum*

Solanum pennellii

En androceo en esta especie es claramente zigomorfo, ya que sus anteras son desiguales (Fig. 3 A), encontrándose dos mayores (ca. 7 mm), dos medianas (ca. 6 mm) y una menor (ca. 5,5 mm). Las anteras mayores y medianas son curvadas lateralmente y presentan sus tecas desiguales, en tanto que la antera menor es recta y sus tecas tienen la misma longitud (Fig. 3 A). La dehiscencia es poricido-longitudinal, observándose un poro apical bien definido que continúa con una línea longitudinal que se extiende hasta la base de la teca (Fig. 3 B). Cada antera presenta hileras multiseriadas de tricomas en las caras dorso-laterales (Fig. 3 B) y ventrales, que están formadas por cortos tricomas de ca. 50 μm (Fig. 3 C). A veces suelen observarse tramas de tricomas dorso-laterales muy flojas (usualmente entre las anteras mayores), pero en general se encuentran completamente libres unas de otras (Fig. 3 A). El anillo de filamentos es levemente asimétrico, siendo más largo hacia las anteras mayores; los sectores libres de los filamentos son más cortos que el anillo, y sus longitudes varían según la longitud de las anteras (Fig. 3 A). El anillo presenta escasos tricomas cortos, pluricelulares

simples, dispersos en su superficie ventral.

La morfología del androceo de *S. pennellii* var. *puberulum* es casi idéntica a la arriba descrita. Las dos anteras mayores están muy curvadas y miden ca. 10 mm, las dos anteras medianas son algo menos curvadas y alcanzan una longitud de ca. 8 mm, en tanto que la menor es recta, de ca. 7 mm de longitud (Fig. 3 D). Las anteras son coherentes a la madurez, encontrándose unidas por medio de laxas tramas de tricomas dorso-laterales (Fig. 3 D); no obstante, las tramas formadas se desarman fácilmente. Los filamentos completos están ornamentados con largos tricomas pluricelulares simples, que se encuentran dispersos sobre la superficie ventral del anillo y de los sectores libres, en tanto que la superficie dorsal es pubescente sólo en el anillo.

Solanum sitiens

En esta especie el androceo presenta las anteras completamente libres unas de otras. El androceo es zigomorfo, formado por anteras desiguales: dos mayores de ca. 6.5 mm, dos medianas de ca. 6 mm, y una menor de ca. 5.5 mm (Fig. 3 E). Las tecas son levemente desiguales en las anteras mayores y medianas, que además se encuentran ligeramente curvadas en forma lateral, en tanto que la antera menor tiene sus tecas iguales y es recta (Fig. 3 E, F). La dehiscencia es poricido-longitudinal (Fig. 3 F). El anillo de filamentos es de altura uniforme (Fig. 3 E), mientras que los sectores libres de los filamentos son desiguales, siendo más largos los de las anteras mayores y más breve el de la antera menor (Fig. 3 E). El androceo es completamente glabro.

Solanum lycopersicoides

Las anteras son conniventes, de longitudes levemente diferentes (Fig. 3 G) y miden alrededor de 4-5 mm; las anteras son rectas y glabras (Fig. 3 H). La dehiscencia es longitudinal (Fig. 3

H) y comienza desde el ápice, donde la apertura puede agrandarse a medida que avanza la floración (Fig. 3 H), pero no se forma un poro definido. Los filamentos están casi completamente libres, sólo fusionados en un brevísimo anillo basal (Fig. 3 H). El sector libre de los filamentos se alarga durante la antesis, pudiendo crecer desde 1-1,5 mm hasta ca. 2,5 mm, como evidenciaron flores observadas en diferentes días de la floración.

Discusión

Algunos de los caracteres descritos aquí para *Lycopersicon* y las tres especies de *Solanum* son comunes en Solanaceae (i.e. cinco estambres, anteras ditecas, basifijas), mientras que otros se encuentran en numerosos miembros de la subtribu Solaninae de Solaneae (anteras conniventes, un anillo de filamentos –Hunziker, 2001-). El androceo de *Lycopersicon* exhibe un conjunto de caracteres que distingue a sus especies como un grupo homogéneo y claramente distintivo. Aunque existen pequeñas diferencias cuantitativas entre sus especies (p.e. distribución de los tricomas, proporción de la antera ocupada por el apéndice), el androceo sigue un patrón básico en común. El género *Solanum* es muy numeroso en especies, y como tal es muy diverso en sus características, hecho que se evidencia aún entre las tres especies aquí estudiadas, cercanamente relacionadas. Así, es posible observar ciertas diferencias cualitativas entre ellas (p.e. dehiscencia, pubescencia, dirección de las anteras), a pesar de los rasgos generales que comparten.

No obstante la aparente singularidad de ciertos caracteres del androceo en las especies analizadas, la mayoría de ellos pueden encontrarse en algunos otros taxones, aunque no en forma conjunta. De tal manera, aún cuando las anteras coherentes, presentes en todas las especies de *Lycopersicon*, son poco usuales en Solanaceae, se han observado por ejemplo en *Brugmansia suaveolens* (Wild.) Brecht. et Presl. (Carrizo García, 1998), en *Solanum plousianthemum* var. *conglutinans* Bitter (Bitter, 1917), en el grupo *Solanum bahamense*

(Whalen, 1984) y en especies de *Schwenckia* L. (Carrizo García, 2002). *Solanum pennellii* debería ser agregada a este grupo, a pesar de que este carácter no es constante en la especie. Aunque la presencia de anteras coherentes ha sido mencionada para *Lycopersicon* desde hace largo tiempo (Müller, 1940; Luckwill, 1943), el mecanismo de coherencia de las anteras ha sido sólo descrito detalladamente en *L. esculentum* (Chandra Sekhar & Sawhney, 1984; Bonner & Dickinson, 1989). Al respecto, el modo de cohesión de las anteras en las especies descritas aquí coincide con los registros existentes para *L. esculentum*. La total cohesión de las anteras por medio de tramas de tricomas en la cara dorso-lateral y frecuentemente también en la ventral, tal como se presenta en *Lycopersicon*, no había sido observada en los casos de anteras coherentes registrados hasta ahora en Solanaceae. Al respecto, en *B. suaveolens* y al grupo *S. bahamense* se describen las anteras están unidas por medio de tramas tricomáticas solamente en la superficie ventral (Carrizo García, 1998; Whalen, 1984), en tanto que en *S. pennellii* las anteras se unen sólo por sus caras dorso-laterales, cuando ello ocurre. Se han observado otros mecanismos de coherencia entre las anteras en Solanaceae, como las anteras lateralmente unidas por medio de papilas en *S. plousianthemum* var. *conglutinans* (Bitter, 1917), y las anteras ventralmente adheridas en *Schwenckia* (Carrizo García, 2002).

La sinandria también puede ocurrir a nivel de los filamentos. Un caso extremo de unión corresponde a la fusión de los filamentos, que forman un anillo único en las especies de *Lycopersicon* y *Solanum* estudiadas esta oportunidad. La presencia de un anillo de filamentos no es un carácter muy frecuente entre los géneros de Solanaceae, aunque ocurre en algunos de ellos, como *Ectozoma* Miers (Hunziker, 1979), *Lycianthes* (Dunal) Hassler, *Triguera* Cav., y en especies de las secciones *Geminata* (G. Don) Walp., *Petota* Dumort. y *Basarthrum* (Bitter) Bitter de *Solanum* (Hunziker, 2001).

Un rasgo peculiar del androceo en algunas especies de la familia es la presencia de anteras pubescentes. Los tricomas anterales están presentes taxones aislados, como por ejemplo en

Normania nava (Webb et Berthel.) Franc.-Ort. et R.N. Lester (Bitter, 1912), *Nicandra physalodes* (L.) Gaertn. (Carrizo García, 1999), *Jaborosa leucotricha* (Speg.) Hunz. (Carrizo García, 2000), *Discopodium penninervium* Hochst. (Hunziker, 2001), en varias especies de *Solanum* (Bitter, 1913, 1917, 1919; Symon, 1981; Whalen, 1984) y *Brugmansia* Pers. (Carrizo García, 1998), y se encuentran en todas las especies de *Datura* L. (Carrizo García, 1998) y *Lycopersicon*. Debe agregarse ahora *Solanum pennellii* como otro caso más de anteras pubescentes en *Solanum*. Los tricomas observados en estos taxones pueden ser unicelulares, cual es el caso de *S. pennellii* y las especies de *Lycopersicon*, pero son más frecuentes diferentes tipos de tricomas pluricelulares, como por ejemplo filiformes en *N. physalodes* (Carrizo García, 1999), estrellados en *S. dallachii* Benth. (Symon, 1981), ramificados en *Solanum* Sect. *Anthoresis* (Dunal) Bitter (Bitter, 1913) y glandulares en *J. leucotricha* (Carrizo García, 2000).

Los patrones de pubescencia en las anteras también son variables, y hasta ahora *Lycopersicon* y *S. pennellii* aparentemente constituyen los únicos casos registrados en la familia donde los tricomas están restringidos a sectores particulares de cada teca, dispuestos en hileras multiseriadas. Con referencia a las especies de *Lycopersicon*, si bien en todas ellas se observan las hileras de tricomas dorso-laterales y ventrales, existen algunas diferencias en la extensión que ocupan los mismos (Tabla 2). Se puede observar una progresión desde taxones cuyas anteras tienen abundantes tricomas que ocupan una amplia extensión, como *L. cheesmanii* y *L. chmielewskii*, hasta otros que presentan tricomas cortos, dispuestos en una menor extensión a lo largo de las anteras, como *L. chilense* y *L. hirsutum* var. *glabratum*, pasando por algunos casos intermedios, como *L. hirsutum* y *L. pimpinellifolium*.

De manera contraria a lo que sucede en la antera, la presencia de tricomas en los filamentos es un carácter repetido en la familia. En la mayoría de los casos los tricomas están localizados en un sector basal de los filamentos, donde se unen a la corola. Sólo en algunos casos los

tricomas alcanzan una extensión más amplia (e.g. *N. physalodes* –Carrizo García, 1999-), como en *S. pennellii* y varias especies de *Lycopersicon*.

Los androceos de *S. pennellii* y *S. sitiens* comparten algunos caracteres poco comunes en Solanaceae. Uno de ellos es la heteranteria. Lester et al. (1999) revisaron los casos de heteranteria en *Solanum* y mencionaron especies con anteras desiguales en diferentes secciones del subgen. *Leptostemonum* (Dunal) Bitter [Sect. *Androceras* (Nutt.) Marzell, *Anisantherum* Bitter, *Nycterium* (Venten) Dunal y *Mondolichopus* Bitter]. Estos autores afirmaron que la heteranteria habría evolucionado varias veces en *Solanum*, idea que fue posteriormente repetida por Bohs & Olmstead (2001). Curiosamente, Lester et al. (1999) no mencionan a *S. sitiens* (Sect. *Petota*) ni a *S. pennellii* (Sect. *Neolycopersicon* Correll), ambas especies pertenecientes al subgen. *Potatoe*, quizás porque en su trabajo aparentemente sólo consideraron especies del subgen. *Leptostemonum*. No obstante, *S. pennellii* y *S. sitiens* indudablemente resultan otros casos de heteranteria de *Solanum*, y esto podría ser otra evidencia de la evolución paralela de este carácter en el género.

Solanum pennellii y *S. sitiens* comparten otro carácter poco común en Solanaceae, cual es la presencia de anteras curvadas, aunque el grado de curvatura entre ellas es diferente. Además de estas especies, se encuentran anteras curvadas en diversas especies de *Solanum* subgen. *Leptostemonum* (p.e. *S. rostratum* Dunal –Whalen, 1984-), aunque en estos casos sólo el ápice de algunas anteras está curvado. En *Lycopersicon* también se han registrado anteras curvadas, como en varias razas de *L. peruvianum* (Rick, 1986), en las que los apéndices apicales se encuentran levemente curvados hacia un lado. Las anteras curvadas más llamativas observadas en la familia quizás sean aquéllas de *Normania* Lowe, que se curvan en sentido dorso-ventral, mostrando así su contorno sinuoso (Francisco-Ortega et al., 1993; Carrizo García, 2001).

La dehiscencia de tipo poricida-longitudinal no es la más frecuente entre los géneros de

Solanaceae, pero está presente en numerosas especies de varias secciones de *Solanum* [*Dulcamara* Dumort., *Solanum*, *Campanulisolanum* Bitter, *Pseudocapsicum* (Moench) Roem. et Schlt., etc.; Hunziker 2001], y solamente en *S. pennellii* (Sect. *Neolycopersicon*) y *S. sitiens* (Sect. *Petota*) entre las especies analizadas. Por el contrario, la dehiscencia longitudinal observada en las restantes especies estudiadas, es el tipo más repetidamente encontrado en la familia.

El único carácter exclusivo del androceo de *Lycopersicon* es el largo apéndice apical estéril de sus anteras (Hunziker, 1979). Hasta el momento, se han observado apéndices mucronados en el ápice de las anteras de especies de unos pocos géneros de la familia (p.e. *Witheringia* L'Herit. –Hunziker, 1969-, *Ectozoma* –Hunziker, 2001-, *Withania* Pauq. y *Jaborosa* Juss. –Carrizo García, 2002-), pero los mismos son diferentes de los observados en *Lycopersicon*, dadas su forma y reducido tamaño. Otro tipo de apéndices observados en Solanaceae son los ‘espolones’ basales presentes en algunas especies de *Solanum* (Barboza & Hunziker, 1991), y los singulares apéndices en forma de cuerno ubicados en la cara dorsal de las anteras de *Normania* (Francisco-Ortega et al., 1993; Carrizo García, 2001). Sin embargo, la presencia de largos apéndices apicales en las anteras es común en otras familias que presentan el síndrome de sinandria, como por ejemplo Asteraceae (Thiele, 1988) y Rubiaceae (Puff et al., 1995). Al respecto, algunas especies de Rubiaceae que presentan dehiscencia longitudinal han desarrollado una forma de construcción alternativa para reemplazar a las anteras poricidas adaptadas al mecanismo de polinización por vibración (Puff et al., 1995), fenómeno similar al que sucede en *Lycopersicon*. En este género, las anteras se unen formando el cono estaminal único, de manera que el androceo en conjunto es funcionalmente equivalente a una antera poricida (Cocucci, 1999). Esta estructura tan distintiva está originada por un conjunto de caracteres atípicos del androceo, como son las hileras de tricomas entrelazados que dan lugar a las anteras coherentes, y la presencia de apéndices apicales que unidos forman una única

salida para el polen. En cuanto a las especies de *Solanum* estudiadas en esta oportunidad, su morfología coincide en general con la flor de tipo-*Solanum* (Buchmann, 1983), aunque el mecanismo de polinización particular de cada una aún no ha sido estudiado.

De acuerdo a la evidencia considerada, el androceo de *S. lycopersicoides* resulta el más diferente de aquél de los tomates, al menos entre las especies analizadas de *Solanum*. Por su parte, *S. sitiens* y *S. pennellii* coinciden en algunos caracteres peculiares, aunque es el androceo de *S. pennellii* el que comparte más caracteres con *Lycopersicon*. A pesar de ello, y sin poner en duda que *S. pennellii* es la especie más afín a los tomates, existe una notable diferencia cuando sus respectivos androceos son considerados como un conjunto de caracteres asociados, destacándose la singularidad de este verticilo en *Lycopersicon*.

Agradecimientos

Agradezco al Ing. A. T. Hunziker por sugerir el tema y por su constante aliento, a la Dra. G. Barboza por su apoyo y los comentarios sobre el manuscrito, y al Dr. A. A. Cocucci por su ayuda en la toma de fotografías en microscopio estereoscópico. Estoy muy agradecida con el Dr. R. Chetelat del C. M. Rick Tomato Genetics Resources Center (Davis, California) por su valiosa ayuda en la colección de algunas especies, y estoy particularmente en deuda con G. van der Weerden, W. Hendrickx, H. van Zuijlen, Y. Evers y J. Jansen del Jardín Botánico de Nijmegen (Holanda) por su desinteresada colaboración en la obtención de material de varias especies. Finalmente, agradezco al CONICET y a la ACC por el apoyo económico brindado.

Referencias bibliográficas

- Barboza, G. E. & A. T. Hunziker. 1991. Estudios sobre Solanaceae XXXI. Peculiaridades del androceo de interés taxonómico en *Solanum*. *Kurtziana* 21: 185-194.
- Bitter, G. 1912. Solana nova vel minus cognita. IV. *Repert. Spec. Nov. Regni. Veg.* 11: 241-

260.

Bitter, G. 1913. Solana nova vel minus cognita. XI. *Repert. Spec. Nov. Regni. Veg.* 12: 136-162.

Bitter, G. 1917. Solana africana. II. Revision der afrikanischen *Solanum*- Arten mit Ausschluß der Sektion *Morella*. *Bot. Jahrb. Syst.* 54: 416- 506.

Bitter, G. 1919. Solana nova vel minus cognita. XVIII. *Repert. Spec. Nov. Regni. Veg.* 16: 79-103.

Bohs, L. & R. G. Olmstead. 1997. Phylogenetic relationships in *Solanum* (Solanaceae) based on ndhF sequences. *Syst. Bot.* 22 (1): 5-17.

Bohs, L. & R. G. Olmstead. 2001. A reassessment of *Normania* and *Triguera* (Solanaceae). *Plant Syst. Evol.* 228: 33-48.

Bonner, L. & H. Dickinson. 1989. Anther dehiscence in *Lycopersicon esculentum* Miller. I. Structural aspects. *New Phytol.* 113: 97-115.

Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in angiosperms, en C. E. Jones & R. J. Little (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*, pp. 73-113. Van Nostrand Reinhold, New York.

Carrizo García, C. 1998. Sobre el androceo y el gineceo en Datureae (Solanaceae) y su implicancia taxonómica. *Kurtziana* 26: 33-53.

Carrizo García, C. 1999. Estudio morfo-anatómico de los verticilos florales fértiles en *Nicandra physalodes* (Solanaceae). *Kurtziana* 27 (1): 173-185.

Carrizo García, C. 2000. Histología de la antera en la tribu Jaboroseae (Solanaceae). *Kurtziana* 28 (2): 195-203.

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

Carrizo García, C. 2002. Estudios morfológicos del androceo y el gineceo en Solanaceae.

- Derivaciones taxonómicas y filogenéticas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Chandra Sekhar, K. N. & V. K. Sawhney. 1984. A scanning electron microscope study of the development and surface features of floral organs of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Canad. J. Bot.* 62: 2403-2413.
- Cocucci, A. A. 1999. Evolutionary radiation in neotropical Solanaceae, en M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester & J. P. Jessop (eds.). *Solanaceae IV*, pp. 9-22. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Correl, D. S. 1962. *The potato and its wild relatives*. Texas Research Foundation, Renner.
- Francisco-Ortega, J. J., C. Hawkes, R. N. Lester & J. R. Acebes-Ginovés. 1993. *Normania*, an endemic Macaronesian genus distinct from *Solanum* (Solanaceae). *Plant Syst. Evol.* 185: 189-205.
- Gersterberger, P. & P. Leins. 1978. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blüten-knospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 381-387.
- Hunziker, A. T. 1969. Estudios sobre Solanaceae. V. Contribución al conocimiento de *Capsicum* y géneros afines (*Witheringia*, *Acnistus*, *Athenaea*, etc.). Primera Parte. *Kurtziana* 5: 101-179.
- Hunziker, A. T. 1979. South American Solanaceae: a synoptic survey, en J. C. Hawkes, R. N. Lester & A. D. Skelding (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. *Linnean Soc. Symp. Series* 7: 49-85.
- Hunziker, A. T. 2001. *Genera Solanacearum. The genera of Solanaceae illustrated, arranged according to a new system*. A. R. G. Gantner Verlag K.-G, Ruggell.
- Ji, Y., Y. Du & R.T. Chetelat. 2001. Pairing and recombination between *Solanum lycopersicoides* and *Lycopersicon esculentum* chromosomes: taxonomic implications

- and breeding prospects, en R.G. van den Berg, G.W.M. Barendse, G.M. van der Weerden & C. Mariani (eds.). *Solanaceae V. Advances in taxonomy and utilization*, pp. 217-224. Nijmegen University Press, Nijmegen.
- Lester, R. N. 1991. Evolutionary relationships of tomato, potato, pepino, and wild species of *Lycopersicon* and *Solanum*, en J. G. Hawkes, R. N. Lester & N. Estrada (eds.). *Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry and Evolution*, pp. 283-301. Royal Botanic Gardens Kew and Linnean Society of London, London.
- Lester, R. N., J. Francisco-Ortega & M. Al-Ani. 1999. Convergent evolution of heterendry (unequal stamens) in *Solanum*, proved by sporoderm SEM, en M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester & J. P. Jessop (eds.). *Solanaceae IV*, pp. 51-69. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Luckwill, L. 1943. The genus *Lycopersicon*. *Aberdeen Univ. Stud.* 120: 1-4.
- Müller, C. H. 1940. A revision of the genus *Lycopersicon*. *U.S.D.A. Misc. Publ.* 382: 1-28.
- Nee, M. 1999. Synopsis of *Solanum* in the New World, en M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester & J. P. Jessop (eds.). *Solanaceae IV*, pp. 285-333. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Olmstead, R. G. & J. D. Palmer. 1997. Implications for the phylogeny, classification, and biogeography of *Solanum* from cpDNA restriction site variation. *Syst. Bot.* 22 (1): 19-29.
- Peralta, I. E. & D.M. Spooner. 2001. Granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* L. Section *Lycopersicon* [Mill.] Wettst. Subsection *Lycopersicon*). *Amer. J. Bot.* 88 (10): 1888-1902.
- Puff C., A. Igersheim, R. Buchner & U. Rohrhofer. 1995. The united stamens of Rubiaceae. Morphology, anatomy; their role in pollination ecology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 357-382.
- Rick, C. M. 1979. Biosystematic studies in *Lycopersicon* and closely related species of *Solanum*, en J. C. Hawkes, R. N. Lester & A. D. Skelding (eds.). *The biology and*

taxonomy of the Solanaceae. Linnean Soc. Symp. Series 7: 667-678.

- Rick, C. M. 1986. Reproductive isolation in the *Lycopersicon peruvianum* complex, en W. G. D'Arcy (ed.). *Solanaceae II: Biology and Systematics*, pp. 477-495. Columbia Univ. Press, New York.
- Spooner, D. M., G. Anderson & R. Jansen. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes and pepinos (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 80 (6): 676-688.
- Symon, D. E. 1981. A revision of the genus *Solanum* in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* 4: 1-367.
- Taylor, I. B. 1986. Biosystematics of the tomato, en J. C. Atherton & J. Rudich (eds.). *The tomato crop: a scientific basis of improvement*, pp. 1-34. Chapman & Hall, London.
- Thiele, E. 1988. Bau und Funktion des Antheren-Griffel-Komplexes der Compositen. *Diss. Bot.* 117: 1-171.
- Whalen, M. D. 1984. Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. *Gentes Herb.* 12 (4): 179- 282.

Tabla 2. Características de la pubescencia de las anteras y tramas tricomáticas en

Lycopersicon

Taxón	Tricomas y trama dorso-lateral de la antera	Tricomas y trama ventral de la antera
<i>L. cheesmanii</i>	Largos tricomas, abundantes, a lo largo de toda la antera; trama tricomática compacta en toda su extensión. Las hileras de tricomas dorso-laterales y ventrales son continuas entre sí en la base de cada teca, rodeando al estomio (Fig. 1 D, E).	Largos tricomas, abundantes, a lo largo de toda la teca (Fig. 1D); trama tricomática laxa.
<i>L. chilense</i>	Cortos tricomas, ausentes en el cuarto basal (Fig. 1 F, G). Trama muy suelta a la altura de las tecas.	Cortos tricomas, escasos, ausentes en el cuarto basal (Fig. 1 F, G). No se forma trama.
<i>L. chmielewskii</i>	Tricomas todo a lo largo de la antera, formando una trama cerrada en toda la extensión.	Tricomas a lo largo de toda la teca formando una trama cerrada.
<i>L. hirsutum</i>	Tricomas ausentes en un breve sector basal, más largos y numerosos en la mitad superior. Trama tricomática más suelta en la mitad basal de la antera.	El número y la longitud de los tricomas disminuyen hacia la base de la antera, hasta desaparecer. Trama tricomática suelta en toda su extensión.
<i>L. hirsutum</i> <i>var. glabratum</i>	Tricomas ausentes en el cuarto basal de la antera. Trama tricomática muy compacta en la mitad superior, donde los tricomas son más largos y numerosos.	Tricomas cortos, escasos, presentes sólo en un breve sector apical de las tecas. No se forma trama tricomática.
<i>L. parviflorum</i>	Tricomas todo a lo largo de la antera formando un compacto entramado (Fig. 2 A).	Tricomas cortos, ausentes en breves sectores de la base y ápice de las tecas. No se forma trama.
<i>L. peruvianum</i>	Cortos tricomas, ausentes en el extremo basal. Trama tricomática laxa en la mitad inferior de las anteras.	Tricomas más largos que los dorso-laterales, ausentes en los extremos basal y apical de las tecas; laxa trama tricomática (Fig. 2 B).
<i>L. peruvianum</i> <i>var. humifusum</i>	La longitud de los tricomas decrece hacia la base, hasta desaparecer en un breve sector basal. Trama tricomática más suelta a la altura de las tecas.	Escasos tricomas cortos solamente en la cuarta/quinta parte apical de las tecas. No se forma trama tricomática.

Tabla 2. Continuación

Taxón	Tricomas y trama dorso-lateral de la antera	Tricomas y trama ventral de la antera
<i>L. pimpinellifolium</i>	Tricomas ausentes en un breve sector basal (Fig. 1 C). La trama tricomática es más suelta a la altura de las tecas (Fig. 1 I).	Tricomas ausentes en los extremos basal y apical de las tecas (Fig. 1C); trama tricomática muy suelta (Fig. 1 J).

Tabla 3. Características de la ornamentación de los filamentos en *Lycopersicon*

Taxón	Ornamentación de los filamentos
<i>L. cheesmanii</i>	Escasas papilas cortas en las caras laterales de los sectores libres de los filamentos (Fig. 2 C).
<i>L. chilense</i>	Escasos tricomas pluricelulares simples, dispersos en la superficie ventral del anillo y los sectores libres de los filamentos.
<i>L. chmielewskii</i>	Filamentos glabros.
<i>L. hirsutum</i>	Largos tricomas dispersos en la superficie ventral de los filamentos, y concentrados en pequeños grupos en los ángulos entre los sectores libres de los filamentos. Los tricomas son pluricelulares simples y glandulares.
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	Tricomas pluricelulares simples en ambas superficies, más largos y numerosos en la cara ventral.
<i>L. parviflorum</i>	Escasos tricomas cortos, pluricelulares simples, solamente en la superficie ventral.
<i>L. peruvianum</i>	Escasos tricomas dispersos en la superficie dorsal, numerosos en la ventral, donde se ubican en grupos en los ángulos entre los sectores libres de los filamentos (Fig. 2 B). Los tricomas son pluricelulares simples y glandulares.
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	Escasos tricomas pluricelulares simples sobre la superficie dorsal.
<i>L. pimpinellifolium</i>	Largos tricomas simples en la superficie dorsal, poco numerosos.

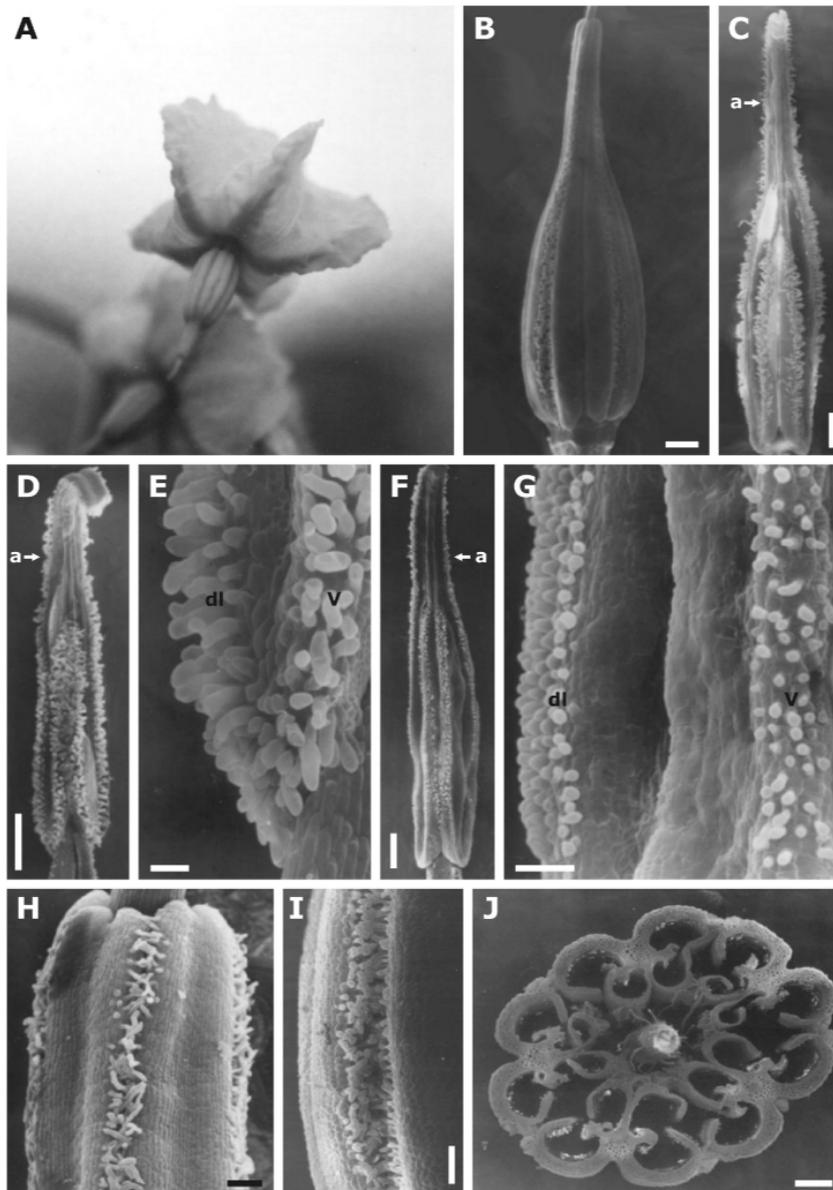


Fig. 1. Características del androceo en *Lycopersicon*. A: *L. hirsutum*; B, C, H-J: *L. pimpinellifolium*; D, E: *L. cheesmanii*; F, G: *L. chilense*. A: flor mostrando las anteras coherentes. B: androceo. C, D, F: superficie ventral de una antera; obsérvense las hileras multiseriadas de tricomas en las superficies ventral y dorso-lateral, las diferencias en longitud de los tricomas y de la extensión ocupada por los mismos, la diferente longitud de los apéndices apicales (a), y la dehiscencia longitudinal. E: detalle de la base de una teca de D, mostrando las hileras de tricomas dorso-laterales (dl) y ventrales (v) continuas alrededor del extremo basal. G: detalle de las hileras de cortos tricomas ventrales (v) y dorso-laterales (dl) de una teca. H, I: detalle de la trama tricomática dorso-lateral en el sector de los apéndices y de las tecas, respectivamente. J: transcorte del cono estaminal; obsérvense las tramas tricomáticas dorso-laterales y los laxos entramados de tricomas ventrales entre anteras vecinas, y los compartimentos formados encerrando a los estomios. B-I: fotografías tomadas en MEB. Escalas. B, C, D, F: 500 μm ; E: 50 μm ; G, H: 100 μm ; I: 200 μm ; J: 250 μm .

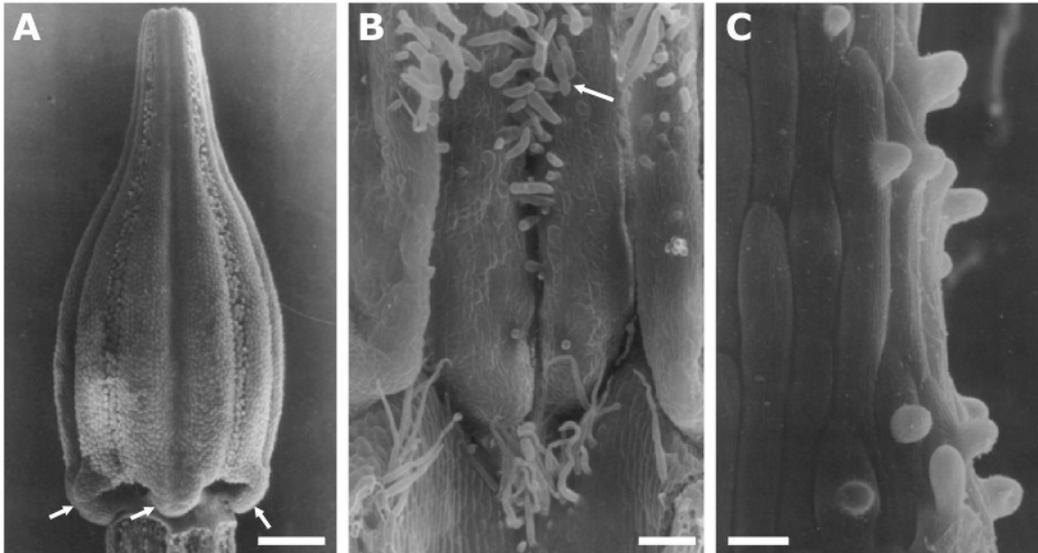


Fig. 2. Características del androceo en *Lycopersicon*. A: androceo de *L. parviflorum*; obsérvense las tramas tricomáticas dorso-laterales a lo largo de toda la antera, y la curvatura de los sectores libres de los filamentos (flechas). B: detalle de la base ventral de dos anteras adyacentes y de sus filamentos en *L. peruvianum*; obsérvese la suelta trama de tricomas ventrales (flecha), y los tricomas agrupados en los ángulos entre los sectores libres de los filamentos. C: detalles de las papilas del filamento en *L. cheesmanii*. A-C: fotografías tomadas en MEB. Escalas. A: 500 μm ; B: 100 μm ; C: 25 μm .

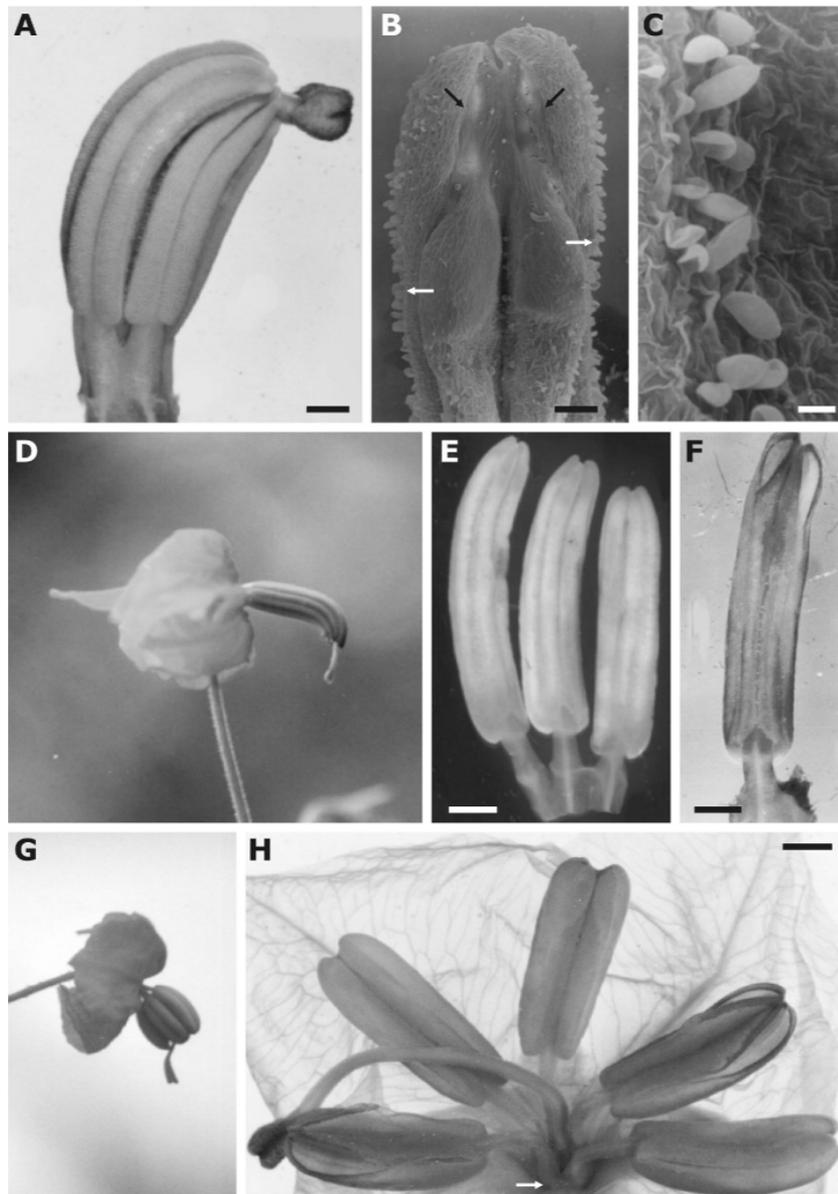


Fig. 3. Características del androceo en especies de *Solanum* afines a *Lycopersicon*. A-C: *S. pennellii*. A: androceo; obsérvese la marcada curvatura de las anteras, las anteras y tecas desiguales, y las hileras de tricomas dorso-laterales. B: detalle del ápice de una antera; obsérvese las hileras de tricomas dorso-laterales (flechas blancas) y el estomio aún sin abrirse, en forma de un poro apical (flechas negras) continuo con una línea. C: detalle de los tricomas ventrales. D: flor de *S. pennellii* var. *puberulum* (LA 1926); nótese las anteras coherentes curvadas en forma lateral. E, F: *S. sitiens*. E: vista ventral de estambres (previo a la dehiscencia) de tres tamaños; obsérvese las anteras menor y mayor curvadas, y las anteras, tecas y sectores libres de los filamentos de diferentes longitudes. F: vista ventral de una antera con dehiscencia poricido-longitudinal. G, H: *S. lycopersicoides*. G: flor. H: androceo desplegado; nótese la longitud de los sectores libres de los filamentos y del anillo (flecha), y la dehiscencia longitudinal de las anteras (algunas anteras con una gran apertura en la mitad apical). A, E, F, G: fotografías tomadas en ME; B, C: fotografías tomadas en MEB. A, E, F, H: 1 mm. B: 150 μ m. C: 25 μ m.

Tabla 1. Taxones analizados y datos de colección (TGRC: Tomato Genetics Center; BGN: Botanical Garden of Nijmegen)

Taxón	Origen	Colector
<i>Lycopersicon cheesmanii</i> Riley	Cult. TGRC, LA 0166	R. Chetelat
<i>Lycopersicon chilense</i> Dunal	Cult. TGRC, LA 1970	R. Chetelat
<i>Lycopersicon chmielewskii</i> Rick, Kesickii, Fobes et Holle	Cult. TGRC, LA 1330	R. Chetelat
<i>Lycopersicon hirsutum</i> Humb. et Bonpl.	Cult. BGN, N° 944750111	A.T. Hunziker; C. Carrizo García
<i>Lycopersicon hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> C. H. Müll.	Cult. TGRC, LA 2099	R. Chetelat
<i>Lycopersicon parviflorum</i> Rick, Kesickii, Fobes et Holle	Cult. BGN, N° 974750067	A.T. Hunziker; C. Carrizo García
<i>Lycopersicon peruvianum</i> (L.) Mill.	Cult. BGN, N° 914750145	C. Carrizo García
<i>Lycopersicon peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> C. H. Müll.	Cult. BGN, N° 974750061	C. Carrizo García
<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i> (L.) Mill.	Perú, Dpto. La Libertad	Hunziker 25483
	Cult. BGN, N° 934750008	C. Carrizo García
<i>Solanum lycopersicoides</i> Dunal	Cult. BGN, N° 974750042	C. Carrizo García
<i>Solanum pennellii</i> Correll	Cult. BGN, N° 964750063	A.T. Hunziker; C. Carrizo García
<i>Solanum pennellii</i> var. <i>puberulum</i> Correll	Cult. BGN, LA 1926	C. Carrizo García
<i>Solanum sitiens</i> I. M. Johnst.	Cult. TGRC, LA 1974	R. Chetelat